



Научный журнал

ЭКОСИСТЕМЫ

Флора
и фауна

Биоценология

Биология
и экология
видов

Охрана
природы



ВЫПУСК

14 (44)

2018

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

ВЫПУСК 14 (44) • 2018

ISSN 2414-4738

Свидетельство о регистрации СМИ – ПИ №ФС77-61820 от 18 мая 2015 г.
Выдано Федеральной службой по надзору в 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 № 2 от 07 июня 2018 г.

В журнале публикуются материалы исследований по изучению флоры, фауны, фито- и зооценозов, экологии и биологии видов, охране растительного и животного мира.

Редакционный совет журнала

Главный редактор

Иванов С. П., д. б. н., профессор

Заместитель главного редактора

Котов С. Ф., к. б. н., доцент

Технический редактор

Свольнский А. Д., к. б. н.

Ответственный секретарь

Петришина Н. Н., к. б. н.

Члены редакционного совета

Багрикова Н. А., д. б. н.

Воронин Л. В., д. б. н., доцент

Гулин С.Б., д. б. н., профессор

Довгаль И. В., д. б. н.

Егоров В. Н., д. б. н., профессор

Ена А. В., д. б. н., профессор

Ермаков Н. Б., д. б. н.

Захаренко Г. С., д. б. н., профессор

Ивашов А. В., д. б. н., профессор

Коба В. П., д. б. н., профессор

Корженевский В. В., д. б. н., профессор

Мацюра А. В., д. б. н., профессор

Плугатарь Ю. В., д. б. н., профессор

Чуян Е. Н., д. б. н., профессор

Бескаравайный М. М., к. б. н.

Болтачев А. Р., к. б. н.

Будашкин Ю. И., к. б. н.

Назаров В. В. к. б. н.

Фатерыга А. В., к. б. н., с. н. с.

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: А. Д. Свольнский.

На обложке: Опукский заповедник, побережье Черного моря. Цветение катрана приморского (*Crambe maritima* L.). Фото С. П. Иванова.

Подписано в печать 07.06.2018. Формат 60×84/8. Усл. п. л. 15,35. Печать цифровая. Тираж 50 экз. Бесплатно.

Заказ № НП/199. Дата выхода в свет 20.12.2018.

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

УДК 58.006+378

Ботанический сад как часть научно-образовательного кластера Воронежского государственного университета

Воронин А. А.

Воронежский государственный университет
Воронеж, Россия
voronin@bio.vsu.ru

В статье рассмотрены основные направления деятельности Ботанического сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета: сохранение биоразнообразия растений *in situ* и *ex situ*; экологическое образование и просвещение. Показана роль ботанического сада как составной части научно-образовательного кластера Воронежского государственного университета. Его ресурсный потенциал может быть реализован в рамках следующих задач: обеспечение и развитие инновационного образовательного потенциала вуза; обеспечение и развитие эффективной инновационной структуры научных исследований и ее интеграции с бизнес-сообществом города; выполнение научных исследований; наращивание кадрового потенциала университета; обеспечение развития и эффективного использования имущественного комплекса университета; обеспечение развития международного сотрудничества.

Ключевые слова: ботанический сад, научно-образовательный кластер, высшее образование, Воронежский государственный университет.

ВВЕДЕНИЕ

Ботанический сад им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета обладает междисциплинарными научно-образовательными ресурсами коллективного пользования и развивается в направлении интегрирования учебной, просветительской и научно-исследовательской деятельности. Основные направления работы университетского ботанического сада формируются согласно программе стратегического развития Воронежского государственного университета (ВГУ). В ее задачи входит осуществление конкурентных позиций в сфере научно-образовательных услуг Европейского Центра России. В целом ботанический сад курирует два основных направления:

1. Сохранение биоразнообразия растений *in situ* и *ex situ*;
2. Экологическое образование и просвещение (экологический менеджмент).

Ботанический сад ВГУ имеет статус ООПТ регионального значения, поэтому вопросы рационального природопользования и охраны природы являются неотъемлемой частью его деятельности.

Целью данной работы является оценка роли ботанического сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского как структурного подразделения Воронежского госуниверситета в формировании современного научно-образовательного кластера. Актуальность исследования продиктована значительными изменениями в деятельности университетских ботанических садов. Их ресурсный потенциал используется в различных направлениях, что позволяет рассматривать ботанические сады как полифункциональные центры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследовании использованы материалы научно-исследовательских работ сотрудников Ботанического сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета в области интродукции растений и сохранения биоразнообразия (Воронин и др., 2013), биологических инвазий (Лепешкина и др., 2014), природоохранной деятельности (Киселева и др., 2015; Лепешкина, Клевцова, 2015), биоиндикации (Клевцова, 2015;

Клевцова, Якунин, 2015), а также результаты эколого-просветительской и образовательной деятельности центра интродукции растений в период 2011–2017 годов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные направления деятельности ботанического сада Воронежского государственного университета охватывают все основные задачи, которые были утверждены на III съезде Совета ботанических садов СНГ в 2016 году: интродукция и акклиматизация растений, охрана генофонда редких видов флоры, создание зеленых насаждений, биологические инвазии, утилитарная ботаника (ресурсоведение), биотехнологии, просвещение и образование, информационное обеспечение.

Сохранение биоразнообразия *in situ*. Сотрудники ботанического сада ежегодно ведут мониторинг флоры и растительности особо охраняемых территорий европейской части России. Выявляют новые объекты, требующие государственных мер охраны. Например, по результатам экспедиционных исследований (2012–2017 гг.) обоснована необходимость организации ландшафтного (комплексного) заказника федерального значения, отражающего уникальную природу северной лесостепи на востоке Орловской области (Киселева и др., 2015; Лепешкина, Клевцова, 2015).

Ботанический сад участвует в международных междисциплинарных исследованиях чужеродного компонента флоры Лесостепи Восточной Европы (Лепешкина и др., 2014). Так, в 2015 году завершена работа в рамках русско-украинского проекта РФФИ «Оценка разнообразия и структуры адвентивной флоры Лесостепи Восточной Европы в контексте сохранения эталонной функции особо охраняемых природных территорий». В 2015 году возобновились исследования по одной из приоритетных задач ботанического сада в рамках выполнения Международной стратегии охраны растений – оценке жизненного состояния древесных насаждений на урбанизированных и заповедных территориях. Параллельно реализуется программа биоиндикации по реакциям древесных растений (Клевцова, Якунин, 2015; Клевцова и др., 2015).

Ежегодно проводятся межрегиональные и международные экспедиции по изучению биоразнообразия экосистем Евразии. В 2015–2017 годах исследования охватывали ландшафты государственного природного заповедника «Воронинский» (Тамбовская область); ландшафты северных участков Кавказского заповедника (Республика Адыгея); растительные сообщества субтропиков Восточной Азии и высокогорных луговых степей и полупустынь Тибетского нагорья (Китай) (Некоторые ландшафтные..., 2016). Уникальными образцами кавказской и восточноазиатской флоры пополнились фонды Гербария (VORB) и фонды семенной лаборатории.

Сохранение биоразнообразия *ex situ* осуществляется на базе коллекций и ботанико-географических экспозиций живых растений мировой и региональной флор. В качестве приоритетных групп растений культивируются: редкие и исчезающие виды, эндемичные, экономически ценные виды растений (лекарственные, эфиромасличные, декоративные, пищевые). Формируются экспериментально-опытные питомники размножения. Особое внимание уделяется созданию банков семян, меристем (*in vitro*) редких и хозяйственно ценных растений. Лаборатория биотехнологии растений позволяет вести образовательные и научно-исследовательские проекты по отработке способов стерилизации, оптимизации питательных сред, необходимых для достижения максимальной скорости роста и индуцирования ризогенеза (Воронин и др., 2014).

Семенная лаборатория развивает новейшие перспективные направления исследований в области морфологии и физиологии семян редких, хозяйственно значимых и чужеродных видов растений флоры Центрального Черноземья (Сафонова, Воронин, 2014). Разрабатываются научно-практические основы криоконсервации семян. В ряде уникальных опытов участвуют не только студенческие коллективы, но и учащиеся МОУДОД «Дворец творчества детей и молодежи» Воронежа.

Международное сотрудничество. Развитая сеть межрегиональных и международных связей ботанического сада в сфере обмена семенным (более 80 ботанических садов), гербарным и живым материалом растений позволяет преподавателям и студентам

использовать в своих научных исследованиях представителей различных флористических областей мира (Воронин и др., 2013). Это повышает уровень и значимость исследований начиная с бакалавриата и подготовки специалистов до магистерских работ и кандидатских диссертаций.

С 2014 года продолжается научно-практическое сотрудничество между ботаническим садом (Воронеж, Россия) и Сычуаньским провинциальным институтом природных ресурсов (Китай) по следующим основным направлениям: моделирование растительных сообществ; культивирование и оценка ресурсного потенциала *Hippophae rhamnoides* в поясе умеренных, холодных лугов, степей и полупустынь Восточного Тибета и европейской России (Среднерусская лесостепь); культивирование и селекция устойчивых сортов *Fragaria xanapassa* в условиях высокогорных ландшафтов провинции Сычуань; контроль биологических инвазий в Евразии и изучение чужеродных видов как новых ресурсных растений.

Интродукция и селекция. Современные тенденции внедрения новых видов растений связаны с осуществлением безопасной интродукции в регионе. Коллектив ботанического сада разработал «Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в интродукционных центрах Центрального Черноземья» (Лепешкина и др., 2016). Его основные положения внедрены в интродукционную работу.

Перспективным направлением в деятельности ботанического сада является разработка и оптимизация селекционных программ отдельных групп растений. Это позволит увеличить темпы сортопроизводства в регионе и патентование авторских прав на достижения в области селекции.

Экологическое образование и просвещение. Федеральные государственные образовательные стандарты высшего образования подчеркивают направленность на научно-исследовательский и практико-ориентированный вид профессиональной деятельности выпускников. Именно на базе ботанического сада отрабатываются практические занятия по систематике, ботанике, дендрологии, биоиндикации, гербарному делу, семеноведению, экологии, ландшафтоведению, природопользованию, туризму, почвоведению и физике почв, биогеографии, агрохимии, растениеводству, фармакогнозии, зоологии, что важно в подготовке квалифицированных кадров разного уровня и профиля.

Студенты и аспиранты активно участвуют в разработке природоохранных проектов, реализуемых на базе лесных микрозаповедников ботанического сада (три байрачные дубравы) и лугово-степном микрозаповеднике «Старая залежь». В результате сформулированы основные положения о микрозаповедниках, их обоснование в структуре территориальной организации ботанического сада и его природоохранной деятельности. Ботанико-географические коллекции и экспозиции представляют собой «микромодели» зональных, интразональных и азональных экосистем Среднерусской лесостепи, на которых отрабатываются методы картирования растительных ассоциаций, практические методы управления лесными и лугово-степными сообществами с сохранением их высокого биоразнообразия (Воронин и др., 2014).

В настоящее время ботанический сад является центром проведения следующих учебных и производственных практик: «Фармакогнозия» для студентов фармацевтического факультета ВГУ; «Геоботаника с основами биогеографии и флористики» и «Формирование и развитие экологических маршрутов на базе ботанического сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского» для студентов специальности «Экология» биолого-почвенного факультета ВГУ; «Систематика растений с основами геоботаники и гербарного дела» для студентов специальности «Биоинженерия и биоинформатика» Воронежского государственного университета инженерных технологий (ВГУИТ). Таким образом, ресурсы ботанического сада являются востребованными для широкого спектра укрупненных групп специальностей и направлений подготовки, реализуемых в ВГУ: 05.00.00 Науки о Земле, 06.00.00 Биологические науки, 43.00.00 Сервис и туризм, 33.00.00 Фармация.

За последние 7 лет на базе ботанического сада было выполнено 20 дипломных работ студентами естественнонаучных факультетов ВГУ и Воронежского государственного лесотехнического университета (ВГЛТУ); 7 научных работ учащимися МОУДОД «Дворец творчества детей и молодежи» города Воронежа. При участии Первого студенческого

телевидения запущен уникальный проект для дистанционного образования студентов естественнонаучных факультетов ВГУ.

Ресурсный потенциал ботанического сада позволяет расширить сотрудничество с научно-образовательными подразделениями ВГУ (табл. 1).

Таблица 1

Перспективные направления использования ресурсов ботанического сада при сотрудничестве с подразделениями Воронежского государственного университета (ВГУ)

Подразделение ВГУ	Возможные направления вовлечения ресурсов БС ВГУ
Экономический факультет	Разработка бизнес-планов рентабельности производства растительной продукции, проектов экологических троп
Факультет романо-германской филологии и факультет международных отношений	Развитие культурно-деловых, научно-исследовательских и образовательных связей ботанического сада ВГУ с международными природоохранными организациями, ботаническими учреждениями и садами
Факультет журналистики	Популяризация деятельности ботанического сада в СМИ
Исторический факультет и факультет военного образования	Реконструкция культурно-исторических и военных событий, проведение военно-патриотических занятий, участие в благоустройстве экотропы «Страницы истории» на территории ботанического сада
Факультет компьютерных наук	Создание баз данных и математических моделей
Химический факультет	Разработка и внедрение новых форм стимуляторов роста
Юридический факультет	Введение правовых и юридических основ для проведения реконструкции и модернизации деятельности ботанического сада
Физический факультет	Физическая подготовка студентов и преподавателей на спортивно ориентированных маршрутах ботанического сада
Центр изучения артефактов и реликвий	Содействие в создании музея истории ботанического сада ВГУ

Модернизация ботанического сада подразумевает реализацию новых инновационных образовательных программ для всех групп населения (Кузеванов, 2010). Следует отметить важность формирования экологической компетенции профессорско-преподавательского и учебно-вспомогательного персонала Воронежского государственного университета. В этом большую роль могут выполнять ежегодные обзорные и тематические занятия-экскурсии для сотрудников университета. Ботанический сад имеет большой потенциал в области социально-психологической реабилитации различных групп населения. Студентами выполняются дипломные работы по разработке социального проекта – «Сад для людей с ограниченными возможностями».

Ландшафтно-парковая архитектура. Ботанический сад обладает необходимыми ресурсами для повышения квалификации специалистов в сфере охраны окружающей среды, ландшафтного дизайна, цветоводства и озеленения. Развитие этого перспективного направления реализуется при содействии администрации города Воронежа, департамента природных ресурсов и экологии Воронежской области. Ботанический сад – уникальная база для создания Студии ландшафтного дизайна и фитодизайна, в первую очередь, для нужд университета.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ботанический сад им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета успешно реализует международные программы в области семеноведения, изучения чужеродных видов растений и биоразнообразия экосистем Евразии. Его специализированные лаборатории позволяют внедрять инновационные направления по сохранению генетического разнообразия растений *in vitro*. Биоэкологические ресурсы центра интродукции ежегодно используются общественностью, школьными и студенческими коллективами.

Ботанический сад является неотъемлемой частью научно-образовательного кластера Воронежского государственного университета, сочетающего одновременно образовательные, научно-исследовательские, производственные и природоохранные виды деятельности. Его ресурсный потенциал может быть реализован в рамках следующих задач: обеспечение и развитие инновационного образовательного потенциала вуза; обеспечение и развитие эффективной инновационной структуры научных исследований и ее интеграции с бизнес-сообществом города, округа и региона; выполнение научных исследований; наращивание кадрового потенциала университета; обеспечение развития и эффективного использования имущественного комплекса университета; обеспечение развития международного сотрудничества.

Таким образом, ботанический сад развивается как полифункциональный эколого-просветительский и образовательный центр, ресурсы которого востребованы социумом.

Список литературы

- Воронин А. А., Муковнина З. П., Комова А. В., Николаев Е. А. Ботанический сад им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского госуниверситета: научный, образовательный и экскурсионно-просветительский ресурсы. – Воронеж: Роза ветров, 2014. – 140 с.
- Некоторые ландшафтные и флористические особенности ботанического сада горы Эмей, провинция Сычуань, Китай / [А. А. Воронин, Сехонг Ли, Вейгуо Ту и др.] // Экосистемы. – 2016. – Вып. 6. – С. 74–78.
- Воронин А. А., Николаев Е. А., Комова А. В. Ботанический сад имени профессора Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета – центр интродукции и сохранения биоразнообразия растений // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Проблемы высшего образования. – Воронеж, 2013. – № 1. – С. 185–191.
- Лепешкина Л. А., Григорьевская А. Я., Клевцова М. А., Воронин А. А. Инвазионная дендрофлора Среднерусской лесостепи: структурный и биогеографический аспекты изучения // Вестник Тамбовского университета. Сер. Естественные и технические науки. – 2014. – Т. 19. – № 5. – С. 1524–1528.
- Киселева Л. Л., Лепешкина Л. А., Парахина Е. А. Ценные ботанические территории Новодеревеньковского и Краснозороженского районов Орловской области // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2015: Межрегиональная научная конференция, посвященная 80-летию юбилею Центрально-Черноземного заповедника: матер. – Курск, 2015. – С. 119–121.
- Клевцова М. А., Михеев А. А., Якунин А. И. Экологическая оценка загрязнения воздушной среды биоиндикационными методами // Приволжский научный вестник: научно-практический журнал. – Ижевск, 2015. – № 3–2 (43). – С. 82–85.
- Клевцова М. А., Якунин А. И. Экологическая оценка насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на заповедных территориях // Экологические проблемы промышленных городов: сборник научных трудов по материалам 7-й Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Саратов, 2015. – Часть 1. – С. 254–256.
- Кузеванов В. Я. Ботанические сады как экологические ресурсы цивилизации // Труды Томского гос. ун-та. Сер. Биологическая. – 2010. – Т. 274. – С. 218–220.

Лепешкина Л. А., Воронин А. А., Клевцова М. А. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в интродукционных центрах Центрального Черноземья. – Воронеж: Научная книга, 2016. – 57 с.

Лепешкина Л. А., Клевцова М. А. О необходимости восстановления статуса памятника природы Шатиловского леса // Биологическое разнообразие как основа существования и функционирования естественных и искусственных экосистем: Всероссийская молодежная научная конференция, 8–10 июня 2015 г.: матер. – Воронеж, 2015. – С. 372–376.

Сафонова О. Н., Воронин А. А. Экскурсия по семенной лаборатории ботанического сада Воронежского государственного университета // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. География. Геоэкология. – 2014. – № 3. – С. 112–115.

Voronin A.A. The botanical garden as part of the scientific and educational cluster of the Voronezh State University // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 14 (44). P. 3–8.

This research looks the main directions of the activity of the botanical garden of Voronezh State University: conservation of plant biodiversity in situ and ex situ; environmental education and education. The role of the Botanical garden as an integral part of the scientific and educational cluster of Voronezh state University is shown. Its resource potential can be realized within the framework of the following tasks: provision and development of innovative educational potential of the University; ensuring and development of effective innovative structure of scientific research and its integration with the business community of the city; scientific researchers; building the human resources of the University; ensuring the development and effective use of the property complex of the university; ensuring the development of international cooperation.

Key words: botanical garden, scientific and educational cluster, higher education, Voronezh State University.

Поступила в редакцию 15.02.18

УДК 581.526.325

Фито- и зоопланктон Торейских озер в маловодный сезон 2016 года

Афонина Е. Ю., Ташлыкова Н. А.

*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН
Чита, Россия
kataf@mail.ru*

Приводятся данные по видовому богатству, структуре и количественному развитию водорослей и беспозвоночных планктона в Торейских озерах в маловодный сезон 2016 года. В мелких водоемах Барун-Торей отмечено 46 таксономических единиц водорослей и 29 таксонов беспозвоночных. Доминировали пресноводные и эвригалинные виды. В озере Зун-Торей обнаружено 18 таксонов фитопланктона и 3 вида зоопланктона. Превалировали эвригалинные и галофильные виды. Значения численности и биомассы фитопланктона в водоемах Барун-Торей изменялись в пределах 0,7–1260,0 тыс. кл./л и 0,1–1271,0 мг/м³, зоопланктона – 9,2–19370,0 тыс. экз./м³ и 3,8–361,7 г/м³. В озере Зун-Торей количественные показатели альгофлоры варьировали от 12,4 до 310,7 тыс. кл./л и от 1,0 до 14,7 мг/м³, зоопланктона – от 55,1 до 1656,0 тыс. экз./м³ и от 1,1 до 85,5 мг/м³. Разнообразие планктонной флоры и фауны определялось факторами, зависящими от гидрологического режима (степень минерализации вод и активная реакция среды). Фито- и зоопланктон наполняющихся олигогалинных водоемов Барун-Торей качественно и количественно разнообразнее по сравнению с мелеющим полигалинным озером Зун-Торей.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, видовой состав, численность, биомасса, доминирующие виды, Торейские озера.

ВВЕДЕНИЕ

На трансграничной территории Юго-Восточного Забайкалья и Монголии расположены самые крупные водоемы Забайкальского края – Торейские озера, состоящие из двух соединенных между собой протокой Уточи бессточных эфемерных минеральных водоемов: Барун-Торей и Зун-Торей. Отличительной особенностью этих озер является значительная амплитуда колебаний уровня, зависящая от циклического чередования многолетних фаз увлажненности территории. В засушливые годы они почти полностью пересыхают, при этом более мелководный Барун исчезает первым. Полное высыхание водоемов наблюдалось трижды: в 1903–1904, 1921–1922 и 1944–1947 годах. Наиболее высокие уровни отмечались в 1963–1965 и 1998 годах (Фриш, 1972; Кренделев, 1986; Обязов, 2012). Сухой и теплый климатический период (Обязов, 2012) в начале XXI столетия привел к прекращению стока обводняющих Барун-Торей рек Ималки и Ульдзы (Улдза-Гол), что стало причиной полного высыхания этого озера в 2010 году и значительного сокращения уровня воды в озере Зун-Торей.

Площадь озера Барун-Торей в годы повышенной водности достигает 550 км², объем – 1,4 км³, максимальная глубина – 4,3 м, средняя – 2,5 м. На озере около десяти островов, их количество меняется в зависимости от уровня воды. Дно плоское, наибольшие глубины сосредоточены в центральной части. Береговая линия сильно изрезана, изобилует мысами и заливами. Озеро Зун-Торей имеет округлые очертания, слабую изрезанность береговой линии и лишь единственный остров, который при понижении уровня превращается в полуостров. Площадь водной поверхности в многоводный период составляет 285 км², объем – 1,6 км³, максимальная глубина – 6,5 м, средняя – 4,5 м. Наибольшая глубина отмечается в северной части озера. Склоны берегов преимущественно пологие (Замана, Обязов, 2004). По гидрохимическому составу озерные воды относятся к гидрокарбонатно-натриевому типу и характеризуются как высокощелочные. Основные гидрохимические

показатели воды в многолетнем разрезе меняются в зависимости от гидрологического режима озер (Содовые озера..., 1991; Замана, Борзенко, 2010; Куклин и др., 2013; Замана, Вахни́на, 2014; Цыбекмитова, Белозерцева, 2014). Дно сложено илистыми отложениями белесого цвета, которые наряду с гидрокарбонатными солями и взвесью придают воде молочно-белый цвет.

Гидробиологические исследования Торейских озер охватывают как периоды низкой водности (Содовые озера..., 1991), так и многоводные годы (Ташлыкова и др., 2010; Афони́на, Итигилова, 2015). В 2016 году в районе северной оконечности Барун-Торей в пределах дна его ложа отмечались мелкие водоемы, источником питания которых служили многолетняя мерзлота и разгрузка подземных вод по разлому, проходящему по западному берегу озера. В Зун-Торее же продолжался процесс обмеления водоема.

Цель работы – изучить видовое богатство и выявить количественные показатели фито- и зоопланктона в разных по минерализации водоемах Торейских озер в маловодный сезон 2016 года.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования фито- и зоопланктона Торейских озер проводились в июне, августе, октябре 2016 года. В озере Зун-Торей пробы собирались на трех прибрежных станциях: западной, северной и юго-западной. На высохшем ложе дна Барун-Торей опробовались мелкие водоемы, площадью около 50 м² и глубиной не более 0,5 м (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема расположения мест отбора планктонных проб в 2016 году

Фитопланктонные пробы отбирались путем зачерпывания воды с поверхности водоема в пластиковые бутылки объемом 1 л, пробы зоопланктона – путем процеживания 10–50 л воды через гидробиологический сачок. Камеральная обработка фиксированных 40 % раствором формальдегида образцов проводилась в лабораторных условиях с использованием стандартной количественно-весовой методики (Методические рекомендации..., 1984; Садчиков, 2003). Биомасса фитопланктона определялась по объему отдельных клеток или колоний водорослей, при этом удельный вес принимался равным единице. Объемы водорослей приравнивали к объемам соответствующих геометрических фигур (Садчиков, 2003). Биомасса зоопланктона вычислялась по уравнениям связи длины тела и сырой массы (Балушкина, Винберг, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977). Классификация и синонимия таксонов каждой группы водорослей приведена по крупнейшему мировому альгологическому сайту AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2016). Для оценки планктонных сообществ применялись индексы разнообразия (Мэгарран, 1992).

Одновременно с отбором проб проводились измерения температуры воды, pH и TDS (total dissolved solids – общее количество растворенных твердых веществ) с помощью многопараметрического прибора контроля качества воды «Aquaead» (Англия).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вязкие илы, покрывающие дно береговой зоны Зун-Торей, затрудняли подход к озеру. Глубина воды в месте отбора проб не превышала 0,1 м при толщине илового слоя от 0,5 м и более. Цвет воды в озере Зун-Торей и водоемах Барун-Торей белесый, кроме водоема у села Кулусутай (Б-Т 2), где бурое окрашивание связано с водопоем здесь скота и лошадей. Некоторые физико-географические показатели обследованных водоемов представлены в таблице 1.

Таблица 1

Некоторые физико-географические показатели обследованных водных объектов (2016 г.)

Озеро	GPS	Наименование точки	Дата опробования	TDS, мг/л	Температура воды, °С	pH
Барун-Торей	N50°13'37,0" E115°40'12,1"	Б-Т 1	10 июня	-	19,5	8,4
	N50°14'04,3" E115°40'04,9"	Б-Т 2	10 июня	-	16,6	-
			01 августа	-	28,2	-
			08 октября	0,8	-	-
	N50°14'05,6" E115°40'04,0"	Б-Т 3	10 июня	-	15,1	8,5
			01 августа	0,8	-	-
	N50°13'56,3" E115°39'51,2"	Б-Т 4	01 августа	1,0	-	-
	N50°13'72,97" E115°39'02,97"	Б-Т 5	08 октября	1,0	4,4	8,2
N50°13'65,13" E115°38'88,01"	Б-Т 6	08 октября	1,6	4,7	8,5	
N50°13'82,63" E115°39'161,13"	Б-Т 7	08 октября	0,9	4,6	8,2	
Зун-Торей	N50°01'11,3" E115°44'39,7"	З-Т 1	10 июня	-	20,5	9,2
	N50°06'25,6" E115°41'51,7"	З-Т 2	01 августа	21,3	21,7	9,5
			08 октября	-	-	-
	N50°08'47,47" E115°47'51,76"	З-Т 3	01 августа	18,5	24,8	9,4
08 октября			-	-	-	

Примечание к таблице: TDS – total dissolved solids – общее количество растворенных твердых веществ); - – данных нет.

Фитопланктон. Таксономический состав водорослей Торейских озер включал 51 таксономическую единицу из 7 отделов: Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta, Heterokontophyta, Charophyta, Chlorophyta, Euglenophyta. Эколого-географический анализ показал, что по приуроченности к местообитанию в видовом составе фитопланктона преобладали бентосно-планктонные формы водорослей (69 %). Доля планктонных водорослей составляла 31 %. По отношению к солености вод доминировали водоросли олигогалобы, из которых индифферентов – 89 %, галофилов – 6 %, галофобов – 5 %. По отношению к pH среды в фитопланктоне значительна доля алкалифилов (62 %), к ацидофилам отнесено 38 %. По географической принадлежности основу фитопланктона составляли космополиты (64 %). На долю голарктического царства приходилось 8 %, бореальных видов – 2 % (табл. 2).

Таблица 2

Таксономический состав фитопланктона обследованных водных объектов (2016 г.)

Таксон	Барун-Торей											Озеро Зун-Торей				
	10.06			01.08			08.10					10.06	01.08		08.10	
	Б-Т1	Б-Т2	Б-Т3	Б-Т2	Б-Т3	Б-Т4	Б-Т2	Б-Т5	Б-Т6	Б-Т7	3-Т1	3-Т2	3-Т3	3-Т2	3-Т3	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
CYANOBACTERIA																
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann 1898	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Planktolynghya contorta</i> (Lemmermann) Anagnostidis & Komárek 1988	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
<i>Oscillatoria planctonica</i> Woloszynska 1912	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	
<i>O. tenuis</i> C. Agardh ex Gomont 1892	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Oscillatoria</i> sp.	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Spirulina major</i> Kützing ex Gomont 1892	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	
BACILLARIOPHYTA																
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing 1844	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Aulacoseira</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Diatoma vulgare</i> Bory 1824	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+	-	
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère in Jahn et al. 2001	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Nitzschia graciliformis</i> Lange- Bertalot & Simonsen 1978	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith 1851	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CRYPTOPHYTA																
<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja 1948	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	
HETEROKONTOPHYTA																
<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs 1892	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CHAROPHYTA																
<i>Closterium strigosum</i> Brébisson 1856	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Micrasterias</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elakatothrix genevensis</i> (Reverdin) Hindák 1962	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cosmarium</i> sp ₁ .	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
CHLOROPHYTA															
<i>Chlamydomonas pertusa</i> Chodat 1896	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chlamydomonas</i> sp.	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carteria klebsii</i> (P.A. Dangeard) Francé 1893	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rusalka fusiformis</i> (Matvienko) T. Nakada in Nakada et al. 2008	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chlorogonium euchlorum</i> (Ehrenberg) Ehrenberg 1836	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudopediastrum boryanum</i> (Turpin) E.Hegewald in Buchheim et al. 2005	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oocystis submarina</i> Lagerheim 1886	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>O. rhomboidea</i> Fott 1933	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>O. parva</i> West & G.S. West 1898	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Coenococcus planctonicus</i> Korshikov 1953	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Ankyra ancora</i> (G.M. Smith) Fott 1957	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Schroederia setigera</i> (Schröder) Lemmermann 1898	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák 1970	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>M. contortum</i> (Thuret) Komárková- Legnerová in Fott 1969	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>M. obtusum</i> (Korshikov) Komárková-Legnerová 1969	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová 1969	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli in A. Braun 1855	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Scenedesmus arcuatus</i> (Lemmermann) Lemmermann 1899	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Desmodesmus bicaudatus</i> (Dedusenko) P.M. Tsarenko 2000	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. communis</i> (E. Hegewald) E. Hegewald 2000	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tetradesmus lagerheimii</i> M.J. Wynne & Guiry 2016	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. obliquus</i> (Turpin) M.J. Wynne 2016	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Chlorolobion</i> sp.	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Tetraëdron incus</i> (Teiling) G.M. Smith 1926	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim 1882	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Closteriopsis acicularis</i> (Chodat) J.H. Belcher & Swale 1962	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Lemmermannia komarekii</i> (Hindák) C. Bock & Krienitz in Bock et al. 2013	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. triangularis</i> (Chodat) C. Bock & Krienitz in C. Bock et al. 2013	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EUGLENOPHYTA															
<i>Euglena acus</i> (O.F. Müller) Ehrenberg 1830	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena</i> sp1.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena</i> sp2.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phacus caudatus</i> Hübner 1886	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phacus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание к таблице: + – вид присутствует; - – вид отсутствует.

Общее число видов фитопланктона в водоемах Барун-Торей изменялось от 0 до 25, в озере Зун-Торей – от 3 до 12. Наибольшее разнообразие альгофлоры отмечалось в августе (табл. 3).

Таблица 3

Показатели структуры и разнообразия фитопланктона обследованных водных объектов (2016 г.)

Станция	Дата	n	N, тыс. кл./л	B, мг/м ³	H _n , бит	I _d
Барун-Торей						
Б-Т 1	10.06	3	16,8	6,2	3,4	0,4
Б-Т 2	10.06	4	66,1	32,3	2,7	0,3
	01.08	25	1260,0	1271,0	3,3	0,2
	08.10	14	523,5	544,3	2,2	0,3
Б-Т 3	10.06	11	86,2	103,0	1,6	0,5
	01.08	7	39,0	23,2	1,9	0,5
Б-Т 4	01.08	9	160,5	32,5	0,5	0,9
Б-Т 5	08.10	2	0,7	3,5	-	-
Б-Т 6		0	-	-	-	-
Б-Т 7		2	0,7	0,1	-	-
Озеро Зун-Торей						
З-Т 1	10.06	4	27,2140,8	9,7	1,3	0,5
З-Т 2	01.08	12	12,4	1,0	0,5	0,9
	08.10	3	94,7	13,1	0,2	0,9
З-Т 3	01.08	5	39,7	2,9	0,9	0,6
	08.10	3	310,7	14,7	1,5	0,6

Примечание к таблице: n – число таксонов; N – численность; B – биомасса; H_n – индекс Шеннона – Уивера; I_d – индекс доминирования; - – данные отсутствуют..

Количественные показатели фитопланктона в обследованных водоемах значительно варьировали. Общей тенденции в изменении численности и биомассы водорослей планктона в водоемах Барун-Торей в течение летне-осеннего периода не выявлено. Индексы видового разнообразия и доминирования изменялись в пределах 0,5–3,4 бит/экз. и 0,2–0,9, соответственно. В летнем фитопланктоне доминировали зеленые (*M. obtusum*, *C. planctonicus*, *T. incus*, виды рода *Chlamydomonas*) и синезеленые (виды рода *Oscillatoria*) водоросли, в осеннем – зеленые (*Ch. incerta*, *M. contortum*) и диатомовые (*N. graciliformis*, *C. placentula*) водоросли (табл. 3).

В озере Зун-Торей по мере охлаждения водных масс наряду с качественным обеднением фитопланктона происходило увеличение общей плотности водорослей. Индекс Шеннона – Уивера не превышал 1,5 бит/экз., индекс доминирования был выше 0,5. Основу фитопланктона составляли *P. contorta*, *O. submarina* (в июне), *C. planctonicus* (в августе), виды рода *Oocystis* (в октябре) (табл. 3).

Зоопланктон. Общий список видов зоопланктона Торейских озер включал 30 видов и подвидов, из которых 13 таксонов – Rotifera, 7 видов – Copepoda, 10 – Cladocera. В зоогеографическом отношении видовой состав фауны планктона представлен преимущественно широко распространенными видами (43 %), на долю голарктов и палеарктов приходилось соответственно 28 и 29 %. По биотопической приуроченности преобладали эврибионтные виды (26 %), чуть меньше планктонных форм (32 %). Доля фитофильных и литоральных видов составляла по 12 %, бентических – 8 %. Число видов в водоемах Барун-Торей варьировало от 2 до 15. Наибольшее видовое богатство отмечалось в августе, при температуре воды выше 30 °С, наименьшее – в октябре, при температуре ниже 5 °С. В зоопланктоне озера Зун-Торей встречалось 1–3 вида (табл. 4, 5).

Таблица 4

Таксономический состав зоопланктона обследованных водных объектов (2016 г.)

Таксон	Барун-Торей											Зун-Торей		
	10.06			1.08			8.10					9.06	2.08	8.10
	Б-Т1	Б-Т2	Б-Т3	Б-Т2	Б-Т3	Б-Т4	Б-Т2	Б-Т5	Б-Т6	Б-Т7				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
ROTIFERA														
<i>Habrotrocha</i> sp.	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rotaria</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lecane luna</i> (Muller, 1776)	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euchlanis meneta</i> Myers, 1930	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tripleuchlanis plicata plicata</i> (Levander, 1894)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Brachionus urceus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. angularis</i> Gosse, 1851	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. variabilis</i> (Hempel, 1896)	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. plicatilis asplanchnoides</i> Charin, 1947	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>B. calyciflorus anuraeiformis</i> Brehm, 1838	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asplanchnopus multiceps</i> (Schrank, 1793)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Synchaeta</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CLADOCERA														
<i>Daphnia magna</i> Straus, 1820	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. similis</i> Claus, 1876	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller, 1785)	+	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Alona rectangulara</i> Sars, 1862	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine 1820)	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-
COPEPODA													
<i>Metadiaptomus asiaticus</i> (Uljanin, 1875)	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eucyclops arcanus</i> Alekseev, 1990	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. venustus</i> (Norman & Scott, 1906)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Thermocyclops dybowskii</i> (Lande, 1890)	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-

Примечание к таблице: + – вид присутствует; - – вид отсутствует.

Таблица 5

Показатели структуры и разнообразия зоопланктона обследованных водных объектов (2016 г.)

Станция	Дата	n	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³	N% Rot : Cop : Clad	B% Rot : Cop : Clad	H _n , би т	I _d
Барун-Торей								
Б-Т 1	10.06	7	465,0	21,1	4 : 21 : 75	1 : 13 : 86	2,3	0,3
Б-Т 2	10.06	5	19370,0	361,7	73 : 2 : 25	3 : 1 : 96	1,1	0,6
	01.08	8	550,4	260,4	10 : 44 : 45	1 : 1 : 98	2,4	0,3
Б-Т 3	08.10	9	106,9	6,0	0 : 74 : 26	0 : 61 : 39	1,9	0,4
	10.06	7	3695,4	87,2	61 : 37 : 2	2 : 93 : 5	0,7	0,5
Б-Т 4	01.08	14	2216,7	16,9	63 : 34 : 3	4 : 76 : 20	2,1	0,4
	08.10	15	246,5	22,7	15 : 44 : 41	1 : 21 : 78	2,8	0,2
Б-Т 5	08.10	3	168,4	20,1	0 : 11 : 89	0 : 1 : 99	0,9	0,8
Б-Т 6		3	71,0	11,6	0 : 1 : 99	0 : 1 : 99	1,4	0,5
Б-Т 7		2	9,2	3,8	0 : 50 : 50	0 : 14 : 86	1,0	0,5
Озеро Зун-Торей								
З-Т 1	10.06	2	275,0	40,9	0 : 82 : 18	0 : 92 : 8	0,7	0,7
З-Т 2	01.08	3	55,1	1,1	11 : 1 : 88	1 : 1 : 98	0,2	0,8
	08.10	1	175,1	21,9	0 : 100 : 0	0 : 100 : 0	-	-
З-Т 3	01.08	2	1656,0	85,5	0 : 4 : 96	0 : 12 : 88	0,4	0,6
	08.10	1	507,5	61,1	0 : 100 : 0	0 : 100 : 0	-	-

Примечание к таблице: n – число таксонов; N – численность; B – биомасса; N% Rot : Cop : Clad – соотношение численности Rotifera, Copepoda, Cladocera; B% Rot : Cop : Clad – то же по биомассе; H_n – индекс Шеннона – Уивера; I_d – индекс доминирования; - – отсутствие данных.

В мелких водоемах Барун-Торей максимальные значения численности и биомассы зоопланктона отмечались в начале летнего прогревания водных масс, по мере охлаждения воды обилие гидробионтов значительно снижалось. Это наглядно представлено на примере водоема Б-Т 2. В начале лета структурообразующий комплекс зооценоза формировали *B. variabilis*, *D. magna*, *M. brachiata*, *Ch. sphaericus*, *E. serrulatus*, *A. venustus*, в августе – *B. angularis*, *P. vulgaris*, *D. magna*, *C. pulchella*, *T. dybowskii*, в октябре – *M. viridis*, *D. similis*.

Индекс Шеннона – Уивера варьировал от 0,7 до 2,8 экз./бит, индекс доминирования – от 0,2 до 0,8. Трофическая структура слагалась из фильтраторов (Rotifera, Cladocera, Calanoida) и облигатных хищников (Cyclopoidea) (табл. 5).

В озере Зун-Торей количественные показатели беспозвоночных планктона по мере снижения температуры воды как снижались (З-Т 3), так и увеличивались (З-Т 2). Коловратки встречались однажды. В августе доминировала *M. brachiata*, в октябре – *M. asiaticus*. Индекс видового разнообразия был низким и не превышал 0,7 экз./бит, индекс доминирования – высоким (выше 0,6). Звено консументов состояло только из грубых фильтраторов (табл. 5).

Обсуждение. Исследования 2016 года показали, что концентрация солей и рН среды в наполняющихся в месте разгрузки подземных вод водоемах Барун-Торей и в водах мелющего озера Зун-Торей значительно различались. Согласно Венецианской классификации, водоемы Барун-Торей относились к олигогалинному типу, озеро Зун-Торей – к полигалинному. В водоемах с минерализацией 0,8–1,0 мг/л развивались качественно и количественно разнородные и разнообразные планктонные сообщества. Всего отмечено 46 таксономических единиц водорослей и 29 видов беспозвоночных. В озере Зун-Торей при минерализации 18,5–21,3 мг/л встречено 18 таксонов фитопланктона и 3 вида зоопланктона. Количественные показатели гидробионтов в водоемах Барун-Торей были кратно больше по сравнению с таковым в озере Зун-Торей. Так, наибольшая численность фитопланктона была в 4 раза выше, наибольшая биомасса – в 85 раз, зоопланктона – в 12 и 4 раза соответственно. Минимальная плотность гидробионтов в водоемах Барун-Торей наблюдалась осенью, максимальная – летом. В озере Зун-Торей, напротив, меньшие значения численности и биомассы водорослей отмечались в период высоких температур, большие – в период охлаждения воды. Основу численности и биомассы в водоемах определяли цианобактерии и зеленые водоросли, что отмечается и в других озерах подобного типа (Doyle, 1990; Веснина и др., 2005; Zhao et al., 2005; Afonina, Tashlykova, 2018). При этом в водоемах Барун-Торей разнообразнее представлена флора мелкоклеточных хлорококковых водорослей. В зоопланктоне водоемов Барун-Торей преобладали представители прудового комплекса, предпочитающие пресные и солоноватые воды (галоксены), в озере Зун-Торей – обитатели соленых вод (галофилы).

Бурное развитие отдельных видов гидробионтов в водоемах котловины Барун-Торей характерно для мелководных экосистем аридных территорий, и вызвано оно высокой динамичностью местообитаний вследствие циклических климатических колебаний (Кирилук и др., 2012). Для экосистемы озера Зун-Торей характерна общая для соленых озер тенденция, при которой понижение уровня воды способствовало повышению солености вод, рН и, соответственно, сокращению видового богатства (Gorlacheva et al., 2014; Itigilova et al., 2014). Суммарная численность и биомасса гидробионтов с изменением химизма воды могут как возрастать (Echaniz, Vignatti, 2011; Vignatti et al., 2017), так и уменьшаться (Балушкина и др., 2009; Литвиненко и др., 2013). Низкие значения индекса видового разнообразия и высокие – индекса доминирования, отмеченные для планктонных сообществ озера Зун-Торей, свидетельствуют об экстремальных экологических условиях (Андронникова, 1996).

Трофическая структура планктона в олигогалинных водоемах состояла из первичных продуцентов (преимущественно мелкоразмерных видов – *M. obtusum*, *T. incus*, виды родов *Oscillatoria*, *Chlamydomonas*) и консументов: фильтраторов (*B. angularis*, *B. variabilis*, *K. quadrata*, *D. magna*, *S. vetulus*, *C. pulchella* и др.), соскребателей (представители семейства Chydoridae), всасывателей (представители отряда Bdelloida), питающихся детритом, бактериальными скоплениями и фитопланктоном, и хищников (*E. serrulatus*, *E. arcanus*, *A. venustus*, *M. viridis*, *T. dybowskii* и др.), потребляющих мелких коловраток и рачков. В полигалинном озере Зун-Торей хищная составляющая в трофической цепи отсутствовала; утилизация органического вещества шла по типу пастбищной цепи, основными звеньями которой являлись цианобактерии, зеленые водоросли и «мирные» беспозвоночные. Отсутствие хищников, в свою очередь, позволило популяциям ракообразных (*M. brachiata* и *M. asiaticus*) процветать в сообществе. Упрощение трофической структуры гидробионтов в

озерах с повышенной минерализацией отмечалось и другими исследователями (Балушкина и др., 2009; Литвиненко и др., 2013).

Следует отметить, что сравнение планктонных сообществ озера Зун-Торей с данными, полученными в предыдущий маловодный период 1982–1986 годов (Содовые озера ..., 1991), не предоставляется возможным, поскольку гидрологические (глубина, площадь), гидрохимические (минерализация, рН) и температурные параметры среды заметно отличались от такового в 2016 году. Гидробиологическая характеристика наполняющихся водоемов Барун-Торей приведена впервые.

ВЫВОДЫ

1. Флора водорослей мелких водоемов Барун-Торей включала 46 таксономических единиц, фауна планктонных беспозвоночных – 29 видов и подвидов, в озере Зун-Торей отмечено 18 таксонов водорослей и 3 вида зоопланктона.

2. В водоемах Барун-Торей количественные показатели фитопланктона изменялись в пределах 0,7–1260,0 тыс. кл./л и 0,1–1271,0 мг/м³, зоопланктона – 9,2–19370,0 тыс. экз./м³ и 3,8–361,7 г/м³. В озере Зун-Торей значения численности и биомассы фитопланктона варьировали от 12,4 до 310,7 тыс. кл./л и от 1,0 до 14,7 мг/м³, зоопланктона – от 55,1 до 1656,0 тыс. экз./м³ и от 1,1 до 85,5 мг/м³.

3. Структурообразующий комплекс фито- и зоопланктона водоемов Барун-Торей составляли пресноводные и эвригалинные виды, в озере Зун-Торей – эвригалинные и галофильные виды.

4. Факторами среды, определяющими состав и структуру водорослей и беспозвоночных планктона, являются минерализация и рН. В мелких изолированных олигогалинных водоемах Барун-Торей развивался разнородный и качественно и количественно богатый литоральный планктоценоз. В полигалинном озере Зун-Торей в условиях высокощелочной реакции среды планктонные сообщества характеризовались ограниченным составом видов и вспышкой численности отдельных видов фильтраторов.

Благодарности. Авторы глубоко признательны сотрудникам лаборатории водных экосистем ИПРЭК СО РАН за помощь в отборе гидробиологических проб.

Работа выполнена в рамках проекта ФНИ IX.137.1.1.

Список литературы

- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. – СПб.: Наука, 1996. – 189 с.
- Афони́на Е. Ю., Итигилова М. Ц. Динамика зоопланктона соленых озер юго-восточного Забайкалья в разные климатические периоды // Вестник Бурятского государственного университета. – 2015. – № 4. – С. 104–115.
- Балушкина Е. Б., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем (сб. науч. тр.). – Л.: Наука, 1979. – С. 169–172.
- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма // Журн. общ. биологии. – 2009. – Т. 70, № 6. – С. 504–514.
- Веснина Л. В., Митрофанова Е. Ю., Лисицина Т. О. Планктон соленых озер территории замкнутого стока (юг Западной Сибири, Россия) // Сиб. экол. журн. – 2005. – № 2. – С. 221–233.
- Замана Л. В., Борзенко С. В. Гидрохимический режим соленых озер Юго-Восточного Забайкалья // География и природные ресурсы. – 2010. – № 4. – С. 100–107.
- Замана Л. В., Вахнина И. Л. Гидрохимия соленых озер юго-восточного Забайкалья в фазу аридизации климата в начале XXI века // Межд. журн. приклад. и фундамент. исслед. – 2014. – Т. 11, № 4. – С. 608–612.
- Замана Л. В., Обязов В. А. Динамика уровня и гидрохимического режима Торейских озер в 20-м веке // Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами: Междунар. науч.-практ. конф., 1–4 сентября 2004: сб. матер. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004. – С. 98–99.
- Кириллюк В. Е., Ткачук Т. О. ЕСТЬ, Кириллюк О. К. Влияние изменений климата на местообитания и биоту в Даурии // Проблемы адаптации к изменению климата в бассейнах рек Даурии: экологические и водохозяйственные аспекты (сб. науч. тр. биосферного заповедника «Даурский»). – Чита: Экспресс-издательство, 2012. – С. 46–62.

Кренделев Ф. П. Периодичность наполнения и высыхания Торейских озер (Юго-Восточное Забайкалье) // ДАН СССР. – 1986. – Т. 287, № 2. – С. 396–400.

Куклин А. П., Цыбекмитова Г. Ц., Горлачева Е. П. Состояние водных экосистем озер Онон-Торейской равнины за 1983–2011 годы (Восточное Забайкалье) // Аридные экосистемы. – 2013. – Т. 19, № 3. – С. 16–26.

Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И., Бойко Е. Г., Куцанов К. В. Влияние факторов внешней среды на структуру и функционирование биоценозов гипергалинных водоемов юга Западной Сибири // Сиб. экол. журн. – 2013. – № 3. – С. 321–332

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / [Сост. А. А. Салазкин и др.]. – Л.: ГосНИОРХ, 1984. – 33 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 198 с.

Обязов В. А. Изменение климата и гидрологического режима рек и озер в Даурском экорегионе // Проблемы адаптации к изменению климата в бассейнах рек Даурии: экологические и водохозяйственные аспекты (сб. науч. тр. биосферного заповедника «Даурский»). – Чита: Экспресс-издательство, 2012. – Вып. V. – С. 24–45.

Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. – М.: Университет и школа, 2003. – 157 с.

Содовые озера Забайкалья: экология и продуктивность / [Л. И. Локоть, Т. А. Стрижова, Е. П. Горлачева и др.]. – Новосибирск: Наука, 1991. – 216 с.

Ташлыкova Н. А., Афонина, Е. Ю., Итигилова М. Ц. К изучению летнего планктона Торейских озер // Природоохранное сотрудничество в трансграничных экологических районах: Россия – Китай – Монголия: Междунар. науч.-практ. конф., 21–23 октября 2009 г.: сб. науч. мат. – Чита: Экспресс-издательство, 2010. – Вып. 1. – С. 280–285.

Фриш В. А. Торейский эксперимент // Природа. – 1972. – № 2. – С. 60–64.

Цыбекмитова Г. Ц., Белозерцева И. А. Гидрохимия соленых озер Онон-Борзинского междуречья (Забайкальский край) // Вода: химия и экология. – 2014. – № 2. – С. 3–8.

Afonina E. Y., Tashlykova N. A. Plankton community and the relationship with the environment in saline lakes of Onon-Torey plain, Northeastern Mongolia // Saudi J. Biol. Sci. – 2018. – Vol. 25, N 2. – P. 399–408.

Doyle W. S. Changes in lake levels, salinity and the biological community of Great Salt Lake (Utah, USA), 1847-1987 // Hydrobiologia. – 1990. – Vol. 197. – P. 139–146.

Echaniz S. A., Vignatti A. M. Seasonal variation and influence of turbidity and salinity on the zooplankton of a saline lake in central Argentina. Latin American J. Aqua. Res. – 2011. – Vol. 39, N 2. – P: 306–315.

Gorlacheva E. P., Tsybekmitova G. Ts., Afonin A. V., Tashlykova N. A., Afonina E. Yu., Kuklin A. P., Saltanova N. V. Lake-margin ecosystems of saline lakes of the Borzya group (Zabaikalsky Krai, Russia) during the initial filling phase // Chinese J. Ocean. Limn. – 2014. – Vol. 32, N 4. – P. 871–878.

Guiry M. D. AlgaeBase / Guiry M. D., Guiry G. M. [Электронный ресурс]. – 2016. Режим доступа: <http://www.algaebase.org>. (дата обращения: 2016).

Itigilova M. Ts., Dulmaa A., Afonina E. Yu. Zooplankton of Lakes of the Uldza and Kerulen River Valleys of Northeastern Mongolia // Inland Water Biology. – 2014. – Vol. 7, N 3. – P. 249–258.

Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. Arch. Hydrobiol. Beih. – 1977. – Vol. 8. – P. 71–76.

Vignatti A., Cabrera G., Canosa M., Echaniz S. Environmental and zooplankton parameter changes during the drying of a saline shallow temporary lake in central Argentina // Univ. Sci. – 2017. – Vol. 22, N 3. – P. 177–200.

Zhao W., Zheng M. P., Xu X. Z., Liu X. F., Guo G. L., He Z. H. Biological and ecological features of saline lakes in northern Tibet, China // Hydrobiologia. – 2005. – Vol. 541, N 1. – P. 189–203.

Afonina E. Yu., Tashlykova N. A. Plankton flora and fauna of the Torey lakes in the low water level season (2016) // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 9–19.

The species richness, structure, abundance and biomass of plankton algae and invertebrate in the Torey lakes during low water level season (2016) are given. There were 46 taxonomic units of algae and 29 species and subspecies of invertebrates in the small Barun-Torey reservoirs, freshwater and euryhaline species dominated. There were 18 taxa of algae and 3 species of invertebrates in the Zun-Torey Lake, euryhaline and halophilic species prevailed. The abundance and biomass of phytoplankton in the Barun-Torey reservoirs ranged from 1,5 to 1260,0 10^3 cells/L and from 0,1 to 1271,0 mg/m^3 respectively. The abundance and biomass of zooplankton varied within 9,2–19370,0 10^3 ind./ m^3 and 3,8–361,7 g/m^3 . In the Zun-Torey Lake, the abundance and biomass of plankton algae varied from 12,4 to 310,7 10^3 cells/L and from 1,0 to 14,7 mg/m^3 respectively. The abundance and biomass of plankton invertebrates varied within 55,1–1656,0 10^3 ind./ m^3 and 1,1–85,5 g/m^3 . The diversity of plankton flora and fauna was determined by factors depending on the hydrological regime (mineralization and pH). The phyto- and zooplankton in the filling oligogaline Barun-Torey reservoirs were qualitatively and quantitatively more diverse than the melting polygaline Zun-Torey Lake.

Key words: phytoplankton, zooplankton, species composition, abundance, biomass, dominate species, Torey lakes.

Поступила в редакцию 21.02.18

УДК 581.526.323:58.006(262.5)

Пространственное распределение макрофитобентоса с учетом ландшафтной структуры юго-западной части региона Севастополя

Миронова Н. В., Панкеева Т. В.

*Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
tatyapananeeva@yandex.ru, dr.nataliya.mironova@yandex.ru*

На основе ландшафтного подхода изучено пространственное распределение макрофитобентоса в прибрежной зоне юго-западной части региона Севастополя (мыс Балаклавский – мыс Айя). Составлена ландшафтная карта побережья, выделено 7 донных природных комплексов (ДПК). Показано, что на формирование ландшафтной структуры оказывают влияние геолого-геоморфологические особенности береговой зоны. Для каждого ДПК рассчитан запас фитомассы макрофитобентоса и доминирующих видов водорослей. Для исследуемой акватории характерны значительный ресурсный потенциал донной растительности и высокая доля охраняемых краснокнижных видов макрофитов. С целью рационального природопользования прибрежной зоны предложено включить в резервную сеть перспективных для последующего заповедания территорий участок от мыса Балаклавский до урочища Инжир, создав ботанический заказник «Спилия», либо ввести его в состав природного заказника регионального значения «Мыс Айя».

Ключевые слова: ландшафт, донные природные комплексы, запас фитомассы макрофитов, цистозирры и филлофоры, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Макрофитобентос является функционально важным звеном прибрежных экосистем, который выполняет средообразующую роль, участвует в самоочищении и аэрации водных масс, имеет высокий продукционный потенциал. Активизация хозяйственной деятельности, интенсивное освоение ресурсов шельфа, увеличение транспортных потоков и рекреационной нагрузки на черноморское побережье привело к ухудшению экологического состояния акватории, что вызвало негативные изменения количественных и качественных характеристик макрофитов, резкое сокращение их запасов (Мильчакова, 2003, 2011; Миронова, 2007; Миронова, Панкеева, 2016 и др.). В связи с этим приобретает актуальность разработка научно обоснованных рекомендаций, направленных на сохранение и восстановление ресурсов донной растительности. Одной из составных частей рационального природопользования морских биологических ресурсов является изучение донных природных комплексов (ДПК), что характерно для ландшафтного подхода (Петров, 1989; Папунов, 2008; Панкеева, Миронова, 2017 и др.). ДПК представляют относительно однородные участки дна, характеризующиеся единством взаимосвязанных компонентов: литогенной основы (донных осадков в пределах активного слоя или поверхности коренной породы), придонной водной массы и населяющих их морских организмов, при этом важнейшим ландшафтообразующим фактором ДПК является макрофитобентос (Папунов, 2008). Согласно мнению К. М. Петрова (1989), макрофиты являются индикатором своеобразия морфологических комплексов горизонтального расчленения подводных ландшафтов. Применение ландшафтного подхода к изучению донной растительности дает возможность отразить региональные закономерности их пространственного распространения, выработать принципы рационального природопользования в прибрежной зоне.

Цель исследований – изучение пространственного распределения макрофитобентоса и оценка запасов ключевых видов макрофитов с учетом ландшафтной структуры на примере прибрежной зоны юго-западной части Крыма (мыс Балаклавский – мыс Айя).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве модельного полигона выбран район прибрежной зоны от мыса Балаклавский до мыса Айя, расположенный в юго-западной части Крымского полуострова, который имеет высокую природоохранную ценность и отличается обилием уникальных местообитаний макрофитобентоса (рис. 1). Длина его береговой линии – свыше 9 км. Из-за труднодоступности исследуемого района хозяйственная деятельность здесь ограничена, представлено лишь лесохозяйственное и рекреационное природопользование, что обеспечивает высокую сохранность побережья и прибрежья. В составе донной растительности обильно встречаются виды макрофитов, входящие в списки Красной книги РФ (2008): *Phyllophora crispa* (Huds.) P. S. Dixon = *Ph. nervosa* (DC) Grev. и *Stilophora tenella* (Esper) P. C. Silva, Красной книги Крыма (2016): *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory, *C. barbata* C. Ag., *Ph. crispa*, *Nereia filiformis* (J. Ag.) Zanard. и *Zanardinia typus* (Nardo) P. C. Silva. С целью охраны морской акватории на участке от урочища Инжир до мыса Айя создан государственный природный заказник (ГПЗ) регионального значения «Мыс Айя» (рис. 1).

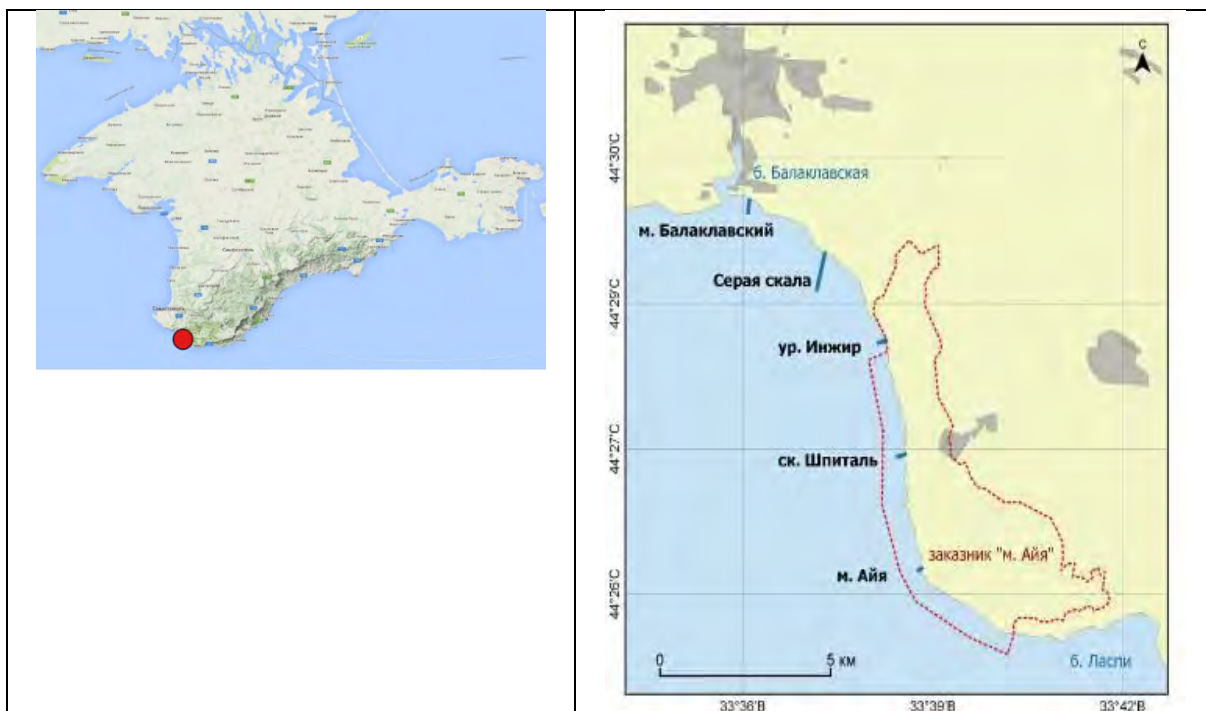


Рис.1. Карта-схема района работ и расположения трансект (мыс Балаклавский – мыс Айя)

Красным пунктиром обозначена граница ГПЗ «Мыс Айя».

Сведения о составе, распределении и запасах донной растительности этого района малочисленны. Впервые гидрботаническая и гидролого-гидрохимическая съемки акватории из-за размещения военных баз были проведены лишь в 1992 году (Ковардаков и др., 2004). Авторами изучена структура цистозирового фитоценоза, оценена роль макрофитов в поддержании качества морской среды, рассчитаны их потенциальная способность изъятия из воды биогенных элементов и насыщение ее кислородом, проведен химический анализ морской воды, определен гидрологический режим прибрежья. Береговая линия изучаемого района отличается своеобразной конфигурацией, что создает

благоприятные условия для формирования вдольбереговых течений и прибрежного локального апвеллинга. В связи с активным перемешиванием воды загрязнение сточными водами отмечено локально лишь в районе выхода коллектора, расположенного у мыса Балаклавский (Ковардаков и др., 2004).

В летний период 2015 года была проведена следующая гидробиотическая съемка в прибрежной зоне от мыса Балаклавский до мыса Айя. Основной объем материала собран водолазным способом с борта маломерного судна. В акватории заложено 5 профилей-трансект, которые были расположены перпендикулярно к берегу и охватывали все типы ландшафтов (рис. 1, табл. 1). На стандартных глубинах (0,5; 1; 3; 5; 10; 15; 20 и 25 м), используемых при гидробиотических исследованиях (Калугина-Гутник, 1975), дайвер визуально описывал донные отложения, пользуясь классификацией морских обломочных осадков по гранулометрическому составу, разработанной П. Л. Безруковым и А. П. Лисициным (1960). При изучении состава и структуры донных фитоценозов на этих глубинах закладывали по четыре учетные площадки размером 25×25, при этом определяли проективное покрытие дна макрофитами, учитывали их биомассу и численность. Всего заложена 31 станция, собрано и обработано 124 количественных и качественных проб. Выделение фитоценозов проводили согласно доминантной классификации по А. А. Калугиной-Гутник (1975). Оценку ресурсов донной растительности проводили по стандартной методике, используемой в морских фитоценологических исследованиях (Левин, 1994). Для детализации ландшафтной карты дополнительно выполнены еще 4 ландшафтных профиля с охватом глубин от 0,5 до 40 м (табл. 1). Их длина варьировала в зависимости от особенностей геолого-геоморфологического строения подводного рельефа и нижней границы обитания донной растительности. На всех выполненных профилях-трансектах дайвер, снабженный дайв-компьютером, отмечал глубину смены ландшафта, нижнюю границу фитали, при этом выполняя фото- и видеосъемку.

Таблица 1

Координаты профилей-трансект, диапазон глубин и ширина фитали района исследования

Профили-трансекты	Координаты	Диапазон глубин, м	Ширина фитали, м
Гидробиотические и ландшафтные профили			
мыс Балаклавский	44°29.610' N 033°36.069' E	0,5–20	278
Серая скала	44°29.025' N 033°37.293' E	0,5–15	295
урочище Инжир	44°28.205' N 033°38.228' E	0,5–15	117
скала Шпиталь	44°26.947' N 033°38.543' E	0,5–15	103
мыс Айя	44°25.635' N 033°38.963 E	0,5–15	26
Ландшафтные профили			
Дальний Инжир (скала Калафатла)	44°27.799' N 033°38.353' E	0,5–15	–
урочище Казан-Дере	44°26.732' N 033°38.575' E	0,5–30	–
скала Носорог	44°26.581' N 033°38.557' E	10–45	–
урочище Затерянный мир	44°25.592' N 033°39.043 E	0,5–18	–

Примечание к таблице. Прочерк – отсутствие данных.

Информацию о донных компонентах, полученную в ходе описания водолазами, оформляли графически в виде ландшафтных профилей. В основе ландшафтного профиля лежит батиметрическая кривая, составленная в результате предварительного анализа навигационной карты и водолазного промера. На батиметрической кривой различными условными обозначениями отражали литофациальные разности донных осадков и массовые виды макрофитов (Игнатов и др., 1982; Блинова и др., 2005). В дальнейшем выделены однотипные участки морского дна, приуроченные к одной мезоформе рельефа, имеющие

одинаковые по происхождению и составу слагающие горные породы и характерные фитоценозы. При описании природных особенностей подводного рельефа использовали интерпретационные таблицы, прилагаемые к профилю.

Ландшафтное картирование акватории осуществляли на основе составленных профилей и интерпретационных таблиц. Для создания ландшафтной карты использовали программный пакет QGIS 2.14.18 и электронную основу навигационной карты. Географическую привязку границ ДПК и определение их площади осуществляли с помощью программы QGIS. Сопряженный анализ карт литологического состава и батиграфической, сведений водолазных съемок позволил провести экстраполяцию участков дна со сходными параметрами для выделения границ ДПК. Результаты обобщения исследований отражены на ландшафтной карте прибрежной зоны мыс Балаклавский – мыс Айя. На основе ландшафтной карты изучены пространственные изменения состава и структуры макрофитобентоса, проведена оценка запасов донной растительности и доминирующих видов водорослей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В ландшафтной структуре прибрежной зоны юго-западной части региона Севастополя (мыс Балаклавский – мыс Айя) выделено семь типов ДПК с участием ключевых видов макрофитов: цистозир и филлофор (рис. 2).

1. Валунно-глыбовый бенч с преобладанием видов цистозир и мозаичным произрастанием диктиоты ленточной и падьины павлиньей. ДПК представлен фрагментарно вдоль всего побережья, приурочен к микроамфиатральным эрозионно-тектоническим структурам береговой зоны с «карманными пляжами», встречается на глубине 0,5–1 м. Его суммарная площадь составляет 0,8 га. Здесь зарегистрированы фитоценозы *Cystoseira crinita*+*C. barbata*–*Cladostephus spongiosus*–*Ellisolandia elongata* [= *Corallina mediterranea*] и *Dictyota fasciola*+*Padina pavonica*. Вклад видов цистозир достигает 85 % общих запасов. Для этого типа ДПК отмечен максимальный запас фитомассы макрофитов и цистозир (табл. 2), тогда как эти величины для видов диктиоты и падьины крайне низкие и не превышают 0,003 т·га⁻¹.

2. Глыбово-валунный бенч с преобладанием цистозир косматой и ульвы жесткой. ДПК расположен в районе мыса Балаклавский на глубине от 0,5 до 1 м. Его площадь невелика (табл. 2). Здесь зарегистрирован фитоценоз *Cystoseira crinita* – *Ulva rigida*. Вклад цистозир и ульвы составляет 81 и 17 % общих запасов соответственно. На этом типе ДПК запас фитомассы макрофитов и цистозир в 1,4 раза ниже, чем эти показатели на предыдущем ДПК (табл. 2), при этом запас фитомассы ульвы составляет 7,6 т·га⁻¹.

3. Подводный береговой абразионный склон, сложенный глыбово-валунными отложениями, с преобладанием цистозир бородастой и ульвы жесткой. ДПК отмечен в районе мыса Балаклавский на глубине 1–3 м (табл. 2). Подводный склон приглубый. Здесь зарегистрирован фитоценоз *Cystoseira barbata* – *Ulva rigida*. Вклад цистозир и ульвы составляет 68 и 27 % общих запасов соответственно. Величина запаса фитомассы макрофитов соизмерима, а цистозир – в 1,3 раза ниже, чем эти показатели на предыдущем ДПК (табл. 2). Запас фитомассы ульвы достигает 11,2 т·га⁻¹.

4. Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозир. ДПК имеет широтное простирание вдоль всей береговой линии на глубине от 0,5 до (5)10 м, за исключением района мыса Балаклавский (глубина 0,5–3 м) и отдельных фрагментарных участков побережья (глубина 0,5–1 м). Подводный склон приглубый. Доля площади этого ДПК достигает 32 % общей площади акватории (табл. 2). Здесь зарегистрирован фитоценоз *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata*. Вклад видов цистозир составляет 67 % общих запасов. Запас фитомассы макрофитов и видов цистозир в 1,2 раза ниже, чем эти показатели в предыдущем ДПК. Запас фитомассы филлофоры минимальный (табл. 2).



1	Валунно-глыбовый бенч с преобладанием видов цистозеры и мозаичным произрастанием диктиоты ленточной и падины павлиньей	
2	Глыбово-валунный бенч с преобладанием цистозеры косматой и ульвы жесткой	
3	Подводный береговой абразионный склон, сложенный глыбово-валунными отложениями, с преобладанием цистозеры бородатой и ульвы жесткой	
4	Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозеры	
5	Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозеры и с чередованием галечно-гравийных отложений с битой ракушей, где преобладает филофора курчавая	
6	Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная гравийно-песчаными отложениями с битой ракушей, с преобладанием филофоры курчавой	
7	Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная гравийно-щебнистыми (неокатанными) отложениями с битой ракушей, с преобладанием нерей нитевидной, занардинии типичной, кодиума червеобразного и видов антитамниума	

Рис. 2. Карта-схема ландшафтной структуры побережья мыс Балаклавский – мыс Айя

Таблица 2

Распределение запасов макрофитов и доминирующих видов водорослей в донных природных комплексах прибрежной зоны мыс Балаклавский – мыс Айя

ДПК	Глубина, м	Площадь, га	Запас фитомассы, т·га ⁻¹		
			макрофитов	видов цистозиры	филлофоры
1	0,5–1	0,8	61,3	52,2	0
2	0,5–1	0,1	44,7	36,2	0
3	1–3	0,5	41,2	28,2	0
4	0,5–5(10)	47,6	34,8	23,2	1,3
5	5(10)–15	73,9	21,9	11,5	2,4
6	15–20	25,2	26,9	5,2	9,6
7	15–35	–	0,06	0	0

Примечание к таблице. Нумерация и описание ДПК соответствуют сведениям, представленным в тексте и на рисунке 2. Прочерк – отсутствие данных.

5. Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозиры и с чередованием галечно-гравийных отложений с битой ракушей, где преобладает филлофора курчавая. ДПК имеет широтное простираие вдоль береговой линии на глубине 5(10)–15 м, за исключением участка от скалы Шпиталь до мыса Айя. Подводный склон крутой, характерно чередование отдельно стоящих глыб, диаметром до 10 м, с участками, сложенными галечно-гравийными отложениями. Площадь ДПК достигает половину общей площади акватории (табл. 2). Характерно, что 85 % площади этого ДПК сосредоточено на участке мыс Балаклавский – урочище Инжир. Здесь зарегистрированы фитоценозы *Cystoseira crinita* + *C. barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata* и (*Cystoseira barbata*) – *Phyllophora crispa* – *Cladophora dalmatica*. Вклад видов цистозиры и филлофоры составляет 52 и 11 % общих запасов соответственно. Запас фитомассы макрофитов и цистозиры наименьший по сравнению с этими же показателями на предыдущих ДПК, при этом запас фитомассы филлофоры почти вдвое выше, чем эта величина на предыдущем ДПК (табл. 2).

6. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная гравийно-песчаными отложениями с битой ракушей, с преобладанием филлофоры курчавой. ДПК отмечен фрагментарно на глубине 15–20 м (табл. 2). Рельеф дна представляет выровненную слабонаклонную поверхность. Его суммарная площадь составляет 25,2 га, при этом 96 % площади этого ДПК сосредоточено на участке мыс Балаклавский – урочище Инжир. Остальная площадь ДПК приходится на район мыс Айя. Зарегистрирован фитоценоз *Phyllophora crispa*. Вклад видов цистозиры и филлофоры достигает 19 и 36 % общих запасов соответственно. Здесь отмечен максимальный запас фитомассы филлофоры и минимальный – цистозиры по сравнению с этими же показателями на других ДПК (табл. 2).

7. Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная гравийно-щебнистыми (неокатанными) отложениями с битой ракушей, с преобладанием нерей нитевидной, занардинии типичной, кодиума червеобразного и видов антитамниума. ДПК характерен для участка урочище Инжир – мыс Айя, описан на глубине 15–35 м. В рельефе дна выражена выровненная равнина, где встречаются отдельно расположенные глыбы диаметром до 3 м. Здесь зарегистрирован фитоценоз *Nereia filiformis* + *Zanardinia typus* + *Codium vermilara*. Запас фитомассы макрофитов не превышает 0,06 т·га⁻¹ (табл. 2).

В целом, в прибрежной зоне юго-западной части региона Севастополя (мыс Балаклавский – мыс Айя) общие запасы макрофитобентоса оцениваются в 3775,6 т, из которых 2144,3 т приходится на виды цистозиры, 477,3 т – на филлофору. В среднем, на 1 га исследуемого побережья сосредоточено 25,5 т макрофитов, в том числе 14,5 т цистозиры и 3,2 т филлофоры. Вклад видов цистозиры составляет 57 %, филлофоры – 13 % общих запасов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Черном море сведения о составе и структуре макрофитобентоса, особенностях его распределения по глубинам, наиболее полные расчеты запасов средообразующих видов макрофитов приведены в начале 70-х годов прошлого века в монографической сводке А. А. Калугиной-Гутник (1975). В работе показано, что открытые берега крымского шельфа характеризуются доминированием поясного типа донной растительности. Автор, руководствуясь результатами сравнительного анализа имеющихся многолетних материалов и проведенными обобщениями описал литологические особенности дна и рассчитал в среднем глубины обитания основных фитоценозов Черного моря. Так, на глыбово-валунном субстрате и выходах коренных пород на глубине от 0,5 до 10 м распространены цистозировые фитоценозы, являющиеся ключевыми звеньями большинства прибрежных экосистем. Затем следует переходная полоса, где между валунами и глыбами встречаются участки с песчаными отложениями, на глубине 10–(15)18 м встречается цистозирово-филлофоровый фитоценоз. Следующий пояс представлен филлофоровым фитоценозом, который описан на гравийно-песчаных с битой ракушей отложениях на глубине 18–25 м.

Однако геолого-геоморфологическое строение дна нарушает поясное распределение фитоценозов, при этом ширина зарослей макрофитобентоса существенно варьирует в разных частях побережья Черного моря. Известно, что ведущую роль в распространении донной растительности по глубинам оказывают рельеф, литология пород и донных осадков подводного берегового склона. Так, на черноморском побережье Кавказа было показано изменение состава и структуры фитоценозов филлофоры и цистозире и их биомассы в зависимости от разных форм рельефа грядового бенча (Рыбников, Лучина, 1998; Симакова, 2009, Вилкова, 2005). Авторами было отмечено, что рельеф дна опосредованно воздействует на распределение запасов донной растительности через изменения освещенности, гидродинамических условий, температурного и гидрохимического режимов. В то же время между строением подводного берегового склона и рельефом надводной части берега существует тесная взаимосвязь (Вилкова, 2005). Таким образом, рельеф береговой зоны может являться индикатором подводных ландшафтов и соответственно влиять на распространение макрофитов и их запасов в прибрежной зоне моря.

Побережье изучаемого региона Севастополя отличается сложным геолого-геоморфологическим строением надводной части берега, что оказывает существенное влияние на рельеф подводного берегового склона. В связи с этим выделенные типы ДПК с участием ключевых видов макрофитов имеют как широтное, так и фрагментарное распространение (рис. 2). В целом, для береговой зоны района от мыса Балаклавский до мыса Айя характерны абразионно-денудационные берега, преобладают крутые обрывистые клифовые склоны до высоты 300–500 м, отмечена высокая активность гравитационных процессов. На побережье выражен глыбовый бенч, подводный склон круто опускается на глубину 20–40 м, что приводит к резкому сужению фитали. Морфометрические особенности подводного склона варьируют и по участкам в зависимости от типа берега. Так, для абразионно-обвальных берегов (от мыса Балаклавский до урочища Инжир), выработанных в глинистых (аргелитовых) отложениях, подводный склон отличается незначительным уклоном, достигающим до глубины 13–15 м. Для абразионно-денудационных берегов (от урочища Инжир до скалы Шпиталь), выработанных в верхнеюрских известняках, подводный склон приглубый, типичны глыбовые навалы и резкий свал глубин от 10 до 25 м. Абразионно-денудационные берега малоизмененные морем находятся на участке от скалы Шпиталь до мыса Айя. Подводный склон крутой, осложненный навалом глыб с диаметром до 10 м, резкий свал глубин до 20–25 м.

В связи с этим для ДПК подводного берегового абразионного склона, сложенного псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозире запас фитомассы макрофитов и видов цистозире значительно изменяется по участкам от 20,5 до 66,8 и от 13,7 до 51,1 т·га⁻¹ соответственно (табл. 3). Максимальные величины обоих показателей выявлены на участке Серая скала – урочище Инжир, где отмечен широкий, пологий склон с

выраженными подводными грядами, а минимальные – для участка от скалы Шпиталь до мыса Айя, где зарегистрирован резкий свал глубин.

Таблица 3
Распределение запаса фитомассы макрофитов и доминирующих видов водорослей на подводном береговом абразионном склоне по участкам

Участок	Глубина, м	Площадь, га	Запас фитомассы, т·га ⁻¹		
			макрофитов	видов цистозиры	филлофоры
мыс Балаклавский – Серая скала	0,5–10	21,9	30,1	17,4	2,1
Серая скала – урочище Инжир	0,5–5	5,8	66,8	51,1	0,3
урочище Инжир – скала Шпиталь	0,5–10	16,0	32,9	23,2	0,8
скала Шпиталь – мыс Айя	0,5–5	3,9	20,5	13,7	0,4

Для ДПК подводного берегового абразионного склона, сложенного псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозиры и с чередованием галечно-гравийных отложений с битой ракушей, где преобладает филлофора курчавая, выявлено крайне неравномерное соотношение распределения запасов ключевых видов макрофитов (табл. 4). Так, на участках, где господствуют валунно-глыбовые отложения, доминируют виды цистозиры, при этом вклад филлофоры незначителен из-за приуроченности ее распространения к гравийно-песчаным донным осадкам с примесью битой ракуши. Например, на участке Серая скала – скала Шпиталь запас фитомассы цистозиры и ее вклад в общие запасы изменяются в пределах 8,0–13,8 т·га⁻¹ и 56–71 %, тогда как филлофоры – от 0,9 до 1,3 т·га⁻¹ и от 5 до 8 % соответственно. В то же время в районе мысов Балаклавский и Айя, где галечно-гравийные донные осадки преобладают над псефитовыми отложениями, эти показатели видов цистозиры и филлофоры колеблются в интервале 5,0–7,7 т·га⁻¹; 25–37 % и 5,6–9,9 т·га⁻¹; 27–50 % соответственно.

Таблица 4
Распределение запаса фитомассы макрофитов и доминирующих видов водорослей на подводном береговом абразионном склоне с чередованием галечно-гравийных отложений с битой ракушей по участкам

Участок	Глубина, м	Площадь, га	Запас фитомассы, т·га ⁻¹		
			макрофитов	видов цистозиры	филлофоры
мыс Балаклавский – Серая скала	10–15	16,4	21,0	7,7	5,6
Серая скала – урочище Инжир	5–13	46,5	24,6	13,8	1,3
урочище Инжир – скала Шпиталь	10–15	9,7	11,2	8,0	0,9
скала Шпиталь – мыс Айя	5–10	1,3	20,0	5,0	9,9

Изучаемая береговая зона сохраняет ландшафтные структуры, свойственные Южному берегу Крыма, где определяющим фактором рельефообразования побережья являются унаследованные дифференцированные тектонические движения.

Под воздействием этого фактора формируются участки побережья, приуроченные к микроамфитеатральным эрозионно-тектоническим структурам, где образуются «карманные пляжи», в вершине которых на глубине 0,5–1 м обильно представлены «чистые» заросли диктиоты и падины.

Однако, как показывают исследования, в настоящее время на состав и структуру донных фитоценозов, распределение запасов макрофитобентоса в границах фитали существенное влияние оказывают кризисные изменения морской среды и экологическое состояние береговой зоны, которая испытывает конфликтное природопользование (Панкеева, Миронова, 2016). Так, в районе мыса Балаклавский на глубине 0,5–3 м зарегистрированы ДПК, где на глыбово-валунном бенче и подводном береговом абразионном склоне, сложенным глыбово-валунными отложениями, доминирует, помимо видов цистозеры, ульва, что свидетельствует о повышенной степени загрязнения акватории, связанной со сбросом хозяйственно-бытовых стоков.

Пространственная структура ДПК может быть представлена в виде ландшафтной карты, которая отражает распределение макрофитобентоса по глубинам и позволяет провести учет их запасов. Таким образом, ландшафтные карты побережья могут служить информационной основой для принятия решений по рациональному природопользованию, а также использоваться при создании различных прикладных, оценочных, инвентаризационных, конструктивных и прогнозных карт, которые являются важным звеном для разработки проектов хозяйственного освоения береговой зоны Черного моря.

Для побережья региона Севастополя (мыс Балаклавский – мыс Айя) характерен высокий запас фитомассы макрофитов и ключевых видов водорослей. В связи с этим с целью рационального природопользования приморской и прибрежной зонами предлагаем включить в резервную сеть перспективных для последующего заповедания территорий участок от мыса Балаклавский до урочища Инжир, создав ботанический заказник «Спилия», либо ввести его в состав природного заказника регионального значения «Мыс Айя».

ВЫВОДЫ

Показано, что на формирование ландшафтной структуры прибрежной зоны юго-западной части региона Севастополя (мыс Балаклавский – мыс Айя) существенное влияние оказывает сложное геолого-геоморфологическое строение надводной и подводной части береговой зоны. В изучаемом районе тип берега, с одной стороны, является индикационным признаком особенностей рельефа и донных отложений подводного берегового склона, которому соответствуют характерные фитоценозы макрофитов, а с другой стороны, определяет распределение запасов донной растительности.

В ландшафтной структуре изучаемого побережья выделено семь типов ДПК, где основными, имеющими широтное простирание, наибольшие показатели площади и высокие значения запаса фитомассы макрофитобентоса, являются:

1) подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозеры (глубина 0,5–5(10) м). Запас фитомассы макрофитов, видов цистозеры и филлофоры составляет 34,8; 23,2 и 1,3 т·га⁻¹ соответственно. Его площадь превышает треть общей площади акватории;

2) подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозеры и с чередованием галечно-гравийных донных осадков с битой ракушей, где преобладает филлофора курчавая (глубина 5(10)–15 м). Запас фитомассы макрофитов, видов цистозеры и филлофоры составляет 21,9; 11,5 и 2,4 т·га⁻¹ соответственно, при этом площадь ДПК достигает половины общей площади района;

3) слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная гравийно-песчаными отложениями с битой ракушей, с преобладанием филлофоры курчавой (глубина 15–20 м).

На этом ДПК зарегистрированы максимальный запас фитомассы филлофоры ($9,6 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$) и минимальный – цистозиры ($5,2 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$). Площадь ДПК составляет четверть общей площади акватории.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории фиторесурсов отдела биотехнологий и фиторесурсов за помощь в обработке первичного материала.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (гос. рег. № АААА-А18-118020890074-2).

Список литературы

- Безруков П. Л., Лисицин А. П. Классификация осадков современных морских водоемов // Труды Института океанологии АН СССР. – 1960. – Т. 32. – С. 3–14.
- Вилкова О. Ю. Роль рельефа береговой зоны в распределении макробентоса // Вестник Московского университета, 2005. – Сер. 5. – 8 с. – Деп. ВИНТИ № 1115 от 01.08.05.
- Игнатов Е. И., Митина Н. П., Папунов В. Г. Методика исследований донных комплексов мелководной части шельфа / Подводные гидробиологические исследования. – 1982. – С. 80–83.
- Игнатов Е. И., Орлова М. С., Санин А. Ю. Береговые морфосистемы Крыма. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – 266 с.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – К.: Наукова думка, 1975. – 248 с.
- Ковардаков С. А., Ковригина Н. П., Измутьева М. А. Донный фитоценоз в акватории от мыса Балаклавского до мыса Айя и его вклад в процессы самоочищения // Сб. науч. трудов. «Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг». – Севастополь, МГИ, 2004. – С. 250–257.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова; Гл. редколл.: Ю. П. Трутнев и др.; Сост. Р. В. Камелин и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.
- Красная книга Республики Крым: растения, водоросли и грибы / Отв. ред. д. б. н. проф. А. В. Ена и к. б. н. А. В. Фатерыга. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2016. – 408 с.
- Левин В. С. Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей. – СПб.: Изд-во ПКФ «ОЮ-92», 1994. – 240 с.
- Блинова Е. И., Пронина О. А., Штрик В. А. Методические рекомендации по учету запасов промысловых морских водорослей прибрежной зоны // Методы ландшафтных исследований и оценки запасов донных беспозвоночных и водорослей морской прибрежной зоны. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. – М.: Изд-во ВНИРО, 2005. – Вып. 3. – С. 80–127.
- Мильчакова Н. А. Макрофитобентос. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / [ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152–208.
- Мильчакова Н. А., Миронова Н. В., Рябогина В. Г. Морские растительные ресурсы / [ред. В. Н. Еремеева и др.]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – Гл. 4. – С. 117–139.
- Миронова Н. В., Мильчакова Н. А., Рябогина В. Г. Ресурсы макрофитов побережья Гераклеяского полуострова и особенности их многолетней динамики (Крым, Черное море) // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. – Тр. ВНИРО. 2007. – Т. 147. – С. 381–396.
- Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Запасы макрофитов как показатель экологического состояния береговой зоны региона Севастополя // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: в 3-х т.: Сборник материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.) / [ред. А. В. Гаевская]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. – Т. 2. – С. 306–309.
- Панкеева Т. В., Миронова Н. В. Биомасса макрофитов как показатель конфликтного природопользования особо охраняемых природных объектов г. Севастополя // Экология и природопользование: прикладные аспекты: Материалы VI Междунар. науч.-практ. конф. (Уфа, 4–8 апр. 2016 г.). – Уфа, 2016. – С. 275–282.
- Панкеева Т. В., Миронова Н. В. Современное состояние донных природных комплексов заказника «Мыс Айя» // Природное наследие России: сб. науч. ст. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России (Пенза, 23–25 мая 2017 г.) / под ред. д. б. н., проф. Л. А. Новиковой. – Пенза: Изд-во ПГУ, 2017. – С. 310–312.

Папунов Д. В. Межгодовая динамика донных природных комплексов береговой зоны Черного моря на полуострове Абрау // Сборник трудов Второй науч. конф. молодых ученых и талантливых студентов «Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность». – М., 2008. – С. 77–79.

Петров К. М. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. – Л.: Наука, 1989. – 126 с.

Рыбников П. В., Лучина Н. П. Некоторые особенности роста и ветвления талломов прикрепленной *Phyllophora nervosa* (D. C.) Grev. и их зависимость от внешних факторов // Океанология. – 1998. – Т. 38, № 3. – С. 407–411.

Симакова У. В. Влияние рельефа дна на сообщества цистозиры Северокавказского побережья Черного моря // Океанология. – 2009. – Т. 49, № 5. – С. 672–680.

Mironova N. V., Pankeeva T. V. The spatial distribution of macrophytobenthos taking into account the landscape structure of the south-western part of the region of Sevastopol // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 20–30.

On the basis of landscape approach the spatial distribution of macrophytobenthos in the coastal zone of the South-Western part of the region of Sevastopol (Balaklavskiy Cape – Aya Cape) was studied. The landscape map of the coastal zone was composed, seven bottom natural complexes (BNC) was allocated. The formation of the landscape structure is shown to be influenced by geological and geomorphological characteristics of the coastal zone. For each BNC the phytomass stock of macrophytobenthos and predominant species of algae are calculated. The investigated water area is characterized by significant resource potential of bottom vegetation and a high proportion of protected endangered species of macrophytes. With the view of rational environment management of the coastal zone the area between Balaklavskiy Cape and Inzhir locality is proposed to be included in the perspective network for future reservation as the botanical preserve «Spiliya» or is recommended to integrate into the regional natural preserve «Cape Aya».

Key words: landscape, bottom natural complexes, phytomass stock of macrophytes, cystoseira, phyllophora, Black Sea.

Поступила в редакцию 05.02.18

УДК 630*23:582.475

Естественное и искусственное возобновление *Pinus nigra* J. F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe в условиях Предгорного Крыма: особенности и отличия

Салтыков А. Н., Разумный В. В., Разумная А. М.

Академия биоресурсов и природопользования Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского, Симферополь, Республика Крым, Россия
saltykov.andrey.1959@mail.ru, vladimir.razumnyj@mail.ru, allohka-fialohka@mail.ru

До настоящего времени сведения о способности искусственно созданных насаждений к естественному возобновлению крайне редки и достаточно противоречивы. В связи с этим оценка успешности возобновления лесов предгорной части Крыма, созданных в достаточно жестких природно-климатических условиях, представляет определенный научный интерес и имеет практическую значимость. Такая оценка является одним из критериев верификации гипотезы относительно их устойчивости, а также основанием для совершенствования мероприятий по ведению хозяйства в искусственно созданных лесах с доминированием сосны крымской – *Pinus nigra* J. F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (*P. pallasiana* D. Don) (номенклатура по: Ена, 2012). В течение 2017 года были выполнены рекогносцировочные исследования и заложено 72 пробных площади, данные по которым использованы нами при выполнении сравнительного анализа пространственно-возрастной структуры ценопопуляций, возникших вследствие естественного возобновления лесных культур. На основании полученных данных выполнена оценка состояния 7–15-летних лесных культур в сравнении с естественным возобновлением *P. nigra* subsp. *pallasiana* с учетом того, что возрастная доминанта ценопопуляций подроста данной породы на опытных объектах представлена более широким возрастным диапазоном: от 7 лет до 21 года. Исследованиями установлено, что успешность искусственного, как, впрочем, и естественного возобновления определяется соответствием емкости экологической ниши биоэкологическим свойствам растений на определенной стадии их развития. Примеры успешного роста и развития естественным образом сформированных растительных группировок *P. nigra* subsp. *pallasiana* в границах искусственно сформированных лесных насаждений служат основанием для выдвижения гипотезы о наличии механизмов, определяющих устойчивость лесных культур во времени и пространстве. Выдвинутая гипотеза требует дальнейшей проверки с целью ее верификации, а также использования результатов изучения естественного возобновления при создании лесов, близких по структуре и составу к коренным, а следовательно, биологически устойчивым насаждениям.

Ключевые слова: *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, подрост, молодняк, лесные культуры, ценопопуляция, биогруппа, экологический фактор, экологическая ниша, конкуренция, пространственно-возрастная структура, Предгорный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Интенсивное облесение полуострова во второй половине прошлого столетия во многом определило современное состояние лесов из сосны крымской – *Pinus nigra* J. F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (*P. pallasiana* D. Don) (номенклатура по: Ена, 2012) Предгорного Крыма (Докучаев, 1951; Цветков, 1957; Леса Крыма... 2003; Агапонов, Ковальский, 2004; Ковальский, Цыплаков 2006). С течением времени значительная часть лесных культур, перешедшая в категорию средневозрастных и приспевающих древостоев, образовала компактные лесные массивы. По данным последнего лесоустройства, общая площадь вновь созданных лесов из *P. nigra* subsp. *pallasiana* на исследуемой территории составляет 5 315,1 га. Средний возраст насаждений – 45 лет. Преобладают культуры, приуроченные к условиям относительно богатым (сложным сухим суборям, С₁) типам леса (65,3 %). Широкий спектр возрастной структуры лесных насаждений охватывает большую часть стадий развития лесов *P. nigra* subsp. *pallasiana*: от этапа смыкания кронового пространства до реализации репродуктивного потенциала насаждений в категорию самосева и подроста. Не менее разнообразно их жизненное состояние. Под влиянием комплекса экологических факторов процесс авторегуляции структуры лесного покрова наряду с успешными

вариантами обусловил и наличие отрицательной ответной реакции в тех случаях, когда экологическая ниша не соответствовала биоэкологическим особенностям лесобразующей породы. Допуская равную вероятность указанных событий, правомерно предположение относительно упорядоченности структуры лесных экосистем при условии завершенности жизненного цикла насаждений, когда процессы возобновления являются неотъемлемым их свойством. Отсутствие естественного возобновления может служить основанием для фальсификации положения относительно целесообразности сохранения лесных культур в современных границах, в то время как наличие жизнеспособных ценопопуляций подроста позволяет сформулировать прямо противоположный вывод.

До настоящего времени сведения о способности искусственно созданных насаждений к естественному возобновлению крайне редки и порой противоречивы (Салтыков, 2014). По итогам долговременных экспериментов далеко не в полной мере сформулированы выводы, касающиеся структурно-функциональных особенностей лесовозобновительного процесса, а их результаты, соответственно, не адаптированы в практику хозяйствования. В связи с этим целью работы является оценка успешного естественного возобновления *P. nigra* subsp. *Pallasiana* искусственно созданных насаждений в предгорной части полуострова. В то же время такая оценка является одним из критериев устойчивости созданных лесов, а также служит основанием для совершенствования мероприятий по ведению хозяйства в насаждениях с доминированием *P. nigra* subsp. *pallasiana*.

МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При разработке методики исследования учтено положение о том, что структура растительной группировки и емкость экологической ниши, как взаимообусловленные величины, динамичны в пространстве и времени (Джиллер, 1988; Злобин, 1993; Салтыков, 2014). Адаптация растений к условиям меняющегося многофакторного экологического пространства – закономерный процесс, который достаточно хорошо отображается посредством комплекса биометрических показателей. Эти же показатели могут быть использованы в качестве маркеров ниш возобновления (Салтыков, 2014). В частности, анализ комплекса таксационных и лесоводственных характеристик на фоне пространственно-временных закономерностей ценопопуляций позволяет акцентировать внимание на структурно-функциональных особенностях естественного возобновления и искусственно создаваемых насаждений.

Выполненные исследования можно с определенной степенью условности разделить на три этапа: подготовительный, включающий в себя рекогносцировочные наблюдения, основной, на протяжении которого выполнено формирование сети пробных площадей, и заключительный, посвященный анализу полученных данных. Результаты рекогносцировочного обследования лесов *P. nigra* subsp. *pallasiana* предгорной части полуострова позволили отобрать наиболее типичные объекты, на основе которых в дальнейшем была сформирована сеть пробных площадей. Изначально указанному этапу предшествовал анализ данных последнего лесоустройства лесничеств Белогорского района. При выполнении исследований принимались во внимание методики (Грейг-Смит, 1967; Злобин, 1976; Пятницкий, 1959; Санников, Санникова, 1985), частично адаптированные нами с учетом особенностей исследуемого процесса (Салтыков, 2014).

В рамках данной работы выполнена оценка состояния 7–15-летних лесных культур в сравнении с естественным возобновлением *P. nigra* subsp. *pallasiana* с учетом того, что возрастная доминанта ценопопуляций подроста *P. nigra* subsp. *pallasiana* на опытных объектах представлена более широким диапазоном: от 7 лет до 21 года. В обязательный перечень наблюдаемых биометрических показателей на пробных площадях включены: диаметр растений на уровне шейки корня и высоте груди (1,3 м), возраст, высота, прирост верхушечной оси за последний год, ширина кроны в двух диаметрально противоположных направлениях. Высота растения, прирост и ширина кроны устанавливались с точностью до 0,1 м, диаметр на уровне шейки корня и высоте груди – с точностью до 0,1 см. Наличие

достаточно большой выборки по комплексу вышеперечисленных показателей обеспечило необходимую точность опыта и послужило основанием для выявления закономерностей между установленными таксационными характеристиками растительных группировок. В ряде случаев на опытных объектах учитывался один из ведущих показателей, например диаметр на высоте груди или высота растения, а также устанавливались общее количество и особенности пространственного размещения растений на пробной площади. Дальнейшее сравнение полученных данных и анализ особенностей роста и развития лесных культур и естественного возобновления позволили объяснить причины, оказавшие влияние на успешность воспроизводства *P. nigra* subsp. *pallasiana*.

В течение 2017 года было заложено 72 пробные площади, данные которых использованы нами при выполнении дальнейшего сравнительного анализа. На начальном этапе выполнен анализ по результатам исследования семилетних насаждений искусственного происхождения и подроста *P. nigra* subsp. *pallasiana* с аналогичной возрастной доминантой.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Семилетние культуры *P. nigra* subsp. *pallasiana* созданы в 2012 году двухлетними сеянцами местного происхождения. Посадке предшествовала плантажная обработка залежи и предпосадочная подготовка почвы. Схема посадки: 3 × 0,75 (м). Схемой смешения предусмотрено абсолютное доминирование *P. nigra* subsp. *pallasiana*, способ посадки – механизированный. Изначально густота посадки на данном объекте составляла 4,5 тыс. шт./га посадочного материала. В междурядьях выполнены уходы с применением культиватора ККН–2,25. Поскольку на опытных объектах была зафиксирована разная длительность уходов, то при формировании системы пробных площадей (ПП) опытные объекты заложены таким образом, чтобы можно было сравнить состояние и биометрические показатели *P. nigra* subsp. *pallasiana* на участках с разной датой их окончания. В частности, ПП № 9–12 заложены в условиях, где уходы были закончены в 2013 году, а ПП № 13–16 – где уходы выполнялись вплоть до 2014 года. Полученные результаты размещены в таблице 1.

Таблица 1

Биометрическая оценка 7-летних лесных культур на ПП № 9–16

№ пробной площади	Кол-во растений, тыс. шт./га	Диаметр растения на уровне шейки корня, см	Высота растения, см	Прирост, см	Крона, см	
					С–Ю	З–В
Система уходов за лесными культурами закончена в 2013 году						
9	2,0	1,45±0,19	67,25±3,61	23,9±1,16	41,25±2,93	37,55±3,06
10	1,8	1,56±0,23	59,56±4,50	21,39±2,00	35,50±3,85	37,40±4,19
11	1,8	1,61±0,22	65,67±4,74	21,67±1,29	42,12±4,51	38,06±4,46
12	0,9	1,61±0,33	60,89±4,81	21,33±2,24	38,57±6,48	32,57±3,15
Среднее	1,6	1,56±0,04	63,64±1,85	22,07±0,61	39,36±1,49	36,40±1,28
Система уходов за лесными культурами закончена в 2014 году						
13	1,8	2,55±0,20	86,83±5,07	32,94±2,35	63,06±4,56	55,78±3,66
14	2,2	3,11±0,18	86,86±3,15	26,59±1,23	58,91±4,04	64,68±3,85
15	1,7	2,06±0,22	74,65±5,06	24,23±1,22	62,71±6,29	52,71±4,83
16	2,3	2,39±0,22	86,48±4,89	28,56±1,11	52,83±4,29	60,33±5,66
Среднее	2,0	2,53±0,22	83,71±3,02	28,08±1,85	59,38±2,38	58,38±2,62

Наблюдениями установлено, что густота семилетних культур колеблется от 900 шт./га до 2 300 шт./га, что как минимум в 2–5 раз меньше по сравнению с проектной величиной. Снижение рассматриваемого показателя связано с количеством выполненных уходов, что, в

свою очередь, согласуется с мнением большинства исследователей (Агапонов, Ковальский, 2004; Нилов, Корконосова, 1968; Шинкаренко, 1969; Шинкаренко, 1971). Так, на участке, где уходы за лесными культурами завершились в 2013 году, количество растений составляет от 900 до 2 000 шт./га. При продлении уходов на год число сохранившихся посадочных мест колеблется от 1 700 до 2 300 шт./га. Статистически достоверная разница в пользу большего числа уходов прослеживается и по комплексу биометрических показателей (табл. 1), прежде всего по диаметру, высоте и приросту верхушечной оси растений за последний год.

Достаточно объективной характеристикой успешного роста искусственно созданных лесных насаждений является сомкнутость кронового пространства. В период смыкания лесные культуры переходят в качественно иную категорию, а именно – покрытую лесом площадь. Система уходов истощает себя по причине того, что сформированное насаждение в полной мере обладает средообразующими функциями. Принимая во внимание результаты проекции кроны в пределах двух рассмотренных нами вариантов (табл. 1) и оценивая максимальную (0,2) и минимальную величины (0,1) проективного покрытия, можно предполагать, что ожидаемый период смыкания превысит 10-летний возраст насаждений. Полученные нами данные (табл. 2) являются дополнительным подтверждением тому, что в десятилетнем возрасте культуры с трехметровыми междурядьями не обладают единым кроновым пространством. Так, например, замеры линейных значений кроны на опытных объектах (ПП № 1–8) не превышают аналогичных показателей для семилетних культур (ПП № 9–16). Такое же заключение правомерно относительно средней высоты растений, которая в условиях десятилетней культуры *P. nigra* subsp. *pallasiana* не превышает метровой отметки.

Таблица 2

Биометрическая оценка 10-летних культур *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* на опытных объектах

№ пробной площади	Кол-во растений, тыс. шт./га	Диаметр растения на уровне шейки корня, см	Высота растения, см	Прирост, см	Крона, см	
					С–Ю	З–В
1	3,8	2,68±0,17	74,32±4,04	20,37±2,35	57,57±3,19	50,38±3,46
2	1,7	2,32±0,42	62,18±7,79	15,06±1,74	45,24±7,90	45,88±7,90
3	1,4	3,29±0,56	72,71±8,54	15,93±2,36	52,64±8,98	52,29±9,47
4	0,7	2,71±0,26	71,00±7,85	17,14±3,26	62,29±4,78	52,00±5,10
Средняя	1,9	2,75±0,20	70,05±2,71	17,13±1,16	54,44±3,64	50,14±1,48
5	2,7	2,33±0,22	69,00±4,63	19,67±1,50	57,50±5,25	55,58±5,63
6	2,8	3,02±0,31	75,75±5,22	16,32±1,42	53,85±4,69	54,30±5,34
7	1,0	2,65±0,54	70,60±9,87	15,80±2,61	56,50±8,05	55,00±10,50
8	0,7	2,21±0,47	64,43±10,82	15,29±3,75	48,83±10,26	48,17±8,72
Средняя	1,8	2,55±0,18	69,95±2,33	16,17±0,98	54,17±1,94	53,26±1,72

Общая и характерная черта десятилетних культур – это значительное варьирование густоты растений (0,7–3,8 тыс. шт./га) и максимальное ее снижение до 700 шт./га. При таком количестве сохранившихся растений условное среднее расстояние в ряду может достигать 20 м, а следовательно, вряд ли целесообразно предполагать перспективу кронового смыкания. При увеличении густоты растений в 4–5 раз наблюдается тенденция к формированию био групп подроста и смыканию кроны в их границах. Тем не менее до настоящего времени на опытных объектах в десяти- и тринадцатилетнем возрасте (табл. 3.) достаточно хорошо просматриваются контуры междурядий. Даже при максимально возможной проективной поверхности кроны в границах формирующихся био групп существует весьма заметное варьирование растений по высоте, обуславливающее разрывы кронового пространства как в горизонтальной, так и вертикальной его проекции. К тому же в результате закономерного и довольно интенсивного отпада нарушается регулярность размещения растений, заданная схемами посадки. Сформировавшиеся поляны и прогалины

активно осваиваются степным, луговым и злаковым разнотравьем, что с каждым разом все более усиливает конкуренцию со стороны растений экологических аналогов, способных заместить *P. nigra* subsp. *pallasiana*. Зачастую культуры *P. nigra* subsp. *pallasiana* представлены одиночными более или менее равномерно размещенными по площади растениями. Значительный отпад культур, низкая сомкнутость, в ряде случаев замена лесобразующей породы на экологические аналоги являются результатом несоответствия емкости ниши биоэкологическим свойствам *P. nigra* subsp. *pallasiana*, за которыми закономерно следуют процессы замещения. Полученные нами данные позволяют выдвинуть предположение о том, что процесс замещения лесных культур может принимать и более выраженные формы. Характерным примером являются культуры *P. nigra* subsp. *pallasiana*, созданные в квартале 7 выделах 11, 13, 16 Белогорского участкового лесничества в 2012 году. Схема посадки культур – 3 × 0,6 (м), густота – 5 тыс. шт./га. Приживаемость культур по итогам первого года составляла 54 %. Отсутствие системы уходов в течение пятилетнего периода привело к полному замещению *P. nigra* subsp. *pallasiana* на злаково-степную растительность.

Таблица 3

Сравнительная оценка лесных культур *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* на опытных объектах

№ пробной площади	Кол-во растений, тыс. шт./га	Диаметр растения на уровне шейки корня, см	Высота растения, см	Прирост, см	Возраст, лет	Крона, см	
						С-Ю	З-В
9–16	1,8	2,39±0,22	86,48±4,89	28,56±1,11	7	52,83±4,29	60,33±5,66
1–8	1,9	2,68±0,12	71,22±2,22	17,22±0,83	10	54,90±2,19	51,97±2,24
21–36	1,8	4,87±0,40	155,10±3,15	35,78±0,79	13	100,58±2,29	106,20±2,55
17–20	3,0	6,45±0,51	3,85±0,18	48,17±1,87	15	189,47±6,87	192,40±9,44

В то же время многолетний опыт создания лесных культур в условиях Предгорного Крыма показывает, что процессом трансформации экологической ниши можно управлять, сопровождая его комплексом мероприятий, в данном случае совокупностью агротехнических приемов, тем самым обеспечивая достаточно устойчивое состояние культур. Подтверждением сказанному является пример успешного роста 15-летних культур *P. nigra* subsp. *pallasiana*, где изначально предусматривалась высокая плотность размещения растений в пространстве. В границах указанного варианта опыта при расстоянии между рядами 1,5 м и густоте растений до 10 тыс. шт./га на фоне своевременно выполненной системы уходов конкуренция со стороны злаково-степного разнотравья и ее последствия были сведены к минимуму. В данном случае емкость искусственно созданной ниши соответствовала биоэкологическим особенностям *P. nigra* subsp. *pallasiana*, по меньшей мере до этапа смыкания кронового пространства. Наличие лесной среды, обусловленной формированием единого кронового пространства, послужило гарантией дальнейшего успешного роста и развития культур. В настоящее время целесообразны лишь мероприятия по выращиванию высокопродуктивного и устойчивого насаждения. А именно – системное проведение рубок ухода, оптимизация полноты и сомкнутости насаждения, то есть прямо противоположный системе агротехнических мероприятий подход, цель которого – обеспечить успешный рост и высокую продуктивность будущего насаждения. Полученные данные по совокупности указанных опытных объектов приведены в таблице 3.

Таким образом, результаты исследований позволяют сделать предварительный вывод о равнозначности формирования двух разных по емкости экологических ниш, соответствующих или не соответствующих процессу искусственного воспроизводства *P. nigra* subsp. *pallasiana*. Между крайними вариантами присутствует спектр переходных, в

той или иной мере отображающих комплементарность пары: ниша – состояние растений. Условием успешного роста искусственно созданных насаждений является качественная подготовка почвы под лесные культуры и ее поддержание в должном состоянии до периода смыкания кронового пространства.

Качество почвенного субстрата и исключение конкуренции злаково-степного разнотравья являются столь же жестко лимитирующими всплеск естественного возобновления экологическими факторами (Салтыков, 2014; Санников, Санникова, 1985). Исследованиями установлено, что большая часть объектов с наличием возобновления приурочена к противопожарным разрывам, разделяющим лесные массивы на функциональные зоны, и землям, вышедшим из-под сельскохозяйственного пользования. Внутри лесных массивов жизнеспособные ценопопуляции подроста *P. nigra* subsp. *pallasiana* локализованы и достаточно хорошо очерчены границами разрывов в пологе материнских насаждений. По внешнему их контуру ширина полосы с наличием благонадежного подроста и молодняков *P. nigra* subsp. *pallasiana* составляет около 100 м, при этом плотность стояния растений заметно снижается с удалением от стен материнских насаждений. Подрост *P. nigra* subsp. *pallasiana* был встречен нами и под пологом созданных лесных культур. Отличительной чертой данной категории растений является незначительная численность на единицу площади и низкое жизненное состояние. С определенной долей условности можно сказать, что естественное возобновление *P. nigra* subsp. *pallasiana* на объекте исследования наблюдается повсеместно.

В границах существующих ценопопуляций подроста и молодняков *P. nigra* subsp. *pallasiana* отчетливо прослеживаются как минимум два пика возрастного спектра: семи- (7 ± 1 год) и двадцатилетняя (21 ± 1 год). Соответственно, дата первого всплеска и формирования волны возобновления – 1997 ± 1 год, следующего – 2010 ± 1 год. Ценопопуляции подроста и молодняков *P. nigra* subsp. *pallasiana* жизнеспособны и представлены достаточно большими по площади растительными группировками, закономерно размещенными в пространстве лесных массивов данной породы (рис. 1).

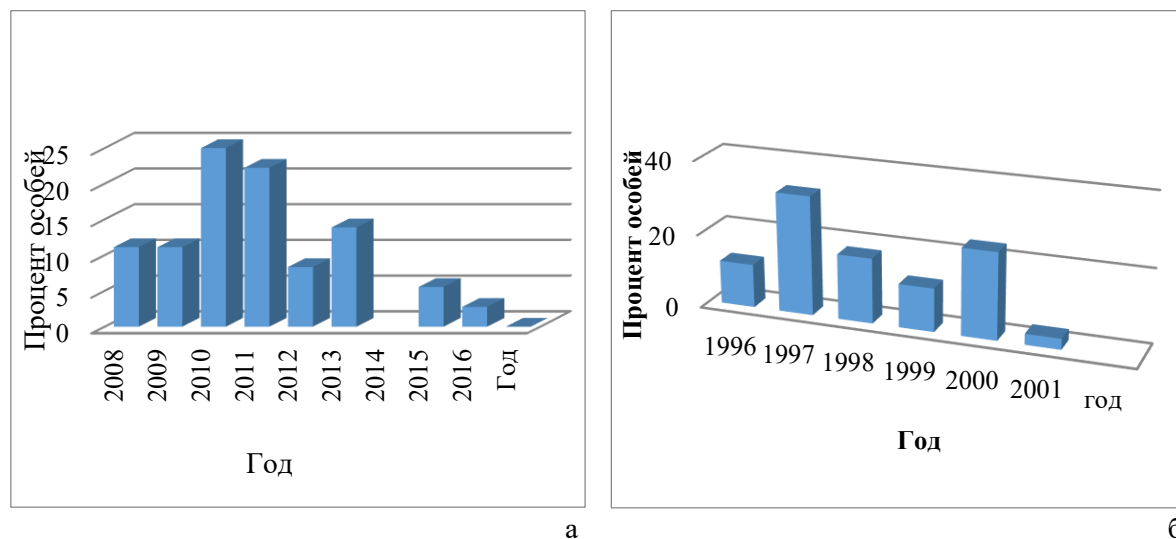


Рис. 1. Возрастной спектр ценопопуляций подроста: с семилетней (а) и с двадцатилетней (б) возрастной доминантой

Опыт исследований, выполненных нами в условиях семиаридной зоны, позволяет выдвинуть предположение о том, что количество всплесков возобновления могло быть большим (Салтыков, 2014). Однако зафиксировать все возможные варианты популяционных всплесков в условиях компактного по площади лесного массива не представляется возможным. Тем не менее полученные данные позволяют провести краткую оценку особенностей пространственно-возрастной структуры сформированных ценопопуляций.

Прежде всего, это контагиозность размещения растений, наличие единого сомкнутого пространства и густота растений, в 3–10 раз превышающая аналогичный для лесных культур показатель. Даже при минимально зафиксированной нами плотности стояния растения образуют достаточно плотные группировки. В результате отличия пространственного рисунка субценопопуляционных фрагментов по сравнению с культурами будут более чем заметны. Групповое размещение растений в пространстве определяет не только пространственно-возрастные характеристики рассматриваемого процесса, но и устойчивость растений к воздействию неблагоприятных экологических факторов (Гончар, 1957; Гончар, 1957; Середин, 1964; Середин, 1969; Середин, 1969). Анализируя комплекс биометрических показателей, следует подчеркнуть, что они сравнимы с ранее полученными данными для лесных культур того же возраста (табл. 4).

Таблица 4

Биометрическая оценка ценопопуляций подроста *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* с семилетней доминантой возрастного спектра

№ пробной площади	Кол-во растений, тыс. шт./га	Диаметр растения на уровне шейки корня, см	Высота растения, см	Прирост, см	Возраст, лет	Крона, см	
						С–Ю	З–В
37	16,0	1,54±0,22	94,22±7,16	19,79±1,99	6,57±0,28	42,88±4,48	43,85±4,70
39	24,9	1,38±0,18	74,95±6,54	21,08±1,77	7,36±0,34	38,33±3,52	37,19±3,56
39а	10,5	1,47±0,15	72,59±2,95	20,39±1,34	6,93±0,21	40,54±2,82	40,43±2,93
44	5,3	2,26±0,29	97,00±7,89	24,17±1,69	6,97±0,24	60,40±5,01	55,00±4,79

Существенное отличие между ними состоит в том, что в условиях плотной популяционной упаковки процессы дифференциации растений, как обязательный признак и свойство таких группировок, влекут за собой их расслоение на различные по функциональному назначению единицы. В качестве иллюстрации сказанного приведем данные ПП № 39 в сравнении с биометрической оценкой семилетних культур *P. nigra* subsp. *pallasiana*. В том и другом случае за основу сравнения приняты максимальные значения плотности растений. Общее количество подроста *P. nigra* subsp. *pallasiana* на первом объекте достигает 24,9 тыс. шт./га, в то время как для семилетних культур максимальное их число составило лишь 2,3 тыс. шт./га. Разница в численности растений, как минимум, десятикратная. При этом 48 % (11,9 тыс. шт./га) от общего количества ценопопуляции подроста составляют растения высотой до 50 см (рис. 2).

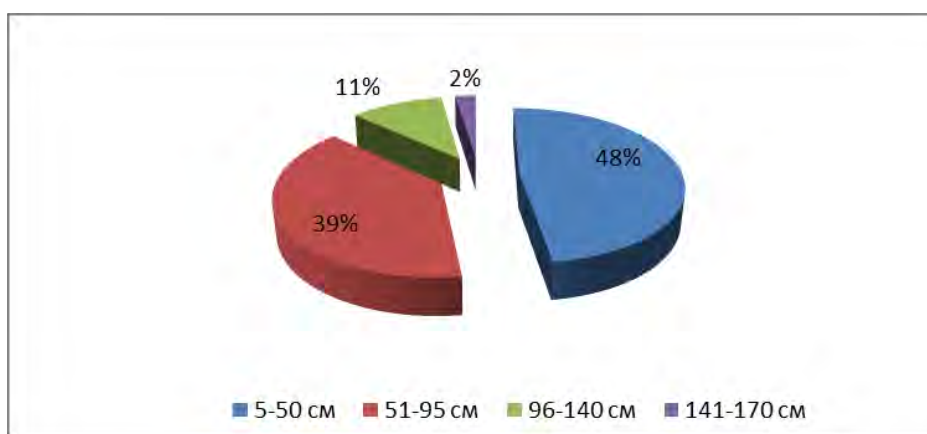


Рис. 2. Долевое участие семилетнего подроста *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* в распределении по классам высот

Близкая по количеству доля растений представлена группой от 51 до 140 см (50 %), и около 600 растений (2 %) отнесены к группе с высотой в два-три раза, превышающей средний показатель. Таким образом, к семилетнему возрасту можно наблюдать разделение ценопопуляции подроста *P. nigra* subsp. *pallasiana* минимум на две практически равные категории растений: с высотой меньше средней, отставших в росте и зачастую угнетенных и группу заметно превосходящей упомянутый показатель. Средняя высота, отставших в росте и развитии растений, составляет $31,12 \pm 1,11$ см, численность до 12 тыс. шт./га. Принимая во внимание жизненное состояние и биометрические показатели указанной категории подростов, следует подчеркнуть, что процесс самоизреживания, следующий за дифференциацией является неотъемлемой чертой и обязательным признаком формирования лесного насаждения. В связи с этим, допустимо предположение о том, что указанная группа растений, выполнив средообразующую функцию, переходит в категорию естественного отпада. Закономерный с течением времени уровень снижения плотности упаковки ценопопуляции является причиной динамики лесоводственно-таксационных показателей. Вероятные, и в то же время достаточно условные варианты изменения биометрических показателей указанного фрагмента ценопопуляции в зависимости от численности слагающих его растений отражены в таблице 5.

Таблица 5

Сравнительная оценка биометрических показателей *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* на опытных объектах при разной густоте растений на единице площади

№ пробной площади	Кол-во растений, тыс. шт./га	Диаметр растения на уровне шейки корня, см	Высота растения, см	Прирост, см	Возраст, лет	Крона, см	
						С-Ю	З-В
39	24,9	$1,34 \pm 0,19$	$57,97 \pm 2,13$	$21,08 \pm 1,77$	$7,11 \pm 0,33$	1,1	1,1
39-I	17,6	$1,55 \pm 0,20$	$72,41 \pm 2,21$	$23,77 \pm 1,72$	$7,67 \pm 0,27$	0,9	0,9
39-II	12,9	$1,70 \pm 0,22$	$82,98 \pm 2,41$	$25,85 \pm 1,59$	$7,92 \pm 0,27$	0,9	0,8
39-III	9,1	$1,9 \pm 0,23$	$93,54 \pm 2,70$	$27,61 \pm 1,54$	$8,09 \pm 0,29$	0,7	0,6
39-IV	2,3	$2,62 \pm 0,27$	$124,61 \pm 4,38$	$31,33 \pm 2,22$	$8,08 \pm 0,38$	0,3	0,2
16-ЛК	2,3	$2,39 \pm 0,22$	$86,48 \pm 4,89$	$28,56 \pm 1,11$	7	0,3	0,2
39-V	0,9	$2,68 \pm 0,44$	$133,67 \pm 8,34$	$36,17 \pm 3,03$	$7,83 \pm 0,60$	0,1	0,1
12-ЛК	0,9	$1,61 \pm 0,33$	$60,89 \pm 4,81$	$21,33 \pm 2,24$	7	0,05	0,03
7-ЛК	1,0	$2,65 \pm 0,54$	$70,60 \pm 9,87$	$15,80 \pm 2,61$	10	0,1	0,1

Прогнозируемое снижение плотности стояния растений выполнено нами согласно установленным классам высот и численности растений в границах установленных классов. В первом варианте (39-I) при снижении густоты до 17,6 тыс. шт./га из общей выборки исключены 29,3 %, во втором (39-II) 48,2 %, в третьем (39-III) 63,5 % растений из нижних ступеней высоты. В четвертом варианте (39-IV) с целью сравнения биометрических показателей при одинаковой густоте естественно сформированных биогрупп и культур *P. nigra* subsp. *pallasiana* (16-ЛК) выполнено выравнивание их численности до 2,3 тыс. шт./га. В пятом густота субценопопуляционного фрагмента условно снижена до 0,9 тыс. шт./га. Такое снижение предусмотрено для того, чтобы можно было выполнить сравнение биометрических показателей с частью лесных культур (12-ЛК) достаточно часто наблюдаемых на опытных объектах. Также в рамках таблицы приведен фрагмент данных по 10-летним культурам *P. nigra* subsp. *pallasiana* (7-ЛК) с густотой (1 тыс. шт./га) (табл. 5).

Результаты сравнения позволяют зафиксировать отставание культур в росте по средней высоте, приросту верхушечной оси за последний год, сомкнутости кронового пространства по сравнению с семилетним подростом естественного происхождения и выявить близкие

значения лишь по диаметру (табл. 5). Таким образом, культуры *P. nigra* subsp. *pallasiana* при меньшей численности и, соответственно, большей площади питания растений и принятой системе агротехнических уходов не превышают основных таксационных показателей, свойственных подросту *P. nigra* subsp. *pallasiana*. Безусловно, категоричные утверждения в рамках данного исследования вряд ли приемлемы, поэтому изучение особенностей таксационной структуры ценопопуляций подроста и субценопопуляционных фрагментов необходимо продолжать. Тем не менее правомерно предположение о том, что причиной видимой разницы в комплексе биометрических показателей является пространственно-возрастная структура ценопопуляций подроста. По мнению исследователей, эта же особенность структуры сформированных био групп и субценопопуляционных фрагментов подроста и молодняков *P. nigra* subsp. *pallasiana* во многом определяет устойчивость их роста и развития (Гончар, 1957; Гончар, 1957; Злобин, 1976; Пятницкий, 1964; Салтыков, 2014; Санников, Санникова, 1985; Середин, 1964; Середин, 1969; Середин, 1969).

Присутствие процветающего типа ценопопуляций подроста с наличием одной возрастной доминанты не дает оснований для оптимистичного прогноза процессов естественного возобновления, как, впрочем, и относительно перспективы успешного роста и развития сформировавшихся ценопопуляций. В условиях аридных зон периодически повторяющиеся засухи могут привести к необратимым последствиям, в том числе и гибели подроста *P. nigra* subsp. *pallasiana*. О том, насколько устойчивы растительные группировки *P. nigra* subsp. *pallasiana* во времени и пространстве и насколько позитивна динамика основных биометрических показателей подроста, можно сделать выводы лишь на основе сравнительной оценки более старших по возрасту ценопопуляций и субценопопуляционных фрагментов. Установленный возраст, или значение доминанты возрастного спектра следующей генерации, составляет $20,97 \pm 0,27$ года. В настоящее время двадцатилетние молодняки *P. nigra* subsp. *pallasiana* отличаются успешным ростом и высоким жизненным состоянием. Густота молодняков естественного происхождения на момент выполнения наблюдений колеблется от 14,3 до 17,7 тыс. шт./га, что, как минимум, в 2,5–3 раза превышает численность посадочных мест на этапе создания лесных культур. Краткая оценка биометрических показателей ценопопуляции молодняков *P. nigra* subsp. *pallasiana* приведена в таблице 6.

Таблица 6

Статистические характеристики основных показателей молодняков
Pinus nigra subsp. *pallasiana*

Показатели	Диаметр растения на уровне шейки корня, см	Высота растения, см	Возраст, лет	Крона	
				С–Ю	З–В
Среднее значение	$3,34 \pm 0,08$	$3,5 \pm 0,16$	$20,9 \pm 0,27$	$100,4 \pm 7,26$	$103,3 \pm 6,62$
Экссесс	0,78	-1,08	-1,08	-0,55	-0,12
Асимметричность	0,57	-0,53	-0,15	0,13	-0,04
Точность опыта	2,28	4,26	1,28	7,24	6,40
Варьирование	55,45	26,6	7,47	40,9	36,23

Высокая сомкнутость кронового пространства (>1), позитивная динамика основных таксационных показателей на фоне данных предыдущей семилетней ценопопуляции и современное состояние молодняков *P. nigra* subsp. *pallasiana* являются основой для прогноза дальнейшего их успешного роста и развития. Кроме того, наличие как минимум двух различных по возрасту ценопопуляций позволяет сделать предварительный вывод о том, что данному процессу свойственна периодичность повторения во времени. В свою очередь, цикличность естественного возобновления является основанием для утверждения о том, что с каждым последующим всплеском и адаптацией подроста будут освоены все потенциально возможные для реализации процесса экологические ниши.

Примеры успешного роста и развития естественным образом сформированных растительных группировок *P. nigra* subsp. *pallasiana* в границах искусственно сформированных лесных насаждений служат основанием для выдвижения гипотезы о наличии механизмов, определяющих их устойчивость во времени и пространстве. Выдвинутая гипотеза требует дальнейшей проверки с целью ее верификации, а также использования опыта естественного возобновления при создании лесов, близких по структуре и составу к коренным, а следовательно, биологически устойчивым насаждениям.

ВЫВОДЫ

1. Успешность искусственного восстановления *P. nigra* subsp. *pallasiana* в каждом конкретном случае зависит от того, насколько соответствует среда или экологическая ниша их нормальному росту и развитию. В рамках рассматриваемого процесса можно наблюдать формирование двух разных по емкости экологических ниш, соответствующих или не соответствующих процессу воспроизводства *P. nigra* subsp. *pallasiana*.

2. Главным и необходимым условием успешности роста культур является должная система ухода за созданными культурами. Оптимизировать режим выращивания культур возможно путем улучшения комплекса агротехнических приемов, а также увеличением числа посадочных мест при создании лесных культур. В условиях аридных зон увеличение густоты посадки позволит сократить сроки смыкания искусственно созданного насаждения, а, следовательно, снизить риски неоправданно высокого отпада растений на этапе лесокультурного производства.

3. Для естественным образом сформированных группировок изначальная высокая плотность стояния растений и сомкнутость кронового пространства является обязательным условием их существования и отличительной чертой по сравнению с лесными культурами. Растительным группировкам самосева и подроста *P. nigra* subsp. *pallasiana* присуща отчетливая закономерность размещения в пространстве. Объекты с наличием возобновления приурочены к различного рода разрывам в пологе лесных насаждений, а также внешним контурам лесных массивов. Объединяющим началом всплеска возобновления, наряду с обильным семеношением насаждений, является устранение конкуренции злаково-степного разнотравья на этапе старта ценопопуляций подроста.

4. Отличительной особенностью естественного возобновления является наличие хорошо выраженных доминант возрастного спектра подроста и молодняков *P. nigra* subsp. *pallasiana*. Так, например, установлено, что дата первого всплеска и формирования волны возобновления – 1996 ± 1 год, последнего – 2011 ± 1 год. Количество всплесков возобновления могло быть большим, но далеко не всегда указанный процесс имеет завершенность в виде формирования жизнеспособных ценопопуляций подроста. Цикличность процессов естественного возобновления является основанием для утверждения о том, что с каждым последующим всплеском и адаптацией подроста к комплексу экологических факторов будут освоены все потенциально возможные ниши для реализации процесса.

5. Примеры успешного роста и развития естественным образом сформированных растительных группировок *P. nigra* subsp. *pallasiana* в границах искусственно сформированных лесных насаждений служат основанием для выдвижения гипотезы о наличии механизмов, определяющих их устойчивость. Тем не менее выдвинутая гипотеза требует дальнейшей проверки с целью ее верификации, а также использования опыта естественного возобновления при создании лесов, близких по структуре и составу к коренным, в полной мере соответствующим природно-климатическим особенностям Предгорного Крыма.

Список литературы

- Агапов Н. Н., Ковальский А. И. Путеводитель по объектам лесной мелиорации горного Крыма. – Симферополь, 2004. – 142 с.
- Гончар М. Т. Биологические группы подроста в сосновых лесах юга лесостепи // Записки ХСХИ. – 1957. – Т. XVI. – С. 117–133.
- Гончар М. Т. О влиянии группового произрастания соснового подроста на условия микросреды // Записки ХСХИ. – 1957. – Т. XVI. – С. 135–150.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 358 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша : монография. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Докучаев В. В. Наши степи прежде и теперь. Соч. Т. VI. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – С. 13–102.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова : монография. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.
- Злобин Ю. А. Оценка качества ценопопуляции подроста древесных пород // Лесоведение. – 1976. – № 6. – С. 72–79.
- Злобин Ю. А. Механизмы, лежащие в основе динамики популяций растений // Журн. общ. биол. – 1993. – Т. 54, № 2. – С. 210–222.
- Ковальский А. И., Цыплаков Н. И. Очерки истории крымских лесов. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2006. – 112 с.
- Нилов В. Н., Корконосова Л. И. Возобновление леса на веяниковых вырубках // Лесное хозяйство. – 1968. – № 7. – С. 24–26.
- Леса Крыма (прошлое, настоящее, будущее) / [А. Ф. Поляков, Н. М. Милосердов, Н. Н. Агапов и др.]. – Симферополь: КрымПолиграфБумага, 2003. – 144 с.
- Пятницкий С. С. Методика исследований естественного семенного возобновления в лесах левобережной Лесостепи Украины. – Харьков, 1959. – С. 18–26.
- Пятницкий С. С. Лесовозобновление в условиях левобережной Лесостепи УССР // Лесоразведение и возобновление: научные труды ХСХИ. – 1964. – Т. XLV. – С. 3–23.
- Салтыков А. Н. Структурно-функциональные особенности естественного возобновления придонских боров. – Харьков: ХНАУ, 2014. – 361 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса / [отв. ред. П. Л. Горчаковский]. – М.: Наука, 1985. – 152 с.
- Середин В. И. Температура подроста сосны в различных местоположениях на лесосеке // Лесоразведение и возобновление: научные труды ХСХИ. – 1964. – Т. XLV. – С. 120–128.
- Середин В. И. Выживаемость подроста на лесосеках в сосняках Южной Левобережной Лесостепи УССР // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1969. – Вып. № 16. – С. 63–71.
- Середин В. И. Микроклимат и гидрологический режим лесосек в сосняках южной Левобережной Лесостепи УССР // Труды ХСХИ. – 1969. – Т. 86 (123). – С. 99–105.
- Цветков М. А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год / [ред. П. В. Васильев]. – М., 1957. – 213 с.
- Шинкаренко И. Б. Притупление роста молодняков сосны обыкновенной в Изюмском бору в связи с условиями местопроизрастания // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1969. – Вып. 18. – С. 65–71.
- Шинкаренко И. Б. Травянистая растительность как фактор угнетения сосновых молодняков // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1971. – Вып. 27. – С. 72–79.

Saltykov A. N., Razumny V. V., Razumnaya A. M. Natural and artificial resumption *Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe in the conditions of foothill Crimea: features and differences // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 31–41.

Until now, information about the ability of artificially created plantations to natural regeneration is extremely rare and quite contradictory. In this regard, the assessment of the success of the forest renewal in the foothill part of the Crimea, created in fairly harsh climatic conditions, is of definite scientific interest and has practical significance. Such an assessment is one of the criteria for verifying the hypothesis regarding their sustainability, as well as the basis for improving management measures in artificially created forests dominated by Crimean pine – *Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (*P. pallasiana* D.Don) (nomenclature for: Yena, 2012). In connection with this, in 2017, reconnaissance studies were carried out and 72 trial plots were put in place, the data of which were used by us when performing a comparative analysis of the spatial-age structure of natural renewal and forest cultures. Based on the data obtained, the state of 7–15-year-old forest cultures was assessed in comparison with the natural renewal of *P. nigra* subsp. *pallasiana* with the difference that the age dominant of the cenopopulations of the growth of this breed on experimental objects is represented by a broader age range: from 7 years to 21 years. Studies have established that the success of artificial as well as natural renewal is determined by the compliance of the ecological niche capacity with the bioecological properties of plants at a certain stage of their development. Examples of successful growth and development of naturally-formed plant groups *P. nigra* subsp. *pallasiana* within the limits of artificially formed forest plantations serve as the basis for hypothesizing about the existence of mechanisms that determine the stability of forest cultures in time and space. The proposed hypothesis requires further verification with a view to its verification, as well as using the experience of natural renewal in the creation of forests that are close in structure and composition to indigenous, and therefore biologically stable, plantations.

Key words: *Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, young plants, subgrowth, forest cultures, cenopopulation, bio group, ecological factor, ecological niche, competition, spatial-age structure, foothills Crimea.

Поступила в редакцию 11.02.18

УДК 582.929.4:574.3

Онтогенез *Salvia scabiosifolia* Lam. в фитоценозах Предгорного Крыма

Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
vakh1@inbox.ru, light.midnight1994@gmail.com

Выявлены признаки дифференциации особей *Salvia scabiosifolia* Lam. в прегенеративной фазе онтогенеза (количество и длина листьев, степень дифференциации листовой пластинки), которые позволили подразделить растения на возрастные состояния j, im (молодые и взрослые) и v. В ювенильном возрастном состоянии происходит дифференциация листовой пластинки с преобразованием ее из цельной в перисторассеченную. Установлена поливариантность морфологических признаков, возникающая в im и v возрастных состояниях, при развитии растений на склонах крутизной 40–50°. Приводится схема полного онтогенеза вида. Установлено, что онтогенез *Salvia scabiosifolia* протекает в течение 34–35 лет, является неполным, поскольку в изученных природных популяциях отсутствуют проростки. По комплексу признаков, установленных в естественных и лабораторных условиях, он дифференцируется на 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный и включает 10 возрастных состояний.

Ключевые слова: *Salvia scabiosifolia*, морфологические критерии, возрастные состояния, поливариантность, фитоценоз, онтогенез, ценопопуляция, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Концепция комплексного изучения охраняемых видов предполагает использование полного арсенала ботанических и экологических методов исследований. Для ее реализации необходим анализ жизненных форм, особенностей морфогенеза особей, гендерной, онтогенетической, виталитетной структуры популяций и др. (Злобин, 2013). Поскольку к настоящему времени отсутствуют полные сведения о разнообразных признаках структуры популяций и ходе онтогенеза большинства видов, вошедших в Красную книгу Республики Крым (2015), наши исследования направлены на ликвидацию этого досадного соэкологического пробела (Вахрушева, Абдулганиева, 2015; Вахрушева, Левина, 2017 и др.). Не вызывает сомнения тот факт, что преамбулой к исследованию популяций всегда является получение данных о комплексе признаков, характеризующих различные возрастные состояния вида, поскольку их знание – необходимое условие для выявления возрастной структуры популяций редких растений. Ранее авторами (Вахрушева, Заднепровская, 2016; 2017) были установлены особенности пространственной, виталитетной и возрастной структур ценопопуляций шалфея скабиозолистного, а также изучены критерии, лежащие в основе дифференциации растений генеративного возраста, на фазы g₁, g₂, g₃ и отмечены признаки сенильных особей вида, поэтому в настоящем сообщении остановимся на раскрытии характеристик прегенеративных возрастных состояний особей *Salvia scabiosifolia* и выяснении хода его онтогенеза.

Цель исследования – выявить критерии, дифференцирующие прегенеративную группу особей *Salvia scabiosifolia* на проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные растения, а также построение схемы онтогенетического развития вида от проростков до сенильных особей с использованием данных, полученных в настоящем исследовании и в предыдущие годы наблюдений (2016–2017 гг.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является *Salvia scabiosifolia* – вид, занесенный в Красную книгу Республики Крым. Природоохранный статус – «редкий» (Красная книга..., 2015). Фитоценотически популяции приурочены к петрофитным степям и фриганоидным сообществам сухих мергелистых склонов рекреационно используемых местообитаний, вследствие чего страдают от высокой антропогенной нагрузки. Шалфей скабиозолистный – полукустарник высотой 20–60 см (Голубев, 1996). Листья перисторассеченные, с линейными долями; венчик беловатый, с голубоватым (Флора СССР..., 1954; Определитель..., 1972; Флора Европейской..., 1978) или с лиловым крапчатым рисунком (Красная книга..., 2015).

Фитоценозы, в которых производилось изучение вида, относятся к ассоциациям *Stipeto-Festucetum salvinioso-zerosum* и *Elytrigieto-Agropyretum salvinioso-stiposum* (Вахрушева, Заднепровская, 2016а; 2016б). Поиск и анализ морфолого-биологических признаков возрастных состояний *Salvia scabiosifolia* осуществлялся по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные фитоценозы локализованы на мергелистых и щебнисто-известняковых экотопах Крымского предгорья в Белогорском и Симферопольском районах. Возрастные спектры ценопопуляций *Salvia scabiosifolia*, полученные ранее, оказались неполночленными, так как в них отсутствовали проростки и ювенильные особи. Была установлена причина такой неполночленности: 90 % семян шалфея скабиозолистного были поражены личинками насекомого-фитофага *Eurytoma infracta* Maug (Зерова, 2010; Вахрушева, Заднепровская, 2016; 2017).

Проращивание растения из семян в лабораторных условиях позволило установить признаки проростков (неопубликованные данные А. В. Омельченко, Е. В. Заднепровской), а наши наблюдения в природных популяциях дали возможность выявить дальнейшее развитие растений *Salvia scabiosifolia* в естественных условиях произрастания.

Латентный период (se) – семена шалфея скабиозолистного черные (реже коричневые), округлые, длиной до 3–4 мм, шириной до 3 мм.

Прегенеративный период.

Проростки (р). Многочисленные попытки проращивания семян шалфея скабиозолистного (с различными вариациями стандартной методики) позволили получить лишь три экземпляра проростков, однако для дальнейшего развития они оказались не жизнеспособными, так как при пересадке в грунт вскоре погибали. Схематически растение на стадии проростка изображено на рисунке 1. В данной стадии растение находится один год (в случае подземного прорастания – два года). Максимальная высота, до которой выросли особи в лабораторных условиях, – 1,5 см. Семядольные листья округлые, цельнокрайние, имеющие диаметр около 0,3 см и хорошо выраженный (0,5 см) черешок. Стебель, семядольные листья и зачатки следующей пары листьев имеют выраженное опушение.

Ювенильное возрастное состояние (j). Ювенильные растения достигают в высоту до 5 см. Количество листьев увеличивается до 2–7 штук. Длина листа варьирует от 0,5 до 2,5 см. Количество долей листа последовательно увеличивается от 2 до 10. Именно в ювенильном возрастном состоянии в первый же вегетационный период начинается активная дифференциация листовой пластинки. В частности, первая пара листьев, следующая за семядольными, имеет яйцевидную форму (до 1,5 см длиной), сохраняет цельный край, развивает черешки до 1 см длины (рис. 2а).



Рис. 1. Растение *Salvia scabiosifolia* на стадии проростка

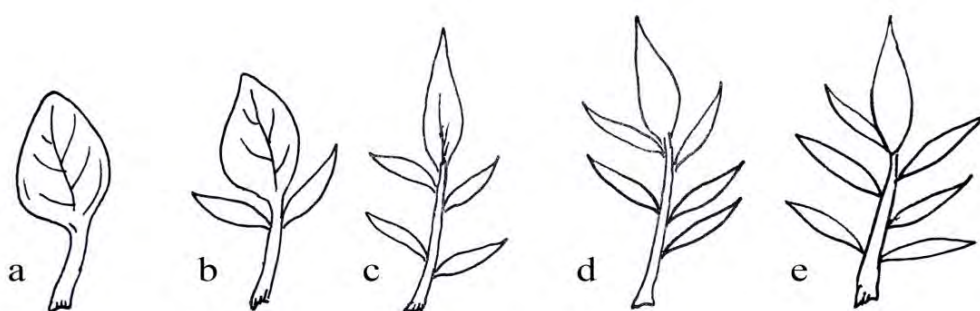


Рис. 2. Развитие и дифференциация листовой пластинки *Salvia scabiosifolia* в ювенильной (j) стадии

Следующая пара характеризуется тройчатосложным рассечением, причем непарная доля – яйцевидная, а парные – линейно-ланцетные, симметричные, сидящие непосредственно у основания верхней доли (рис. 2b). У третьей пары листьев уже имеется две пары линейно-ланцетных долей, но доли правой и левой сторон, как правило, по точке прикрепления слегка смещены относительно друг друга, а верхняя доля становится остроконечной (рис. 2c). Помимо сложной дифференциации листьев, происходит обильное ветвление корневой системы за счет образования боковых корней, преимущественно 2-го порядка (рис. 3a)¹. Рубцы на стебле зафиксированы в количестве 4–8 штук.

Далее растение переходит в зрелое ювенильное состояние (рис. 3b). В этом возрасте происходит дальнейшее увеличение числа боковых долей листа (6–10) при сохранении асимметричности по их расположению на оси, количеству и смещению относительно друг друга по точке прикрепления (рис. 2d и 2e). Количество листьев у зрелой ювенильной особи может достигать 5–7. Количество рубцов от прошлогодних листьев – 8–20.

Характерно дальнейшее утолщение и обильное ветвление корневой системы за счет образования боковых корней 2-го и 3-го порядков (рис. 3). Эпи- и гипокотиль проявляют выраженную тенденцию к формированию прямого угла относительно друг друга (рис. 3b).

В ювенильном возрасте растение пребывает 2–3 года. За вегетационный период первого ювенильного года проходит дифференциация листа (в фазе j₁); во второй год, при условии достаточного количества влаги, растение переходит в стадию j₂, но в засушливые сезоны это или происходит на 3-й год, или растение гибнет.

¹ Структура подземных органов изучалась с соблюдением правил биологической этики: исследовались экземпляры, находящиеся на контакте с тропами и дорогами или вымытые из почвы после ливневых дождей.

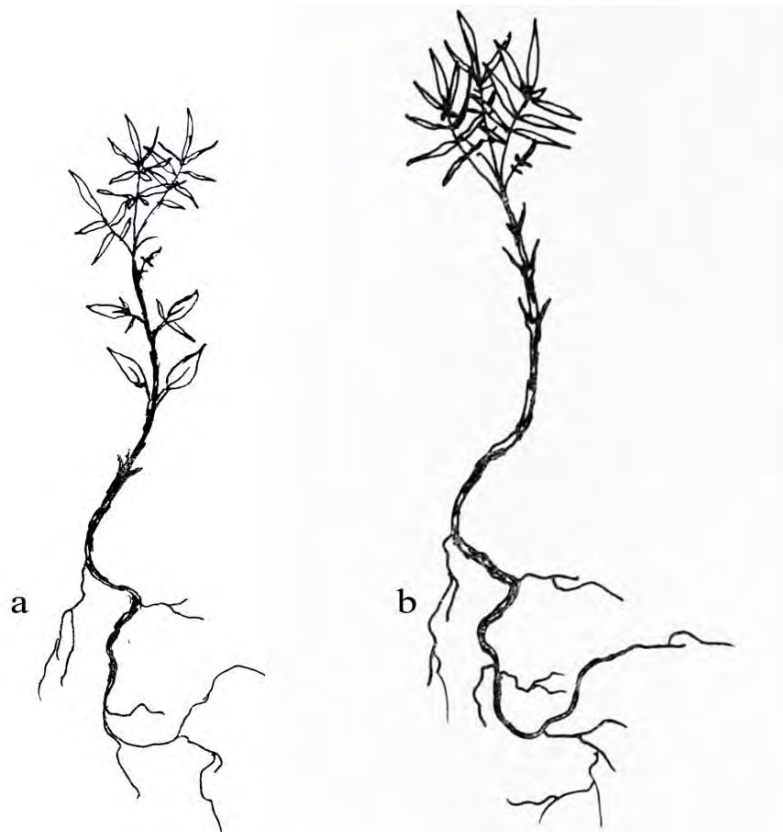


Рис. 3. Ювенильная молодая (а) и зрелая (б) стадии развития *Salvia scabiosifolia*

Имматурное возрастное состояние (im). Растения в имматурной фазе онтогенеза заметно увеличиваются в высоту – до 17 см; одновременно происходит увеличение длины листьев, количества долей (сегментов) листа и рубцов на стебле от листьев предыдущих лет. На этой стадии начинается ветвление надземных частей, вследствие чего дополнительно к главной оси формируется обычно 1, редко две оси (рис. 4). Характерная черта – появление у листовых пластинок долей 2-го порядка, а также общее увеличение их количества за счет того, что в одной мутовке формируются не две доли листа, как у ювенильных растений, а четыре. Оказалось также, что увеличение количества долей идет в направлении сверху вниз, то есть базипетально.

Благодаря четким отличиям растения данного возрастного состояния, на наш взгляд, следует дифференцировать на имматурные молодые растения (im₁) и имматурные зрелые (im₂).

Для im₁ характерно: количество листьев – 7–12, длина листа – 2,2–5,0 см. Количество долей листа – 10–17. Количество рубцов на стебле – 15–23. Эпи- и гипокотиль располагаются под тупым углом друг к другу.

Растения im₂ отличаются большими значениями метрических показателей. Количество листьев – 13(12)–17 штук; количество долей листа – до 17(15)–25. Длина листа – 4,5–6,5 см. Высота растений – 15–17 см. Эпи- и гипокотиль располагаются относительно друг друга почти под прямым углом (рис. 4b). Развитие имматурных растений протекает в течение 3–4 лет.

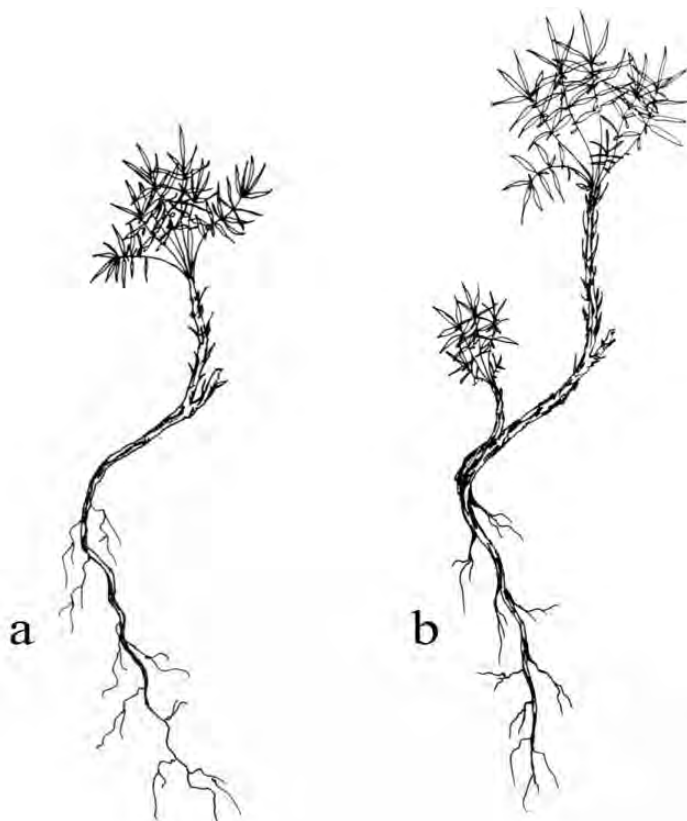


Рис. 4. Имматурная стадии развития *Salvia scabiosifolia*
а – имматурные молодые; б – имматурные зрелые.

Виргинильное возрастное состояние (v). Растения внешне напоминают особи возраста g_1 , но не формируют генеративных побегов. Число вегетативных побегов – 3 и более. Длина листовой пластинки – 6,5–7,0 см. Количество долей листа до 23–25; число листьев – до 30. Высота растения – 25–35 см. Число отмерших листьев варьирует от 17 до 35 штук. Длительность виргинильной стадии составляет 3–4 года (иногда задерживается до 5 лет).

В том случае, если популяции произрастают на участках фитоценозов с практически равнинным микрорельефом или имеющим незначительный уклон, то в виргинильном возрасте у растений сохраняется в большей или меньшей степени изогнутый эпикотиль, появившийся еще в имматурном состоянии (рис. 4 и 5).

В случае произрастания растений шалфея на сильно осыпающихся склонах или имеющих уклон 40° и более, у имматурных растений появляется тенденция к образованию плагитропных участков стебля (рис. 6а). У виргинильных растений базальные части нижних ветвей становятся слегка полегающими или практически плагитропными, расположенными параллельно склону, и они нередко оказываются погребенными под осыпающимся щебенчатым материалом, за исключением верхушечной части, где располагаются зеленые листья (рис. 6б).



Рис. 5. Виргинильная стадии развития *Salvia scabiosifolia*

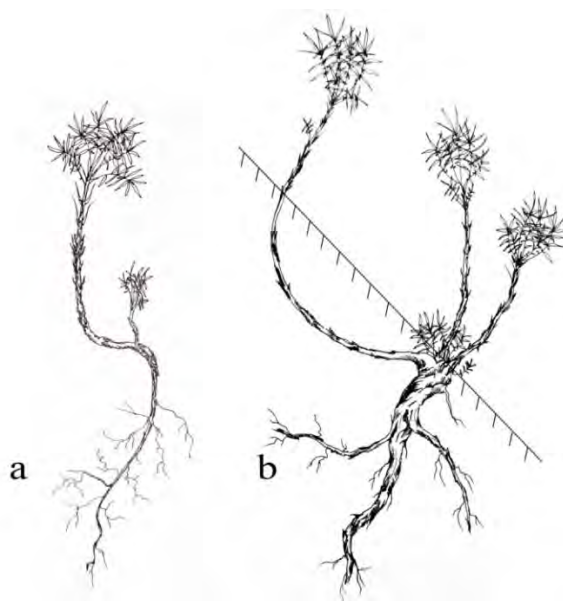


Рис. 6. Схема поливариантного развития особей *Salvia scabiosifolia*
а – имматурное возрастное состояние; б – виргинильное возрастное состояние.

Кроме того, в случае такого поливариантного развития, обусловленного особенностями рельефа, у виргинильных растений (рис. 7) начинают формироваться ксилоризомы (Биоморфология..., 2005), способствующие более надежному закреплению растений на динамичном грунте осыпных склонов, что является дополнительным морфо-биологическим приспособлением к подобным экотопам.

За счет осыпных склоновых процессов растение вместе с осыпавшимся грунтом смещается вниз, стержневой корень теряет строгую вертикальность, изгибается, а кончик корня оказывается на одном уровне с рядом расположенным ксилоризомом и надземным побегом (рис. 7). Это имеет место на склонах крутизной 40–50°.



Рис. 7. Сместившееся виргинильное растение, образующее ксилоризом на склоне крутизной 50°

Прегенеративный период *Salvia scabiosifolia* длится 10–11 лет. В генеративном периоде развития растение может находиться от 5 до 18 лет (Вахрушева, Заднепровская, 2017). В сенильном возрастном состоянии оно пребывает еще 2–3 года, но (в зависимости от погодных условий) может потерять все жизнеспособные побеги в течение первого года старения.

Общая продолжительность онтогенеза, таким образом, – около 34–35 лет. Полная схема жизненного цикла представлена на рисунке 8.

ВЫВОДЫ

1. Основными критериями прегенеративных возрастных состояний для *Salvia scabiosifolia* являются: количество листьев, их длина, степень рассечения листовой пластинки; дополнительными – взаимное расположение эпи- и гипокотилия, степень ветвления надземной и подземной частей. В ювенильном возрастном состоянии происходит дифференциация листовой пластинки с преобразованием ее из цельной в перисторассеченную.

2. Онтогенез *Salvia scabiosifolia* в изученных природных популяциях неполный, так как отсутствуют проростки, но по комплексу признаков, установленных в естественных и лабораторных условиях, он дифференцируется на 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный) и включает 10 возрастных состояний.

3. Результатом адаптации вида к рельефу экотопа является реализация в онтогенезе механизмов нормального и поливариантного морфологического развития.

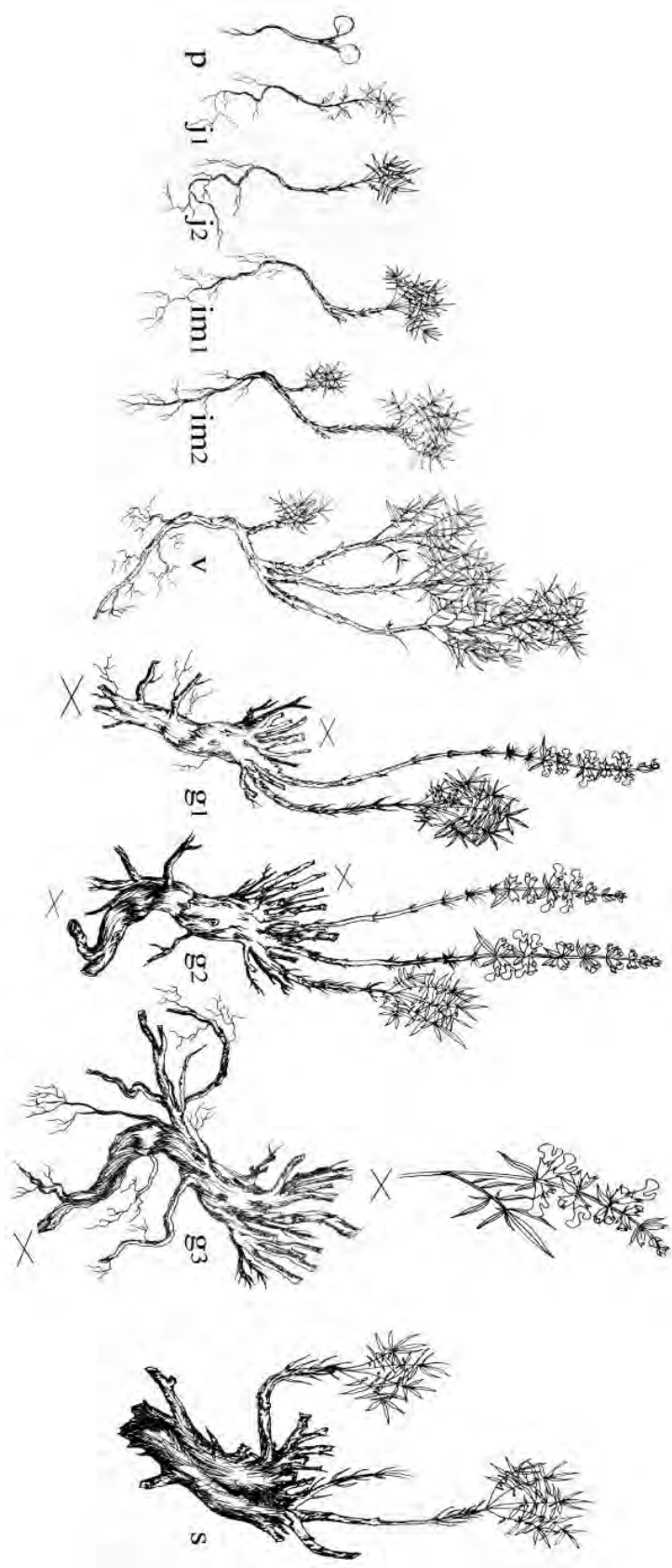


Рис. 8. Схема онтогенеза *Salvia scabiosifolia*

Список литературы

- Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие / [Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А.]. – Изд. 2-е, испр. и доп. – М., 2005. – 256 с.
- Вахрушева Л. П., Абдулганиева Э. Ф. Анатомические и некоторые биологические особенности *Verbascum pinnatifidum* (Scrophulariaceae) // Ботанический вестник Северного Кавказа, – 2015. – № 1. – С. 17–22
- Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В. Фитоценотическая приуроченность и пространственная структура особей ценопопуляций *Salvia scabiosifolia* Lam. // Заповедники Крыма – 2016а: Материалы VIII Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию системы ООПТ в России (Симферополь, 28-30 апреля 2016 г.). – Симферополь. – 2016а. – С. 182–184.
- Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В. Состояние ценопопуляций *Salvia scabiosifolia* Lam. в фитоценозах Предгорного Крыма // Перспективы науки – 2016б: Сборник докладов IV Международного конкурса научно-исследовательских работ (10 октября 2016 года). Т. III (Естественные и технические науки). – Казань: ООО «Рокета Союз», 2016б. – С. 25–29.
- Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В. Морфологическая дифференциация особей *Salvia scabiosifolia* Lam. на возрастные состояния в генеративной фазе развития // Актуальные проблемы ботаники и охраны природы: сб. науч. статей Междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения профессора Г. Ф. Морозова (г. Симферополь, 28–30 ноября 2017 г. / под ред. С. Ф. Котова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017. – С. 40–44.
- Вахрушева Л. П., Левина Т. З. Пространственная структура популяций *Ophris oestriifera* M. Vieb. в сообществах северного и южного макросклонов Крымских гор // Ученые записки КФУ им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2017. – Т. 3 (69), № 1. – С. 32–41.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – 2-е изд. – Ялта: ГНБС, 1996. – 86 с.
- Заднепровская Е. В. Виталитетная структура ценопопуляций *Salvia scabiosifolia* Lam. в фитоценозах Предгорного Крыма // Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского: Сборник тезисов участников II науч. конф. (Симферополь, 24–28 октября 2016). – Симферополь, 2016. – Т. 7. – С. 505–506.
- Зерова М. Д. Палеарктические виды рода *Eurytoma* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eurytomidae): морфобиологический анализ, трофические связи, таблица для определения // Вестник зоологии. – 2010. – № 24. – 203 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография // Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерьга]. – Симферополь: АРИАЛ, 2015. – 480 с.
- Определитель высших растений Крыма / [ред. Н. И. Рубцов]. – Л.: Наука, 1972. – 550 с.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава ценопопуляций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – 1950. – Вып. I. – С. 465–483.
- Уранов А. А. Волновой спектр ценопопуляции как функция времени и энергетических процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
- Флора Европейской части СССР. Т. 3 / [ред. А. А. Федоров]. – Л.: Наука, 1978. – 259 с.
- Флора СССР. Т. 21 / [ред. В. Л. Комаров]. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 704 с.

Vakhrusheva L. P., Zadneprovskaya E. V. Ontogenesis of *Salvia scabiosifolia* Lam. in the phytocoenoses of the Crimean Foothill // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 42–50.

The differentiation criterion of *Salvia scabiosifolia* Lam. in the pregenerative phase of ontogenesis (the number and length of leaves, the degree of differentiation of the leaf blade) revealed. It criterions made the possibility to subdivide plants into age states j, im (young and adults) and v. A differentiation of the leaf blade with the transformation from of the whole plate into a pinnately divided plate occurs in the juvenile age state. The polyvariance of morphological signs for im and v age states is established, if plant development on the slopes 40–50° steep. The scheme of complete ontogenesis of the species is given. It has been established that the ontogenesis of *Salvia scabiosifolia* occurs within 34–35 years. It is incomplete, since seedlings are lacking in the studied natural populations. According to a set of characteristics established in natural and laboratory conditions, it is differentiated into 4 periods: latent, regenerative, generative and senile and consist of 10 age state of this species.

Key words: *Salvia scabiosifolia*, morphological criterion, age states, polyvariance, phytocoenosis, ontogenesis, coenopopulation, Crimea.

Поступила в редакцию 10.01.2018

УДК 582.594.2:581.5

Особенности анэкологии ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) (Orchidaceae) в Предгорной зоне Крыма. Сообщение I. Пространственное распределение, филлотаксис соцветий, фенология цветения

Кипкаева А. В., Иванов С. П., Свольнский А. Д.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
spi2006@list.ru

На основе пятилетнего изучения двух ценопопуляций орхидеи ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) в Предгорной зоне Крыма выявлен характер пространственного распределения цветущих особей в отдельных локалитетах, оценены и проанализированы отличия основных анэкологических параметров растений: высота цветоноса и соцветия, количество цветков. Количество цветков в соцветиях колеблется от 7 до 70 при среднем значении 24,3. Высота соцветий колеблется от 2,4–14,2, в среднем – 5,6 см. Общая высота цветущих растений от 11,2 до 40,7 при среднем значении 24,0 см. Филлотаксис соцветий характеризуется спиральным расположением цветков вдоль главного стержня с углом отклонения цветков 147°, большая часть соцветий (66,7 %) является правозакрученными. Фенологические даты начала цветения варьируют по годам в зависимости от температуры воздуха. Сумма активных температур (пороговое значение +5°C) начала цветения составляет 372 °C. Длительность периода цветения популяции (от 29 до 43 дней) определяется температурой воздуха и активностью опылителей. В одной из ценопопуляций ятрышника обезьяньего обнаружены особи, несущие признаки гибридизации с ятрышником Стевена в виде нарушения порядка зацветания цветков в пределах соцветия, укорочения и уплощения отростков губы.

Ключевые слова: Orchidaceae, *Orchis simia*, пространственное распределение, анэкологические параметры, филлотаксис соцветий, фенология цветения, сумма активных температур, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Orchidaceae Juss. представляет собой одну из самых специализированных линий эволюции цветковых растений (Вахрамеева, 2004). Орхидеям свойственны: сложные взаимоотношения с почвенными грибами (образование микоризы), оригинальные преобразования генеративных структур цветка (колонка, поллинии, прилипальца), своеобразные отношения с опылителями, основанные на их обмане (Дарвин, Ефимов, 2010). Орхидеи чаще встречаются в тропиках и субтропиках, но также широко распространены и в умеренных широтах. По разным данным, семейство орхидных насчитывает от 17 000 до 35 000 видов (Dressler, 1994). Большинство орхидей относят к угрожаемым видам, а значительная часть их находится на грани исчезновения (Вахрамеева, 1991). Столь стремительное сокращение численности орхидных обусловлено их уязвимостью, крайней чувствительностью к изменениям условий произрастания. Причины бедственного положения орхидных – активное освоение и преобразование природных мест их обитания человеком. В основе мер по сохранению орхидных лежат кропотливые научные исследования их биологии и экологии (Вахрамеева и др., 2004; Ефимов, 2010).

Крымские орхидеи активно изучаются. Известные флористические списки (Вахрамеева и др. 1991; Голубев, 1995; Ена, 2012) пополняются новыми видами (Kreutz, Fateryga, 2012; Fateryga et al., 2013; 2014; Fateryga, Kreutz, 2014; Фатерыга и др. 2015), в том числе новыми для науки (Fateryga, Kreutz, 2014). Особое внимание уделяется вопросам распространения орхидных в Крыму, структуре популяций, фенологии цветения (Иванов, Свольнский, 2015; Летухова, Потапенко, 2015), репродуктивной биологии орхидных (Назаров, 1995; Лагутова и др., 1996; Вахрушева, Кучер, 1997; Иванов, Холодов, 2004; Иванов и др., 2008; 2009),

взаимоотношений с опылителями (Назаров, Иванов, 1990; Назаров, 1991; Алексеев и др., 1993; Назаров, Ефетов, 1993; Nazarov, 1995; Холодов и др., 1998; 2002; Иванов и др., 2000; Холодов, 2001; Фатерыга, Иванов, 2012), а также влияния антропогенной нагрузки на их ценопопуляции (Попкова, 2010; др.). Ряд публикаций представляют комплексные исследования антэкологии орхидей (Лагутова, Назаров, 1993; Иванов и др., 1998; Иванов и др., 2009; Кобечинская и др., 2012; Fateryga et al., 2013б; Сволынский, 2014; Сволынский и др., 2014а; 2014б). Однако большинство видов изучено недостаточно. В частности, сведения об ятрышнике обезьяньем (*Orchis simia* Lam.) на территории Крымского полуострова обрывочны и фрагментарны (Голубев, 1996 [2008]). Вместе с тем *O. simia* занесен в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Республики Крым (2016), а также включен в Приложение II Международной конвенции СИТЕС. Таким образом, детальное изучение биологии и экологии данного вида в Крыму весьма актуально.

Цель исследований – изучить особенности антэкологии *Orchis simia*, в частности выявить пространственное распределение цветущих особей, оценить морфометрические показатели соцветия, а также фенологию цветения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особенности антэкологии *O. simia* изучали в Предгорном Крыму на горе Бакла около села Скалистого (Бахчисарайский район, Республика Крым) и в урочище Аян вблизи села Перевального (Симферопольский район, Республика Крым). Исследования проводили в сезоны 2013–2015, 2017 и 2018 годов. На горе Бакла исследованы три относительно изолированных локалитета ценопопуляции *O. simia* (рис. 1). Участки отличались экологическими условиями: освещенностью, составом растительности, величиной антропогенной нагрузки.



Рис. 1. Карта расположения участков произрастания *Orchis simia* на горе Бакла
Снимок карты с Google Maps.

Участок 1, наиболее открытый солнцу, располагался на поляне у подножья горы на высоте 266 м над уровнем моря. Средняя освещенность данной местности составляет ≈ 26000 люкс. На данной территории преобладала травянистая растительность с участием единичных растений граба восточного (*Carpinus orientalis* Mill.), дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) и держидерева (*Paliurus spina-christi* Mill.). Общая площадь

участка составляла 1,14 га. Поляна подвержена антропогенному воздействию в виде умеренного выпаса скота.

Участок 2 располагался под пологом леса, на высоте 288 м над уровнем моря. Освещенность – ≈4300 люкс. Древесная растительность представлена грабом восточным и дубом скальным. Общая площадь участка составляла 0,88 га. Местами отмечено антропогенное воздействие в виде вырубки деревьев.

Участок 3 располагался на плоской вершине горы на высоте 415 м над уровнем моря. Освещенность – ≈22600 люкс. Данный участок представлял собой опушку леса из ясеня остроплодного (*Fraxinus oxycarpa* Willd.) с подлеском из кизила обыкновенного (*Cornus mas* L.). Общая площадь участка составляла 0,88 га. Этот участок располагался на территории, активно посещаемой туристами, что делает весьма вероятным периодический сбор соцветий *O. simia* на букеты. Также на плато постоянно выпасают скот в умеренном режиме.

Численность цветущих особей на исследованных участках колебалась в зависимости от сезона. В наибольший по численности особей 2017 год зарегистрировано 100 цветущих особей *O. simia* на первой площадке, 45 – на второй и 50 – на третьей.

В урочище Аян исследовалась одна ценопопуляция, расположенная у подножия северного склона нижнего плато Чатырдага на высоте 620 м над уровнем моря. Ценопопуляция располагалась на небольшом (6×15 м) участке на опушке леса из дуба скального с подлеском из шиповника и карагача. Следы антропогенного воздействия не отмечены.

Распределение цветущих особей *O. simia* по территории произрастания изучали по результатам замеров расстояния между особями – последовательного измерения расстояния от одной особи до другой, выбирая ближайшего соседа. Результаты измерений оформляли в виде гистограмм распределения расстояний между цветущими растениями.

Морфометрию соцветий *O. simia* проводили в полевых условиях, растения из природы не изымались. У особей с полностью распустившимися цветками проводили подсчет количества цветков в соцветии, измеряли диаметр окружности и высоту соцветий.

Пространственную структуру соцветия *O. simia* определяли по данным измерения диаметра и высоты соцветий, подсчета количества цветков в соцветии. Кроме того, проводили измерение угла поворота между соседними цветками, расположенными по спирали, завернутой вокруг вертикальной оси соцветия от первого, самого нижнего, цветка в соцветии до самого верхнего. Эти измерения проводили с использованием специального приспособления (Иванов, Свольнский, 2015). На основании совокупности полученных таким путем данных строили графические модели соцветий, отображающие цилиндрический и плоскостной филлотаксис соцветия. Здесь и далее при описании пространственной структуры соцветий мы используем терминологию по (Розин, 2011).

Данные по фенологии цветения *O. simia* были получены в ходе периодических просмотров состояний цветков в соцветиях в течение всего времени последовательного прохождения стадий цветения (рис. 2).

Просмотр соцветий проводили периодически не менее трех раз за период цветения. В ходе каждого просмотра на каждом соцветии подсчитывали количество бутонов, цветущих и отцветших цветков. Затем рассчитывался процент бутонов, цветущих и отцветших цветков для всей ценопопуляции *O. simia* на данную дату наблюдений. С использованием данных, полученных за весь период цветения, строилась традиционная кривая динамики цветения, представляющая собой последовательное изменение процента цветущих цветков на изучаемой ценопопуляции. Кроме того, на основании данных просмотров строились кумуляты накопления распустившихся и отцветших цветков, дающие возможность более полно охарактеризовать процесс цветения ценопопуляции.

Полученный цифровой материал статистически обрабатывали с использованием пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2003.



Рис. 2. Последовательные фенологические стадии состояния соцветий *Orchis simia* (гора Бакла, апрель 2017 г.)

Все цветки в соцветии находятся в состоянии бутонов (а); все цветки соцветия полностью распустились (б); все цветки соцветия в состоянии увядания, часть цветков, как это видно на снимке, образовали завязи (в).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Предгорной зоне Крыма ятрышник обезьяний встречается повсеместно, но локально в виде небольших групп особей, как правило, не превышающих 100 генеративных экземпляров. Чаще всего группы особей встречаются на опушках и полянах, примыкающих или в окружении лесных массивов. Реже встречаются одиночные особи вдоль дорог или под пологом леса.

Распределение цветущих растений на трех исследованных участках произрастания *O. simia* на горе Бакла представлено на рисунке 3. Одиночные особи или особи в составе группы, находящиеся друг от друга на расстоянии более 3-х метров, не нашли отражения на гистограмме.

На участке № 1 (локалитет на открытой поляне) особи распределены крайне неравномерно: большая часть особей расположена друг от друга на расстоянии, не превышающем 50 см, что составляет 77 % от общего количества особей. Особи, которые расположены на расстоянии от 51 см до 100 см, составляют 13 %. Среднее расстояние между особями – 43,7 см.

Пространственное распределение особей *O. simia* на участке № 2 (локалитет под пологом леса) более равномерно: особи, расположенные друг от друга на расстоянии до 50 см, составляют 55 %, от 51 см до 100 см – 16 %. Среднее расстояние между особями равно 101,6 см.

Наиболее равномерное распределение цветущих особей наблюдается на участке № 3 (опушка леса, сочетающая открытые для прямых солнечных лучей и относительно закрытые участки) – количество особей, расположенных на расстоянии до 50 см, составляет 47 %, а от 50 до 100 см – 33 %. Среднее расстояние между особями равно 83,0 см.

Значение коэффициента асимметрии гистограммы на первом участке составляет +1,1, на втором – +0,9 и на третьем – +1,5. Это свидетельствует о значительном сдвиге в сторону меньших значений каждой гистограммы, при этом наибольший сдвиг отмечается для гистограммы, характеризующей особей на втором участке, а наименьший – на третьем.

Можно предположить, что более равномерное распределение цветущих особей на участке 3 является следствием того, что экологические условия опушки леса наиболее

благоприятны для произрастания ятрышника обезьяньего. В условиях открытой поляны и под пологом леса благоприятные условия, видимо, представлены не так равномерно. Мозаичный характер локализации благоприятных для произрастаний *O. simia* микроучастков и является основной причиной неравномерного распределения цветущих особей.

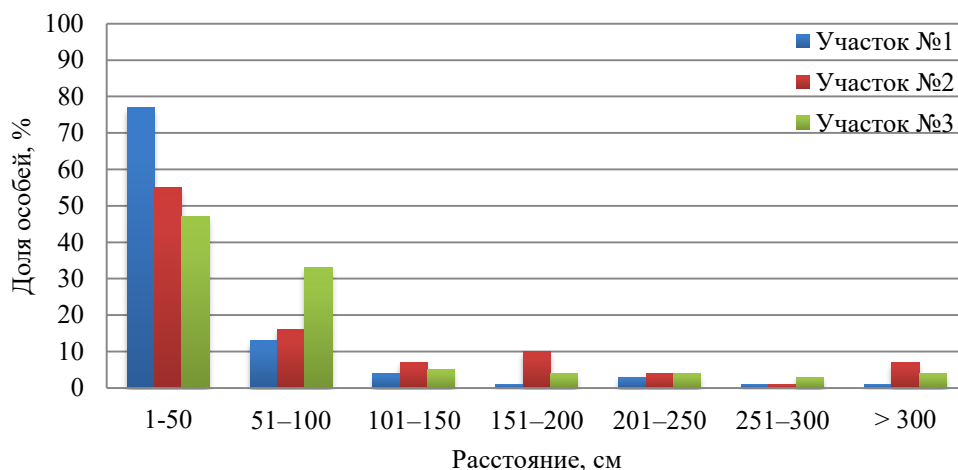


Рис. 3. Гистограмма распределения цветущих растений *Orchis simia* по расстоянию до ближайшей цветущей особи

Однако возможна и иная, противоположная, интерпретация полученных данных. На открытой поляне численность и плотность особей имеют наибольшие значения, под пологом леса значение этих показателей ниже, и самые низкие значения численности и плотности цветущих особей *O. simia* – на опушке. Эти данные, возможно, означают, что наиболее благоприятные условия для данного вида орхидей сложились на открытой поляне, а самые неблагоприятные – на опушке.

Средние значения основных морфометрических показателей цветущих растений *O. simia*, имеющих антропоэкологическое значение, и характер распределения соцветий по количеству цветков в соцветии представлены в таблицах 1–2 и на рисунке 4.

На рисунке 4 представлена гистограмма распределения соцветий *O. simia* по числу цветков на трех исследованных участках. На 1-м и 2-м участках больше 75 % соцветий насчитывают от 10–18 до 19–27 цветков. Соцветия, количество цветков в которых превышает 28 шт., встречаются значительно реже. Среднее количество цветков в соцветии на первом участке равно 24,0, на втором – 20,7 (табл. 1). На участке № 3 большая часть соцветий относится к трем группам по количеству цветков: 10–18, 19–27 и 28–36 цветков в соцветии, что составляет 26 %, 34 % и 24 % соответственно. Однако в отличие от первого и второго участков, на третьем присутствуют особи, в соцветиях которых количество цветков составляет 64–72 шт. Среднее количество цветков в соцветии наибольшее – 28,3 (табл. 1).

Анализ наиболее важных антропоэкологических показателей *O. simia*, характеризующих цветущие растения на отдельных участках, представлен в таблице 1. Из данных таблицы следует, что наиболее высокие значения по таким важным антропоэкологическим показателям, как высота соцветия и количество цветков, имеют особи, произрастающие на 3 участке, – 6,9 см по сравнению с 4,9 см на двух других участках и 28 цветков в одном соцветии по сравнению с 25 и 20 цветками на 1 и 2 участке соответственно. Если принять за правильные суждения, что более равномерное распределение особей по территории участка произрастания (см. выше) и большее число цветков в соцветии являются признаками благополучия, то можно заключить, что наиболее благоприятные условия для особей ценопопуляции *O. simia* на горе Бакла сложились на 3 участке – опушка леса на плато.

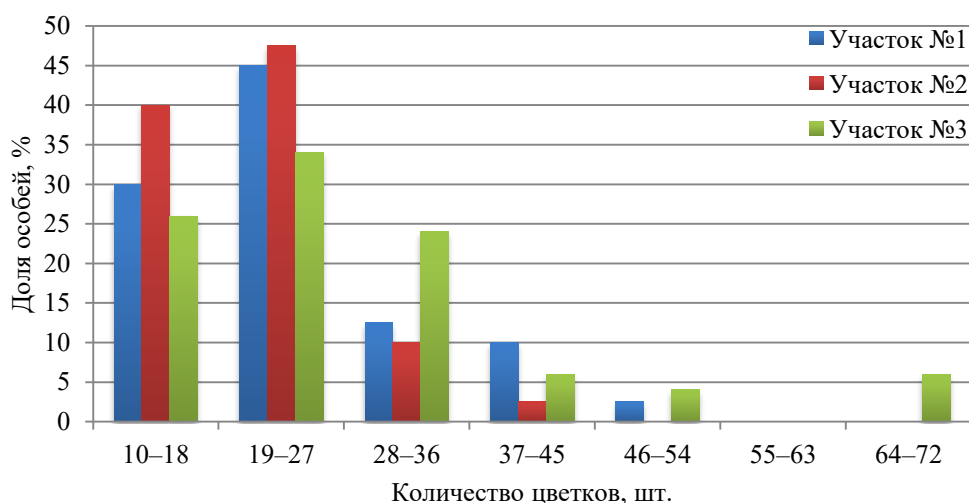


Рис. 4. Гистограмма распределения цветущих особей *Orchis simia* по количеству цветков в соцветии

Таблица 1

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis simia* по трем исследованным участкам на горе Бакла

Участок	Параметр	Показатели выборки				
		N	min – max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Участок № 1	Общая высота растения, см	40	11,2–40	22,2±5,1	26	23
	Высота цветоноса, см	40	7,3–33,3	17,3±4,6	20,6	27
	Высота соцветия, см	40	3,3–7,1	4,9±1,1	1,2	23
	Ширина соцветия, см	40	2,5–7	3,5±0,8	0,7	23
	Количество цветков в соцветии	40	13–49	24,0±8,6	74,5	36
Участок № 2	Общая высота растения, см	40	14,2–34,2	24,3±4,7	21,8	19
	Высота цветоноса, см	40	9,7–27,9	19,3±4,0	16,4	21
	Высота соцветия, см	40	2,9–8,5	4,9±1,2	1,5	25
	Ширина соцветия, см	40	2,5–6,8	3,6±0,7	0,5	19
	Количество цветков в соцветии	40	10–39	20,7±5,9	35,2	29
Участок № 3	Общая высота растения, см	50	14,3–40,7	25,3±6,3	39,8	25
	Высота цветоноса, см	50	8,9–28,1	18,4±4,3	18,7	23
	Высота соцветия, см	50	2,4–14,2	6,8±2,8	7,8	41
	Ширина соцветия, см	50	2,3–5,2	3,5±0,5	0,3	14
	Количество цветков в соцветии	50	14–46	28,3±9,9	97,2	35

Примечание к таблице. Различия значений средних по количеству цветков в соцветии достоверны между 1 и 2 участком ($p \leq 0,05$) и между 2 и 3 ($p \leq 0,01$).

В таблице 2 приведены средние значения морфометрических показателей цветущих растений *O. simia*, рассчитанные для всей совокупности цветущих особей ценопопуляции на горе Бакла.

Таблица 2

Морфометрические показатели цветущих растений *Orchis simia* на горе Бакла

Параметр	Показатели выборки				
	N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Общая высота растения, см	130	11,2–40,7	24,0±5,6	31,3	23
Высота цветоноса, см	130	7,3–33,3	18,4±4,0	15,8	22
Высота соцветия, см	130	2,4–14,2	5,6±2,2	4,6	39
Ширина соцветия, см	130	2,3–7,0	3,5±0,7	0,5	20
Количество цветков в соцветии	130	7–70	24,3±10,6	112,4	44

Архитектура соцветий (филлотаксис) описывает взаимное расположение повторяющихся элементов (частей) растения. Повторяющийся единичный элемент, который образует филлотаксис, называют примордий (Розин, 2011). В нашем случае в роли примордия выступает цветок *O. simia*.

На рисунках 5 и 6 отображено пространственное распределение цветков в соцветии *O. simia*. Цилиндрический филлотаксис модельного соцветия представлен на рисунке 5а. Параметры модели соответствуют средним значениям основных параметров соцветия: высота соцветия, длина окружности, размер цветков и их количество (см. табл. 1). Рисунок 5б отражает одно из реальных соцветий. Размеры модельного и реального соцветий (высота и периметр) более или менее одинаковы, однако взаимное расположение цветков представленного на рисунке реального соцветия сильно отличается от модельного.

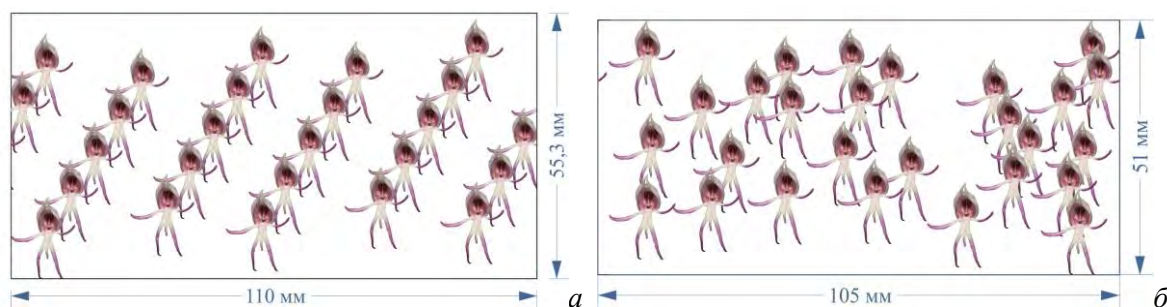


Рис. 5. Цилиндрический филлотаксис – развертка боковой плоскости соцветия *Orchis simia*

а – идеальное соцветие; б – одно из реальных соцветий.

Плоскостной филлотаксис соцветий *O. simia* представлен на рисунке 6. Красные точки на рисунке обозначают положение цветков. Самый нижний цветок в соцветии на рисунке представлен крайней наружной точкой, от которой начинается спираль. Каждый следующий цветок на спирали отстоит от предыдущего на 147° – средний угол поворота цветка по всем исследованным соцветиям.

Рисунок 6а отражает модельное (идеальное) соцветие, в котором 24 цветка образует 9 полных витков вокруг вертикальной оси соцветия. В реальных соцветиях спираль может закручиваться как по часовой стрелке, так и против. Большая часть исследованных нами соцветий оказалась правозакрученными (66,7 %).

На рисунке 6б показана развертка одного из реальных соцветий. В данном случае цветки не сохраняют постоянство угла, его среднее значение меньше 147° , число полных витков равно 7, а число цветков равно 21. Именно эти отклонения от идеального соцветия приводят к неравномерному распределению цветков по поверхности соцветия, хорошо заметному на рисунке 5б. Такие соцветия за счет концентрации цветков на одной из боковых сторон выглядят однобокими. Возможно, такая концентрация цветков на одной стороне соцветия, особенно если эта сторона обращена в сторону открытого пространства опушки, способствует большей привлекательности соцветия для опылителей и поддерживается отбором.

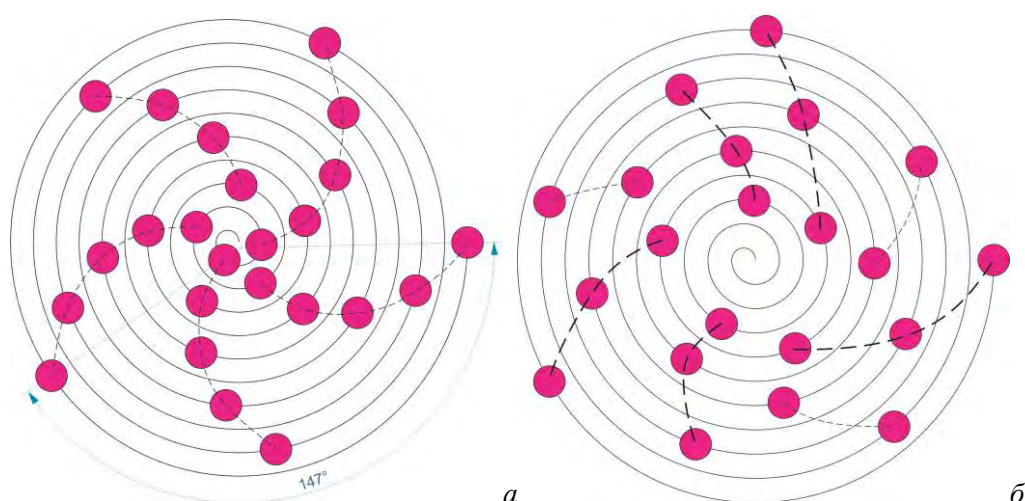


Рис. 6. Плоскостной филлотаксис соцветий *Orchis simia*
 а – идеальное соцветие; б – одно из реальных соцветий.

Характерные особенности динамики цветения *O. simia* в течение пяти сезонов представлены на рисунках 8. Характеризуя кумуляты, представленные на рисунке, можно отметить вариативность дат начала цветения *O. simia*, так, в 2013 году начало цветения пришлось на 8 апреля, в 2014 году – на 2 апреля, в 2015 году – на 18 апреля, в 2017 году – на 16 апреля и в 2018 году – на 6 апреля. Даты окончания цветения *O. simia* в 2013–2015, 2017 и 2018 годы пришлись на 14, 12, 24, 28 и 6 мая соответственно.

На рисунках, представляющих динамику цветения *O. simia* в течение пяти сезонов (рис. 8), нанесены кумуляты накопления активных температур (пороговая температура – $+5^{\circ}\text{C}$) за период с начала года. Из данных рисунка следует, что сумма активных температур начала цветения *O. simia* на горе Бакла составила: в 2013 году – 390°C , в 2014 году – 380°C , в 2015 году – 380°C , в 2017 году – 360°C и в 2018 году – 350°C . Средняя сумма активных температур начала цветения за пять лет составила 372°C . Довольно существенные отличия по датам начала цветения и практически полное совпадение величин суммы активных температур свидетельствуют, что фенодата начала цветения определяется температурой воздуха в предшествующий период.

Разница между самой большой (390°C) и самой малой (350°C) суммой температур начала цветения составляет 40°C при среднем значении 372°C . Пользуясь полученной величиной среднего значения суммы активных температур, мы имеем возможность прогнозировать момент начала цветения *O. simia* в данном местообитании в будущие сезоны с точностью до 1–2 дней.

В 2013 году период цветения *O. simia* составил 37 дней, пик цветения наблюдался в срок с 27 апреля, в 2014 году – 41 день, пик цветения – с 24 апреля, в 2015 году – 37 дней, максимум цветения – 6 мая, в 2017 году – 43 дня с пиком цветения 5 мая, а в 2018 году период цветения *O. simia* составил 31 день, пик цветения наблюдался 25 апреля.

Представление динамики цветения *O. simia* в виде кумулят накопления зацветающих и отцветающих цветков дает возможность оценить не только начало процесса отцветания и общее время цветения соцветий в ценопопуляции, но и среднюю продолжительность цветения одного цветка в начале, середине и конце периода цветения. На рисунке 8 стрелками показана продолжительность цветения одного цветка в середине периода цветения, в момент, когда число цветущих и отцветших цветков сравнялось. В 2013–2015 и 2017–2018 годах средняя продолжительность цветения одного цветка в эту фенологическую дату составила 13, 24, 16 и 19, 15 дней соответственно.

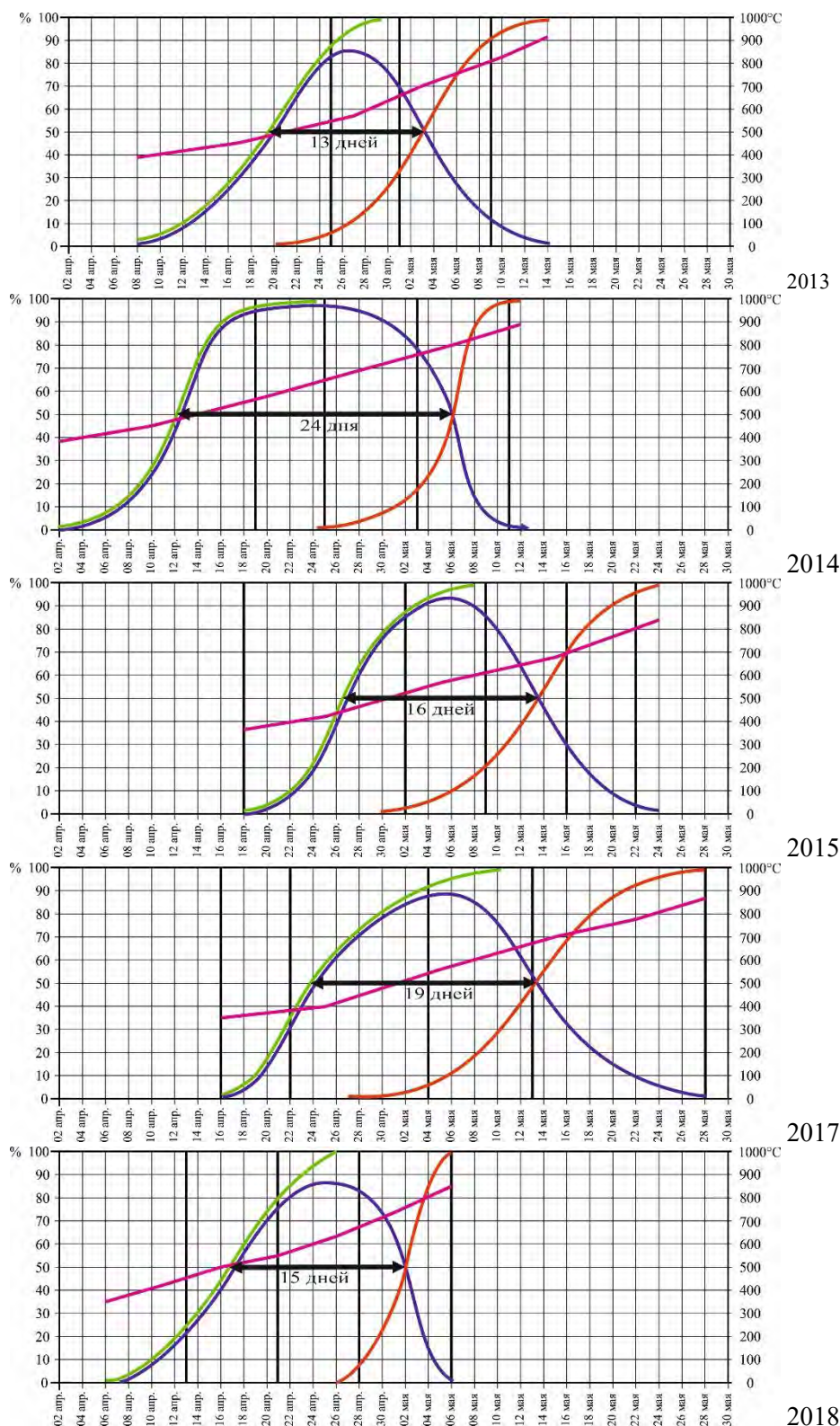


Рис. 8. Динамика цветения *Orchis simia* на горе Бакла в 2013–2015, 2017 и 2018 годы
 — доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления доли распустившихся цветков; — кумулята накопления доли отцветших цветков; — кумулята накопления активных температур. Вертикальными линиями отмечены даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков.

Относительно большая продолжительность цветения цветков *O. simia*, очевидно, связана с обманым механизмом опыления. Увеличение срока цветения цветков является компенсацией малой вероятности успешного (как минимум двукратного) обмана пчелы-опылителя. Ятрышник обезьяний цветет в относительно ранние сроки и ориентирован на привлечение недавно отродившихся и еще недостаточно опытных пчел, которые, замечая его яркие соцветия, посещают цветки, но быстро учатся отличать их от соцветий других видов растений, вознаграждающих опылителей пыльцой и нектаром.

Сумма активных температур окончания цветения *O. simia* в 2013 году составила 910°C, в 2014 – 890°C, в 2015 – 840°C, в 2017 – 870°C и в 2018 – 850°C. Средняя сумма активных температур окончания цветения составила 872°C. Разница между наибольшей и наименьшей суммой составляет 70, что почти в два раза больше, чем разница между наименьшей и наибольшей суммой температур начала цветения. Это позволяет предположить, что на общую продолжительность цветения ценопопуляции оказывает влияние не только температура воздуха, но и какие-то дополнительные факторы.

В частности, анализ полученных данных показал, что общая продолжительность цветения *O. simia* связана положительной связью с продолжительностью цветения одного цветка. Об этом свидетельствуют данные рисунка 10 ($f=0,6$). Просмотры соцветий на стадии цветения всех цветков в соцветии показали, что те цветки, которые имели массу рыльца пестика, то есть опыленные, увядают раньше, чем неопыленные, нарушая при этом обычный для *O. simia* порядок отцветания цветков в соцветии – последовательно сверху вниз (см. ниже). Из этого следует, что продолжительность цветения ценопопуляции *O. simia*, помимо температуры, определяется численностью и активностью опылителей.



Рис. 10. Характер зависимости между средней продолжительностью цветения одного цветка в данном сезоне и общей продолжительностью цветения ценопопуляции *Orchis simia* в этом же сезоне

Рядом с каждой точкой проставлен год, в который проводился сбор данных.

На рисунке 11 представлен характер связи между средней продолжительностью цветения одного цветка и суммой температур на момент окончания цветения ценопопуляции *O. simia*. Связь положительная ($f=0,5$).

И в этом случае такой характер связи между этими параметрами можно объяснить деятельностью опылителей. Чем больше численность опылителей, тем короче среднее время цветения одного цветка и тем меньше период общего цветения ценопопуляции, а значит и сумма температур, которая может накопиться за период цветения.



Рис. 11. Характер связи между средней продолжительностью цветения одного цветка в данном сезоне и суммой температур на момент окончания цветения ценопопуляции *Orchis simian* в этом же сезоне
Рядом с каждой точкой проставлен год сбора данных.

На рисунке 11 одна из точек, характеризующих связь между продолжительностью цветения одного цветка и суммой температур окончания цветения, выпадает из общей картины прямой пропорциональной зависимости между данными параметрами. Она относится к 2013 году, в который была зафиксирована самая малая продолжительность цветения цветка и самая большая сумма температур на момент отцветания соцветий. Такое отклонение вызвано необычно высокими температурами воздуха в период цветения орхидей. В этот период (особенно во второй его половине) зафиксированы самые высокие температуры воздуха за период наблюдений, которые, видимо, и вызвали преждевременное увядание цветков.

Последовательность распускания цветков в соцветиях ятрышника обезьяньего отличается от других видов орхидей этого рода, цветение которых начинается с распускания нижних цветков соцветия. Большинство соцветий *O. simia* начинают цветение с распускания верхних цветков (рис. 12 а). Однако встречаются и такие соцветия, распускание цветков у которых начинается снизу (рис. 12 б) или даже в середине соцветия (рис. 12 в). Форма соцветий также варьирует от цилиндрической до почти шарообразной (рис. 12 г–е). В определенной мере эти отклонения определяются количеством цветков в соцветии и их плотностью.

Отмеченные особенности соцветий *O. simia* в большей мере проявляются в урочище Аян. На наш взгляд, наличие отмеченных вариаций по форме и плотности цветков в соцветиях, а также вариации в порядке распускания цветков можно объяснить влиянием гибридизации *O. simia* с другим видом орхидей – ятрышник Стевена (*Orchis militaris* L. subsp. *stevenii* (Rchb. F.) V. Vumann et al.), который произрастает в урочище Аян. Этот вид орхидей цветет позже *O. simia*, но частично сроки его цветения совпадают со сроками цветения *O. simia*. Для ятрышника Стевена характерны цилиндрические соцветия с большим количеством цветков, которые зацветают, начиная с нижних цветков. Цветки этой орхидей отличается также короткими, лопатовидными отростками губы. Укороченные отростки губы цветка хорошо заметны на снимке соцветий *O. simia*, представленных на рисунках 12 а и 12 г.



Рис. 12. Последовательность распускания цветков соцветий *Orchis simia* и их форма (урочище Аян, май 2017 г.)

Соцветия, в которых первыми распускаются верхние цветки (а), нижние цветки (б) и цветки в середине соцветия (в). Соцветия цилиндрической формы с редким (с) и более густым (д) расположением цветков и соцветие почти шаровидной формы (е).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Орхидея ятрышник обезьяний в Предгорной зоне Крыма встречается локально. Отдельные его ценопопуляции немногочисленны и, как правило, приурочены к опушкам леса, полянам, примыкающим или находящимся в окружении лесных массивов. Группы особей, встречающиеся под пологом леса, возможно, представляют бывшие вырубki или заросшие лесом поляны.

В пределах отдельных ценопопуляций распределение отдельных особей мозаично и неравномерно. В трех локалитетах одной из изученных ценопопуляций зарегистрированы

значительные отклонения от нормального распределения в сторону меньших значений с коэффициентами асимметрии гистограмм +0,9, +1,1 и +1,5.

Отдельные локалитеты ценопопуляции, расположенные на участках с разными экологическими условиями, достоверно отличаются по количеству цветков в соцветии, высоте соцветия и общей высоте растения. В частности под пологом леса растения выше, а высота соцветий и количество цветков меньше.

Количество цветков в соцветиях колеблется от 7 до 70, при среднем значении 24,3. Высота соцветий колеблется от 2,4 до 14,2, в среднем – 5,6 см. Общая высота цветущих растений – от 11,2 до 40,7 при среднем значении 24,0 см.

Филотаксис соцветий характеризуется спиральным расположением цветков вдоль главного стержня с углом отклонения цветков 147°, большая часть соцветий (66,7 %) является правозакрученными.

Фенологические даты начала цветения ятрышника обезьяньего в Предгорной зоне Крыма варьируют по годам в зависимости от температуры воздуха. Сумма активных температур начала цветения составляет 372 °С (при пороговом значении +5 °С). Длительность периода цветения популяции (от 29 до 43 дня) определяется температурой воздуха и активностью опылителей.

В одной из ценопопуляций ятрышника обезьяньего обнаружены особи, несущие признаки гибридизации с ятрышником Стевена в виде нарушения порядка зацветания цветков в пределах соцветия, укорочения и уплощения отростков губы.

Список литературы

- Алексеев А. А., Иванов С. П., Холодов В. В. Участие пчел в опылении орхидеи *Ophris oestrifera* в Крыму // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем. Сборник материалов межреспубликанской научно-практической конференции. Часть 1. – Краснодар, 1993. – С. 89–91.
- Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Варлыгина Т. И. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (Orchidaceae Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюллетень МОИП. – 2004. – Т. 109, № 2. – С. 37–56.
- Вахрушева Л. П., Кучер Е. Н. Особенности репродуктивного усилия некоторых видов орхидей Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана (тематич. сб. науч. тр.). – К., 1997. – С. 65–67.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: Государственный Никитский ботанический сад, 1995. – 85 с.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.
- Ефимов П. Г. Сохранение орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. – 2010. – Т. 2. – № 1. – С. 50–58.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма (Науч.-практич. дискус.-аналит. сб.). – Симферополь: Таврия-Плюс, 2004. – Вып. 15: Проблемы инвентаризации Крымской биоты. – С. 57–65.
- Иванов С. П., Свольнский А. Д. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2015. – № 1 (31). – С. 85–96.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная эффективность опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.
- 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.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Экология опыления орхидеи *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Крыму // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. – 1999. – № 2. – С. 7–9.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Руденко М. И. Насекомые – опылители орхидеи *Orchis pallens* L. в Крыму // Республиканская энтомологическая конференция, посвященная 50-й годовщине основания Украинского энтомологического общества (Тезисы докладов). – Нежин: ТОВ Наука-сервис, 2000. – С. 49.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – Симферополь: ТНУ. – 2009. – Т. 22 (61). – № 1. – С. 24–34.
- Иванов, С. П., Свольнский А. Д. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 85–96.
- Иванов С. П., Свольнский А. Д. Патент на полезную модель Российской Федерации 154167. Устройство для выявления пространственной структуры соцветий цветковых растений; МПК А01G 7/00. / С. П. Иванов, А. Д. Свольнский. – № 015113582; заявл. 13.04.15; опубл. 20.08.15, Бюлл. № 23. – 3 с.
- Кобечинская В. Г., Отурина И. П., Сверкунова Н. В. Динамика развития и цветения орхидеи кокушника комарникового (*Gymnadenia conopsea*) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 151–161.

- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. Издание второе, исправленное / [отв. ред. Ена А. В. и Фатерыга А. В.] – Симферополь: ИТ «АРИАЛ». – 2016. – 480 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / [гл. редколл.: Ю. П. Трутнев]. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2008. – 885 с.
- Лагутова О. Н., Назаров В. В. Экология опыления *Dactylorhiza romana* Soó (Orchidaceae). – Украинский ботанический журнал. – 1993. – Т. 50, № 1. – С. 107–110.
- Лагутова О. Н., Назаров В. В., Шевченко С. В. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81, № 5. – С. 59–69.
- Летухова В. Ю., Потапенко И. Л. Новая популяция *Ophrys oestrifera* M. Bieb. (Orchidaceae) в Юго-восточном Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 61–65.
- Назаров В. В. Участие комаров из рода *Dactylolabis* Sav. в опылении тайника овального // Экологические аспекты охраны природы Крыма (Сборник научных статей). – Киев: УМК ВО, 1991. – С. 87–91.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН. – СПб., 1995. – 26 с.
- Назаров В. В., Ефетов К. К. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, № 10. – С. 54–67.
- Назаров В. В., Иванов С. П. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму // Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 534–537.
- Попкова Л. Л. Состояние и сохранение популяций влаголюбивых видов орхидных Крыма // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе: V Междунар. науч.-практич. конф., 22–23 октября 2009 г.: матер. – Симферополь, 2009. – С. 208–213.
- Розин Б. Анализ модели филлотаксиса // Академия Тринитаризма, М., Эл № 77-6567, публ. 17144, 25.12.2011.
- Сволынский А. Д. Антэкология четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей (Orchidaceae Juss.) Крыма: дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук. – Ялта: Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, 2016. – 169 с.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Биологические и антэкологические особенности орхидеи ятрышника прованского (*Orchis provincialis* Dfld.), произрастающего в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014а. – Вып. 10 (29). – С. 68–76.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Биологические и антэкологические особенности орхидеи ятрышника прованского (*Orchis provincialis* Dfld.), произрастающего в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014б. – Вып. 11. – С. 144–157.
- Фатерыга А. В., Иванов С. П. Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6 (25). – С. 136–150.
- Фатерыга А. В., Фатерыга А. В., Свиринов С. А. *Epipactis leptochila* (Godfery) Godfery (Orchidaceae) – новый вид для флоры России // Turczaninowia. – 2015. – Т. 18, № 4. – С. 36–40.
- 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. – 1998. – Вып. 10. – С. 81–86.
- Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Насекомые – посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 77–80.
- Холодов В. В. Видовой состав и классификация посетителей цветков орхидеи *Orchis coriophora* (Orchidaceae) в Крыму // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2001. – Вып. 1. – С. 112–116.
- Dressler R. Phylogeny and Classification of the Orchid Family. – Cambridge University Press, 1994. – 314 p.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J. A new *Epipactis* species from the Crimea, South Ukraine (Orchidaceae) // Journal Europäischer Orchideen. – 2012. – Bd. 44, Heft 1. – S. 199–206.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J. Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae) // Journal Europäischer Orchideen. – 2014. – Bd. 46, Heft 2. – S. 407–436.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J., Fateryga V. V., Efimov P. G. *Epipactis krymmontana* (Orchidaceae), a new species endemic to the Crimean Mountains and notes on the related taxa in the Crimea and bordering Russian Caucasus // Phytotaxa. – 2014. – Vol. 172, N 1. – P. 22–30.
- Fateryga V. V., Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Reinhardt J. *Epipactis muelleri* Godfery (Orchidaceae), a new species for the flora of Ukraine // Украинский ботанический журнал. – 2013а. – Т. 70, № 5. – С. 652–654.
- Fateryga A. V., Ivanov S. P., Fateryga V. V. Pollination ecology of *Steveniella satirioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan natural landmark (the Crimea) // Украинский ботанический журнал. – 2013б. – Т. 70, № 2. – С. 195–201.
- Kreutz C. A. J., Fateryga A. V. Two taxa of the genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) new for the flora of Ukraine // Украинский ботанический журнал. – 2012. – Т. 69, N 5. – С. 713–716.
- Nazarov V. V. Pollination of *Steveniella satirioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea // Lindleyana. – 1995. – Vol. 10, N 2. – P. 109–114.

Kipkayeva A. V., Ivanov S. P., Svolynskiy A. D. Anthecology features of the Monkey orchid (*Orchis simia* Lam.) (Orchidaceae) in the piedmont zone of the crimea. Report I. Spatial distribution, phyllotaxy of inflorescence, phenology of flowering // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 51–65.

On the basis of a five-year study of two cenopopulations of the monkey orchid (*Orchis simia* Lam.) in the piedmont zone of the Crimea, the character of spatial distribution of flowering individuals in separate localities was revealed, and the differences of main antecological parameters of plants were assessed and analyzed: height of peduncle and inflorescence, number of flowers. The number of flowers in the inflorescences ranges from 7 to 70, with an average value of 24.3. The height of the inflorescence varies from 2.4 to 14.2, on average – 5.6 cm. The total height of flowering plants is from 11.2 to 40.7, with an average value of 24.0 cm. The phyllotaxy of the inflorescence is characterized by spiral arrangement of flowers along the main stem with a flowers' deflection angle of 147°. Most of the inflorescences (66.7%) are dextrotropic. Phenological dates of flowering beginning vary by year depending on the air temperature. The sum of active temperatures (threshold value +5° C) of the flowering beginning is 372° C. Duration of the population flowering period (from 29 to 43 days) is determined by the air temperature and activity of pollinators. In one of the cenopopulations of the monkey orchid, individuals with signs of hybridization with *Orchis stevenii* were found in the form of disturbance of the order of flowering within the inflorescence, shortening and flattening of labellum shoots.

Key words: Orchidaceae, *Orchis simia*, spatial distribution, anthecological parameters, phyllotaxy of inflorescence, flowering phenology, sum of active temperatures, Crimea.

Поступила в редакцию 20.02.18

УДК 581.5:712.4(292.471)

Зеленые насаждения поселка Гвардейское (Республика Крым) и перспективы их оптимизации

Клименко Н. И.¹, Потапенко И. Л.², Клименко Н. Н.³, Клименко О. Е.¹

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Республика Крым, Россия
klymenko.gnbs@mail.ru

² Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Республика Крым, Россия
ira_potapenko@mail.ru

³ Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма
Республика Крым, Россия
ninaklymenko@yandex.ru

Представлены результаты дендрологической инвентаризации зеленых насаждений пгт Гвардейское в степном Крыму. В составе дендрофлоры выявлено 55 видов и 8 форм, относящихся к 43 родам 25 семейств. Только 15 (23,8 %) видов и форм древесных растений довольно многочисленны. Это в основном повсеместно используемые в озеленении деревья: *Aesculus hippocastanum*, *Maclura pomifera*, *Populus italica*, *Robinia pseudoacacia*, *Platycladus orientalis* 'Globosa' и другие, а также кустарники: *Buxus sempervirens*, *Spiraea x vanhouttei*, различные сорта роз. Представители семейства Fabaceae, такие как софора (*Styphnolobium japonicum*) и акация (*Robinia pseudoacacia*), наиболее многочисленны среди деревьев. В видовом отношении наиболее представлены семейства Rosaceae и Oleaceae (по 6 видов), Fabaceae и Pinaceae (по 5 видов), Cupressaceae (4 вида). Остальные семейства включают от 1 до 3 видов. Установлено, что основную массу (74,6 %) видового и формового разнообразия зеленых насаждений пгт Гвардейское составляют листопадные деревья (35 видов и форм, или 55,6 %) и кустарники (12 видов, или 19,0 %). Хвойные растения не отличаются особым разнообразием: деревьев – 11 (17,5 %) видов и форм, кустарник (*Juniperus sabina*) – 1 (1,6 %). Причем массовое распространение в зеленых насаждениях поселка имеют только *Platycladus orientalis* и *P. o.* 'Globosa'. Остальные хвойные – единичные экземпляры: *Cedrus libani* (3 шт.), *Cupressus arizonica* (1 шт.), *Juniperus sabina* (2 шт.), *Thuja occidentalis* (2 шт.). Ботанико-географический анализ показал, что 9 (16,4 %) видов происходит из Средиземноморской флористической области, 8 (14,5 %) – из Циркумбореальной, 7 (12,7 %) – из Атлантическо-Североамериканской; по 4 (7,3 %) – из Восточноазиатской и Ирано-Туранской. Из других флористических областей – по 1–2 вида. Основная масса насаждений находится в хорошем и удовлетворительном состоянии. Признано, что озеленение поселка не отличается высоким разнообразием и не удовлетворяет современным требованиям зеленого строительства. Для расширения ассортимента декоративных древесных растений рекомендуется привлекать сорта и формы интродуцентов, адаптированных к данным экологическим условиям, а также соответствующие аборигенные деревья и кустарники. Следует увеличить долю вечнозеленых растений (хвойных и лиственных) в составе зеленых насаждений как в видовом, так и в количественном отношении.

Ключевые слова: пгт Гвардейское, состав дендрофлоры, степной Крым.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время Крым претерпевает заметные изменения в экономике. Значительное место в этом процессе занимает возрождение и развитие отраслей сельскохозяйственного производства: виноградарства, садоводства, овощеводства, тепличного хозяйства и других. Эти процессы влекут за собой развитие населенных пунктов, жители которых заняты, преимущественно, в сельском хозяйстве. Многие села и поселки Крыма в 90-е годы прошлого века пришли в упадок, их экономика была практически разрушена, население резко сократилось из-за отсутствия рабочих мест. В настоящее время возрождение старых и создание новых производств способствует развитию инфраструктуры того или иного поселка, села, районного центра. Современные сельские населенные пункты должны стать той средой, которая обеспечит комфортную жизнь человека, будет способствовать его труду и отдыху. Наряду с другими составляющими этой задачи большое значение имеет

качественное озеленение сел и поселков, создание на их территориях парков, скверов, аллей, цветников и т. п. Защитные, санитарно-гигиенические и эстетические свойства зеленых насаждений общеизвестны, их трудно переоценить. Для создания качественных, экологически стойких и декоративных культурфитоценозов в сельской местности необходимо изучить предыдущий опыт создания зеленых зон в сельских населенных пунктах Крыма, особенно советского периода, когда озеленению уделялось большое внимание (Волошин, Кормилицын, 1960; Анненков, 1962 и др.).

Цель настоящей работы – изучить видовое и формовое разнообразие дендрофлоры, осуществить ее ботанико-географический анализ, оценить состояние зеленых насаждений поселка городского типа Гвардейское Симферопольского района (далее пгт Гвардейское) и предложить пути их оптимизации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мониторинг зеленых насаждений пгт Гвардейское проводился нами регулярно с 2010 года. Данные, приведенные в настоящей работе, получены в 2016–2017 годах. Обследованы зеленые насаждения улиц Карла Маркса, Ленина, Кооперативной, Бирюкова, Октябрьской и Гагарина, а также вокруг поселкового совета, больницы, библиотеки, отдела микробиологии НИИ сельского хозяйства Крыма, памятных стел Г. И. Бирюкову и воинам, погибшим в годы Великой Отечественной войны при освобождении поселка Гвардейское (рис. 1).



Рис. 1. Фрагменты озеленения пгт Гвардейское

А – вход в здание поселкового совета (*Picea pungens*, *Buxus sempervirens*); Б – стела воинам, погибшим в годы Великой Отечественной войны при освобождении пгт Гвардейское (*Picea pungens* 'Glauca').

Исследована также лесопарковая зона площадью 4,95 га и лесозащитные полосы вдоль трассы Симферополь – Армянск. При этом определяли видовой состав и формовое разнообразие дендрофлоры, состояние и декоративные качества деревьев и кустарников, частоту и способы использования в обследуемых объектах.

Видовая принадлежность и таксономическая структура дендрофлоры принята по С. К. Черепанову (1995) и А. В. Ене (2012). Сортовая принадлежность садовых роз не определялась, отмечено лишь их наличие. Для частоты встречаемости того или иного вида (формы) приняты следующие условные градации: ед. – вид (форма) представлен единичными экземплярами (до 10); дес. – в исследуемом объекте десятки (до 100) растений данного вида (формы); масс. – вид (форма) массово используется в озеленении (более 100 экземпляров).

Наши предложения по озеленению поселка основаны на результатах данной работы, собственных многолетних исследований культивируемой дендрофлоры региона (Клименко и др., 2012; Плугатарь и др., 2016), а также с учетом рекомендаций других авторов (Методические рекомендации..., 1980; Савушкина, Пашко, 2017). При этом использовалась методика интегральной оценки состояния парковых сообществ Р. В. Галушко (1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Поселок Гвардейское расположен в 18 км к северу от Симферополя на реке Салгир. Он является одним из крупнейших сельских населенных пунктов Крыма, в котором проживает 12589 человек (перепись населения 2014 г.), его площадь составляет 885,9 га, через него проходит трасса Симферополь – Армянск, в нем находится узловая станция Остряково Крымской железной дороги.

Территория пгт Гвардейское расположена на границе перехода от нижнего предгорного к степному агроклиматическому району. Климат теплый умеренно засушливый с мягкой неустойчивой зимой и умеренно жарким вегетационным периодом. Среднегодовая температура здесь 10,6 °С. Сумма активных температур выше 10 °С составляет в среднем 3100 °С. Абсолютный максимум температуры в июле – 39 °С. Самый холодный месяц – январь со средней температурой воздуха –1 °С. Абсолютный минимум температуры равен – 24,6 °С, а средний из абсолютных минимумов – –17,5 °С. В наиболее морозный период зимы нередко провокационные оттепели, ведущие к преждевременному началу вегетации некоторых видов деревьев и кустарников. В отдельные годы зимой температура воздуха может повышаться до +20 °С. Последующее понижение температуры вызывает повреждения почек и побегов растений. Безморозный период продолжается в среднем 191 день. Годовое количество осадков составляет 462 мм. Максимальное количество осадков выпадает в мае – июле (Климатический атлас..., 2000; Агроклиматичний довідник ..., 2011).

Рельеф района слабоволнистый без значительных перепадов высот. В почвенном покрове территории преобладают черноземы южные карбонатные на красно-бурых глинах. Данные почвы характеризуются легко- и среднеглинистым гранулометрическим составом с высоким содержанием ила по профилю. Для таких почв характерен среднемощный гумусовый профиль – 55–70 см с содержанием гумуса 3–4 %. Реакция почвенного раствора в гумусовых горизонтах нейтральная или слабощелочная. Горизонт видимого засоления залегает на глубине 150–200 см. Засоление носит сульфатно-кальциевый характер. В долине реки Салгир встречаются также аллювиально-луговые и черноземно-луговые почвы (Половицкий, Гусев, 1987).

Основой экономики пгт Гвардейское является производство и переработка сельскохозяйственной продукции. В советский период совхоз «Гвардейский», расположенный на территории поселка, являлся мощным производственным комплексом. В нем обрабатывалось 6488 га земли, в том числе 1604 га орошаемой; функционировало парниковое хозяйство на электрообогреве, весенние теплицы на 32 га, консервный завод по переработке овощей и фруктов. В поселке работали Крымская опытная станция садоводства, степное отделение Никитского ботанического сада и республиканская проектная контора «Укрگیпросад», специалисты которой занимались разработкой проектов закладки интенсивных садов, создания и реконструкции виноградников. В это же время были построены тысячи жилых домов, заселены новые улицы: Кирова, Толбухина, Парковая,

Ботаническая, Аллейная, Юбилейная и другие. Администрация поселка неустанно заботилась о благоустройстве и озеленении территорий социальных объектов (больницы, дома культуры, школ, детсадов), улиц, дворов (История городов и сел..., 1974). Таким образом, массовое озеленение поселка можно отнести к 50–70 годам прошлого века.

В зеленых насаждениях пгт Гвардейское нами отмечены 63 вида и формы древесных растений (табл. 1). Только 15 (23,8 %) видов и форм древесных растений довольно многочисленны (дес.). Это в основном повсеместно используемые в озеленении деревья: *Aesculus hippocastanum*, *Maclura pomifera*, *Populus italica*, *Robinia pseudoacacia*, *Platycladus orientalis* `Globosa` и др., а также кустарники: *Buxus sempervirens*, *Spiraea* x *vanhouttei*, различные сорта роз. Основная масса (42,0, или 66,7 %) видов и форм представлена единичными экземплярами, следовательно, не играет существенной роли в эстетическом облике поселка. Таким образом, озеленение отличается низким разнообразием и не удовлетворяет современным требованиям зеленого строительства.

Таблица 1

Древесные растения пгт Гвардейское

№	Вид (форма)	Семейство	Частота встречаемости	Жизненная форма	Происхождение (флористическая область)
1	2	3	4	5	6
1.	<i>Acer negundo</i> L.	Sapindaceae	масс.	1	Цб, АС
2.	<i>A. platanoides</i> L.	Sapindaceae	ед.	1	Цб
3.	<i>A. p.</i> `Globosum`	Sapindaceae	ед.	1	форма
4.	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	Hippocastanaceae	дес.	1	Ср
5.	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	Simaroubaceae	дес.	1	ВА
6.	<i>Albizia julibrissin</i> Durazz.	Mimosaceae	ед.	1	ИТ
7.	<i>Berberis vulgaris</i> L.	Berberidaceae	ед.	2	Цб, Ср, ИТ
8.	<i>Betula pendula</i> Roth	Betulaceae	ед.	1	Цб
9.	<i>Buxus sempervirens</i> L.	Buxaceae	дес.	6	Ср
10.	<i>Catalpa bignonioides</i> Walter	Bignoniaceae	ед.	1	АС
11.	<i>Cedrus libani</i> A. Rich.	Pinaceae	ед.	5	Ср
12.	<i>Cercis canadensis</i> L.	Fabaceae	ед.	2	АС
13.	<i>Cupressus arizonica</i> Greene	Cupressaceae	ед.	5	АС, М
14.	<i>Forsythia viridissima</i> Lindl.	Oleaceae	ед.	2	ВА
15.	<i>Fraxinus excelsior</i> L. subs. <i>excelsior</i>	Oleaceae	ед.	1	Цб, Ср
16.	<i>F. ex.</i> `Pendula`	Oleaceae	ед.	1	форма
17.	<i>F. lanceolata</i> Borkh.	Oleaceae	дес.	1	Цб, АС, ОСг
18.	<i>F. ornus</i> L.	Oleaceae	ед.	1	Ср
19.	<i>Gleditschia triacanthos</i> L.	Fabaceae	ед.	1	АС
20.	<i>Hedera helix</i> L.	Araliaceae	ед.	4	Цб, Ср
21.	<i>Juglans regia</i> L.	Juglandaceae	дес.	1	Ср, ИТ, ВА
22.	<i>Juniperus sabina</i> L.	Cupressaceae	ед.	5	Цб, Ср, ИТ
23.	<i>J. scopulorum</i> 'Skyrocket'	Cupressaceae	ед.	5	форма
24.	<i>Laburnum anagyroides</i> Medik.	Fabaceae	ед.	2	Цб
25.	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Oleaceae	масс.	3	Цб, Ср

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
26.	<i>Lonicera tatarica</i> L.	Caprifoliaceae	дес.	2	Цб, ИТ
27.	<i>Maclura pomifera</i> (Rafin.) Schneid.	Moraceae	дес.	1	АС
28.	<i>Mahonia aquifolium</i> (Pursh) Nutt	Berberidaceae	ед.	6	ОСг
29.	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Rosaceae	ед.	1	Не известно
30.	<i>Morus alba</i> L.	Moraceae	ед.	1	ВА, ИТ
31.	<i>M. nigra</i> L.	Moraceae	ед.	1	ИТ
32.	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	Hydrangeaceae	масс.	2	Ср
33.	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Pinaceae	ед.	5	Цб
34.	<i>P. pungens</i> Engelm.	Pinaceae	ед.	5	ОСг
35.	<i>P. p.</i> 'Glauca'	Pinaceae	ед.	5	форма
36.	<i>Pinus nigra</i> J.F. Arnold subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe	Pinaceae	ед.	5	Ср
37.	<i>P. sylvestris</i> L.	Pinaceae	ед.	5	Цб
38.	<i>Platanus orientalis</i> L.	Platanaceae	ед.	1	Ср
39.	<i>Platyclusus orientalis</i> (L.) Franco	Cupressaceae	масс.	5	ВА
40.	<i>P. o.</i> 'Globosa'	Cupressaceae	дес.	5	форма
41.	<i>Populus alba</i> L.	Salicaceae	ед.	1	Цб, Ср, ИТ
42.	<i>P. italica</i> (DuRoi) Moench	Salicaceae	дес.	1	ИТ
43.	<i>Prunus armeniaca</i> L.	Rosaceae	дес.	1	ИТ
44.	<i>P. avium</i> (L.) L.	Rosaceae	ед.	1	сорта
45.	<i>P. cerasifera</i> Ehrh.	Rosaceae	ед.	1	Ср, ИТ
46.	<i>P. cerasus</i> L.	Rosaceae	дес.	1	Не известно
47.	<i>P. mahaleb</i> L.	Rosaceae	дес.	1	Цб, Ср, ИТ
48.	<i>Quercus robur</i> L.	Fagaceae	ед.	1	Цб
49.	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Fabaceae	дес.	1	АС
50.	<i>R. p.</i> 'Umbraculifera'	Fabaceae	ед.	1	форма
51.	<i>Rosa</i> sp. sp.	Rosaceae	дес.	2	форма
52.	<i>Salix fragilis</i> L.	Salicaceae	ед.	1	Цб, Ср, ИТ
53.	<i>Sambucus nigra</i> L.	Adoxaceae	ед.	2	Цб, Ср
54.	<i>Styphnolobium japonicum</i> (L.)Schott	Fabaceae	масс.	1	ВА
55.	<i>Spiraea x vanhouttei</i> (Briot) Zab.	Rosaceae	дес.	2	гибрид
56.	<i>Syringa vulgaris</i> L.	Oleaceae	масс.	2	Ср
57.	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	Malvaceae	ед.	1	Цб
58.	<i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb.	Tamaricaceae	ед.	2	Ср, ИТ
59.	<i>T. tetrandia</i> Pall.	Tamaricaceae	ед.	2	Ср
60.	<i>Thuja occidentalis</i> L.	Cupressaceae	ед.	5	АС

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6
61.	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	Ulmaceae	ед.	1	Цб
62.	<i>U. pumila</i> L.	Ulmaceae	ед.	1	Цб, ВА, ИТ
63.	<i>U. glabra</i> Huds.	Ulmaceae	ед.	1	Цб, Ср

Примечания к таблице: 1 – листопадное дерево; 2 – листопадный кустарник; 3 – полувечнозеленый кустарник; 4 – вечнозеленая лиана; 5 – хвойное дерево; 6 – хвойный кустарник; АС – Атлантическо-Североамериканская флористическая область; ВА – Восточноазиатская; ИТ – Ирано-Туранская; ОСг – Область Скалистых гор; Ср – Средиземноморская; Цб – Циркумбореальная.

Дендрофлора поселка включает 55 видов и 8 форм, относящихся к 43 родам 25 семейств. Наиболее представлены в видовом отношении семейства: Rosaceae и Oleaceae (по 6 видов), Fabaceae и Pinaceae (по 5 видов), Cupressaceae (4 вида). Остальные семейства включают от 1 до 3 видов. Представители семейства Rosaceae – это в основном плодовые деревья, часто единичные, не дающие необходимого эстетического эффекта. Тогда как именно розоцветные являются источником высокодекоративных красивоцветущих деревьев и кустарников, например различные боярышники, кизильники, спиреи, декоративные формы сливы, яблони, рябины. Представители сем. Oleaceae – преимущественно ясени: *Fraxinus excelsior*, *F. lanceolata*, *F. ornus*. Ясени – декоративные, достаточно быстро растущие и долговечные деревья, широко используемые в озеленении городов и поселков. Поэтому вполне целесообразно расширить их видовое и формовое разнообразие в исследуемом регионе. Представители сем. Fabaceae, такие как софоры (*Styphnolobium japonicum*) и акации (*Robinia pseudoacacia*), наиболее многочисленны среди деревьев в пгт Гвардейское. Софоры в возрасте 30–35 лет достигают высоты 14–15 м, находятся в удовлетворительном состоянии. Акации в возрасте 25–30 лет достигают высоты 7–10 м, менее декоративны и в таком возрасте нуждаются в постоянной санитарной обрезке. Как софоры, так и акации – экологически устойчивы, поэтому могут широко применяться в озеленении. Весьма декоративны их садовые формы (*Styphnolobium japonicum* 'Pendula', *Robinia pseudoacacia* 'Bessoniana', *R. p.* 'Decaisneana' и др.), которые здесь отсутствуют, а могут украсить улицы, скверы, парковые зоны. Все представители сем. Pinaceae произрастают в поселке единичными экземплярами: ели (*Picea abies*, *P. pungens*), сосны (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, *P. sylvestris*), кедры (*Cedrus libani*). Поскольку они декоративны на протяжении всего года, долговечны, достаточно устойчивы в данном регионе, выделяют фитонциды, оздоравливая окружающую среду, необходимо высаживать их как можно в большем количестве. Из представителей сем. Cupressaceae массово используется только *Platyclusus orientalis*, а *Cupressus arizonica*, *Juniperus sabina* и *Thuja occidentalis* – единичными экземплярами. Все перечисленные виды декоративны и достаточно устойчивы к низким зимним температурам и сухим условиям лета, их количество следует увеличивать. В настоящее время в озеленении используется все большее число видов и форм можжевельников. Их популярность связана с высокими декоративными качествами, экологической пластичностью, фитонцидными свойствами, наличием большого разнообразия садовых форм, что позволяет ландшафтными архитекторами и озеленителями применять их в качестве солитеров, а также в композициях с другими экологически и физиономически близкими деревьями и кустарниками. Расширение видового разнообразия древесных растений на озеленяемых территориях будет способствовать улучшению качества среды поселка и его эстетического облика.

Формовое разнообразие дендрофлоры поселка очень низкое. Довольно многочисленны (дес.) только *Platyclusus orientalis* 'Globosa', остальные – единичные деревья (*Picea pungens* 'Glausa', *Robinia pseudoacacia* 'Umbraculifera' и другие). Сортимент роз, используемый в поселке, также очень скудный, тогда как в настоящее время предлагаются высокоперспективные сорта, характеризующиеся обильным и продолжительным цветением, зимостойкостью, сравнительно низкой поражаемостью вредителями и болезнями (Городня, 2014). В современной ландшафтной архитектуре садовым формам древесных растений

отводится значительная роль. Здесь их также следует шире использовать для решения поставленных задач зеленого строительства.

Основную массу (74,6 %) видового и формового разнообразия зеленых насаждений пгт Гвардейское составляют листопадные деревья (35 видов и форм, или 55,6 %) и кустарники (12 видов, или 19,0 %). Именно они создают основной фон древесных насаждений поселка. Важную роль в формировании культурного ландшафта, особенно в зимнее время, играют вечнозеленые древесные растения (хвойные и вечнозеленые лиственные). В исследуемых объектах хвойные растения не отличаются особым разнообразием – деревьев 11 (17,5 %) видов и форм, кустарник (*Juniperus sabina*) – 1 (1,6 %). Причем в зеленых насаждениях поселка только *Platycladus orientalis* (масс.) и *P. o. 'Globosa'* (дес.) многочисленны. Остальные хвойные – единичные экземпляры: *Cedrus libani* (3 шт.), *Cupressus arizonica* (1 шт.), *Juniperus sabina* (2 шт.), *Thuja occidentalis* (2 шт.) и другие. Такое незначительное количество хвойных растений не может удовлетворять ни санитарно-гигиеническим, ни эстетическим потребностям современного населенного пункта в Крыму, где возможно использовать достаточно широкий спектр видов и форм как интродуцентов, так и аборигенной флоры. Что же касается вечнозеленых лиственных растений, то в обследуемых объектах только 2 вида вечнозеленых кустарников: самшит (*Buxus sempervirens*) и магония (*Mahonia aquifolium*). Магонии всего несколько экземпляров, а из самшита сформирована живая изгородь у поселкового совета и в лесопарковой зоне. Для изгороди также используется полувечнозеленый кустарник *Ligustrum vulgare*. Вертикальное озеленение практически отсутствует. Вечнозеленая лиана (*Hedera helix*) отмечена в нескольких местах и не создает необходимого декоративного эффекта. Таким образом, увеличение разнообразия жизненных форм древесных растений в зеленых насаждениях, особенно вечнозеленых деревьев и кустарников, значительно повысит эстетическую привлекательность поселка, улучшит его микроклимат.

Ботанико-географический анализ показал следующее: 9 (16,4 %) видов происходят из Средиземноморской флористической области; 8 (14,5 %) видов – из Циркумбореальной, 7 (12,7 %) видов – из Атлантическо-Североамериканской; по 4 (7,3 %) вида – из Восточноазиатской и Ирано-Туранской. Из других флористических областей – по 1–2 вида. Наибольшее число видов (19, или 34,5 %) относятся к циркумбореально-средиземноморской флоре. Это виды: *Fraxinus excelsior*, *Hedera helix*, *Ligustrum vulgare*, *Sambucus nigra*, *Ulmus glabra*, отличающиеся устойчивостью как к низким зимним температурам, так и к летней засухе в данном регионе. Некоторые представители средиземноморской флоры повреждаются морозами в суровые зимы (*Buxus sempervirens*, *Cedrus libani*), циркумбореальные виды страдают от засухи в засушливые годы (*Acer platanoides*, *Laburnum anagyroides*, *Pinus sylvestris*). Североамериканские виды находятся в хорошем состоянии, правда, *Catalpa bignonioides* в сухую и жаркую погоду теряет тургор листьев, что значительно снижает ее декоративные качества. Растения из Восточноазиатской и Ирано-Туранской флористических областей хорошо адаптированы к условиям региона. Только *Albizia julibrissin* подмерзает в суровые зимы, однако быстро восстанавливает крону. Таким образом, эти области могут быть источником интродукционного материала в данный регион. Из средиземноморской флоры можно привлекать лишь наиболее морозостойкие растения. При этом необходимо использовать деревья и кустарники, характеризующиеся оригинальной формой кроны (габитуса), продолжительным и обильным цветением, декоративной листвой и яркой окраской плодов. Это могут быть растения определенных видов родов *Berberis* L. (*Berberis thunbergii* 'Atropurpurea', *B. ottawensis* 'Superba', *B. vulgaris* 'Atropurpurea' и др.), *Crataegus* Tourn ex L. (*Crataegus submollis* Sarg., *C. taurica* Pojark., *C. stevenii* Pojark. и др.), *Cotoneaster* Medik. (*Cotoneaster horizontalis* Decne., *C. dammeri* C. K. Schneid. и др.), *Philadelphus* L. (*Philadelphus coronarius* 'Dianthiflora', *Ph. lemoinei* Albatre и др.), *Hibiscus* L. (*Hibiscus syriacus* L.) и др. При включении их в ландшафтные композиции можно добиться оптимального декоративного эффекта и создания долговечных зеленых насаждений, устойчивых к абиотическим и биотическим факторам.

ВЫВОДЫ

1. Дендрофлора поселка включает 55 видов и 8 форм, относящихся к 43 родам 25 семейств. В видовом отношении наиболее представлены семейства: Rosaceae и Oleaceae (по 6 видов), Fabaceae и Pinaceae (по 5 видов), Cupressaceae (4 вида). Остальные семейства включают от 1 до 3 видов. Основная масса (42,0, или 66,7 %) видов и форм представлены единичными экземплярами, следовательно, не играют существенной роли в эстетическом облике поселка. Массово представлены 6 видов деревьев и кустарников, что составляет лишь 9,5 % от общего числа видов и форм. Таким образом, озеленение отличается низким разнообразием и не удовлетворяет современным требованиям зеленого строительства.

2. Листопадные деревья (35 видов и форм, или 55,6 %) и кустарники (12 видов, или 19,0 %) составляют основную массу (74,6 %) видового и формового разнообразия зеленых насаждений пгт Гвардейское. Хвойные растения не отличаются особым разнообразием: деревьев 11 (17,5 %) видов и 1 (1,6 %) форма. Ботанико-географический анализ показал, что 9 (16,4 %) видов происходит из Средиземноморской флористической области; 8 (14,5 %) – из Циркумбореальной, 7 (12,7 %) – из Атлантическо-Североамериканской; по 4 (7,3 %) – из Восточноазиатской и Ирано-Туранской. Из других флористических областей – 1–2 вида.

3. Для расширения ассортимента декоративных древесных растений необходимо привлекать сорта и формы адаптированных к данным условиям интродуцентов, а также экологически соответствующие аборигенные деревья и кустарники. Следует увеличить долю вечнозеленых растений (хвойных и лиственных) в составе зеленых насаждений как в видовом, так и количественном отношении. Вопросам вертикального озеленения также необходимо уделить внимание, привлечь в озеленение древесные лианы, в том числе красивоцветущие, что значительно улучшит эстетический облик поселка.

4. Основными критериями при подборе ассортимента для озеленения данной территории должны быть степень засухо- и морозоустойчивости декоративных деревьев и кустарников. Предпочтение нужно отдавать тем из них, которые достигают в данном регионе значительного возраста, сохранив при этом определенную живописность. Существующие зеленые насаждения на улицах, в лесопарке и сквере требуют восстановления и реконструкции. Необходимо создавать цветники и рабатки у зданий, поссовета, больницы, библиотеки и школ.

Список литературы

- Агрокліматичний довідник по автономній республіці Крим (1986–2005 рр.) / Довідкове видання [за редакцією в. о. начальника ЦГМ в АРК О. І. Прудка та к. геогр. н. Т. І. Адаменко]. – Т. 1. – Симферополь: ЦГМ в АРК, 2011. – 121 с.
- Анненков А. А. Строительство сельских парков в степном Крыму // Цветоводство. – 1962. – № 11. – С. 1–2.
- Волошин М. П., Кормилицын А. М. Закладка сельских парков и озеленение поселков, совхозов и колхозов. – Симферополь: Крымиздат, 1960. – 98 с.
- Галушко Р. В. Биоморфологические признаки для эколого-эстетической оценки парковых сообществ // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 1999. – Вып. 81. – С. 23–27.
- Городня Е. В. Перспективный сортимент роз для использования в озеленении и селекции в условиях Предгорной зоны Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия: Биология, химия. – 2014. – Т. 27 (66), № 35. – С. 29–37.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 231 с.
- История городов и сел УССР. Крымская область. Гвардейское [предс. редкол. Л. Д. Солодовник]. – Киев: Главная редакция Украинской советской энциклопедии АН УССР, 1974. – С. 459–467.
- Климатический атлас Крыма / Приложение к науч.-практич. дискус.-аналит. сборнику «Вопросы развития Крыма» [автор-составитель И. П. Вель]. – 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». – 2012. – Т. 14. – С. 138–141.
- Методические рекомендации по подбору деревьев и кустарников для озеленения степного и предгорного Крыма / [составил А. Г. Григорьев, ред. Н. К. Секуров]. – Ялта: ГНБС, 1980. – 27 с.
- Плугатарь Ю. В., Клименко Н. И., Клименко О. Е., Клименко Н. Н. Биоэкологическая характеристика паркообразующих кустарниковых пород перспективных для озеленения в степном Крыму // Защитное лесоразведение, мелиорация земель, проблемы агроэкологии и земледелия в Российской Федерации : мат. Междунауч.-практ. конф.,

посв. 85-летию создания Всерос. НИ агросомелиоративного ин-та (г. Волгоград, 19–23 сент. 2016 г.). – Волгоград: ВНИАЛМИ, 2016. – С. 367–371.

Половицкий И. Я., Гусев П. Г. Почвы Крыма и повышение их плодородия: справочное издание. – Симферополь: Таврия, 1987. – 152 с.

Савушкина И. Г., Пашко А. Н. Перспективы интродукции вечнозеленых и полувечнозеленых кустарников в условиях Предгорного Крыма // Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры: мат. Всерос. научно-практич. конфер. с международным участием (г. Симферополь, 25–28 сент. 2017 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017. – С. 153–157.

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

Klimenko N. I., Potapenko I. L., Klimenko N. N., Klimenko O. E. Green plants of the urban-type settlement Gvardeyskoye of the Simferopol district of the Crimea and the prospects of their optimization // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 66–74.

The results of a dendrological inventory of green spaces in the village of Gvardeyskoye in the steppe Crimea are presented. In the composition of the dendroflora, 55 species and 8 forms are identified, belonging to 43 genera of 25 families. Only 15 (23.8 %) species and forms of woody plants are quite numerous. This is mainly used in the landscaping trees: *Aesculus hippocastanum*, *Maclura pomifera*, *Populus italica*, *Robinia pseudoacacia*, *Platyclusus orientalis* 'Globosa', etc., as well as bushes: *Buxus sempervirens*, *Spiraea x vanhouttei*, various varieties of roses. Representatives of the family Fabaceae, such as *Sophora* (*Styphnolobium japonicum*) and acacia (*Robinia pseudoacacia*), are most numerous among trees in the village of Gvardeyskoye. The most representative families are Rosaceae and Oleaceae (6 species each), Fabaceae and Pinaceae (5 species each), Cupressaceae (4 species). It has been established that deciduous trees (35 species and forms, or 55.6%) and shrubs (12 species, or 19.0%) constitute the main mass (74.6 %) of the species and form variety of green plantations of the Gvardeyskoye. Coniferous plants are not distinguished by a special variety – 11 trees (17.5 %) of species and forms, shrub (*Juniperus sabina*) – 1 (1.6 %). Moreover, in the green plantations of the village only *Platyclusus orientalis* is covered by mass distribution and P. o. 'Globosa' are quite numerous. Other conifers are individual specimens: *Cedrus libani* (3 pcs.), *Cupressus arizonica* (1 pc.), *Juniperus sabina* (2 pcs.), *Thuja occidentalis* (2 pcs.). The botanical-geographical analysis showed that 9 (16.4 %) species originate from the Mediterranean floristic region; 8 (14.5 %) – from the Circumboreal, 7 (12.7 %) – from the Atlantic-North American; 4 (7.3 %) of the species – from the East Asian and Iranian-Turanian. It is recognized that the greening of the village is not very diverse and does not meet the modern requirements of green construction. To expand the range of ornamental woody plants, it is necessary to attract varieties and forms adapted to the conditions of the introduced species, as well as environmentally appropriate native trees and shrubs. It is necessary to increase the share of evergreen clusters (coniferous and deciduous) in the composition of green plantations, both in species and in quantity.

Key words: UTS Gvardeyskoye, composition of dendroflora, steppe Crimea.

Поступила в редакцию 14.02.18

УДК 582.971.1:581.522.4:556.1

Некоторые особенности водного режима листопадных и зимнезеленых видов рода *Lonicera* (Caprifoliaceae) при интродукции на Южном берегу Крыма

Браилко В. А.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
valentina.brailko@yandex.ru

Приводится комплексное исследование параметров водного режима некоторых листопадных и зимнезеленых видов рода жимолость (*Lonicera* L.) при подборе устойчивых к засухе растений для развития декоративного садоводства на Южном берегу Крыма. Проанализированы показатели общей оводненности, водоудерживающей и водопоглощающей способности, сосущей силы и водного дефицита в зоне интродукции. Установлено, что на фоне повышения стрессовых факторов летнего периода (атмосферной и почвенной засухи) особенно резко проявились видовые различия в характеристиках водного баланса. Стрессовое влияние гидротермических факторов у неустойчивых видов *Lonicera etrusca* и *L. caprifolium* привело к раннему расцвечиванию листьев, дефолиации и ухудшению декоративности в целом. В результате проведенных исследований предлагается выделить *L. fragrantissima*, *L. henryi* и *L. maackii* как засухоустойчивые растения, имеющие высокий адаптивный потенциал к субаридным условиям ЮБК.

Ключевые слова: *Lonicera*, засухоустойчивость, водный режим, водоудерживающая способность, водный дефицит.

ВВЕДЕНИЕ

Среди огромного количества многолетних декоративных растений кустарники и лианы привлекают особое внимание ландшафтных дизайнеров, селекционеров и дендрологов. При этом большой интерес вызван внедрением в практику массового озеленения новых экзотов, способных перевести на себя акцент в ландшафтных композициях в момент отсутствия массового цветения основных цветочных культур. К таковым, несомненно, можно отнести виды и садовые формы рода *Lonicera* L. (Caprifoliaceae). Благодаря своим биологическим особенностям, высокой декоративности в период цветения и плодоношения (Галушко и др. 2005; Браилко, Кузьмина, 2015, Сорокопудов, Куклина, 2016), высокой побегообразовательной способности (Браилко, 2013) и морозостойкости (Рябова, 1980; Малышева, 2008, Губанова, Браилко, 2013) жимолости можно использовать при озеленении больших открытых пространств, склонов, украшении опорных стен, создании живых изгородей и групповых посадок. Есть информация о включении данных видов в состав фитоценозов Крыма (Ена, 2012, Багрикова, 2014, Корженевский, Браилко, 2015). Климатические характеристики центров происхождения и естественного распространения этих интродуцентов (Юго-Западная Азия и Средиземноморье) имеют частичные (подрод *Caprifolium*) или существенные различия (секция *Isika*) с Южным берегом Крыма (ЮБК). Дефицит осадков, атмосферные засухи и частые суховеи на ЮБК (Климатический атлас Крыма, 2000) в период вегетации листопадных жимолостей могут снизить их декоративные свойства и таким образом ограничить применение представителей рода *Lonicera* в парковых и садовых композициях Южного берега. При стрессе изменения в водном балансе древесных растений определяют их адаптивность и устойчивость к засухе, что обусловило значительное число исследований по данной проблеме в различных регионах (Кушниренко, 1976, 1991; Kramer, 1983; Rizzitelli S. et al., 2000; Chunrong C. et al., 2010).

Цель нашей работы – изучить особенности водного режима ряда листопадных и зимнезеленых видов рода *Lonicera* в связи с реализацией различных типов защитных механизмов в засушливых условиях ЮБК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в арборетуме Никитского ботанического сада и лаборатории биохимии, физиологии и репродуктивной биологии растений. Растения жимолости произрастали в составе парковых композиций, на участках с соответствующим агротехническим уходом. Для определения влияния атмосферной и почвенной засухи на физиологическое состояние представителей рода *Lonicera* пробы листьев отбирали на неполивных участках арборетума. В работу было включено 6 видов рода *Lonicera*: *L. tatarica* L., *L. maackii* (Rupr.) Maxim. (листопадные прямостоячие кустарники секции *Lonicera*), *L. fragrantissima* Lindl. Et Paxt. (зимнезеленый прямостоячий вид секции *Isika*), *L. henryi* Hemsl. (зимнезеленая лиана секции *Nintooa*), *L. caprifolium* L. и *L. etrusca* Santi. (листопадные вьющиеся кустарники секции *Caprifolium*).

В работе использовали как полевую оценку (Фалькова и др., 1989), так и лабораторные методы изучения водного режима (Лищук, 1991). Контроль над состоянием опытных растений проводили регулярно на протяжении вегетационного периода от разворачивания листьев до их осеннего расцветания. Для лабораторных методов анализа водного режима пробы листьев отбирали из средней части побегов равномерно по кроне из 3–5 растений каждого вида в 8:00–8:30 часов два-три раза в месяц в течение вегетации (2012–2014 гг.). О стабильности, степени регуляции процессов водообмена судили по вариабельности параметров: общей оводненности, водного дефицита (D_{real}) по методу М. Д. Кушниренко с соавторами (1976), водоудерживающей и водопоглощающей способностей тканей листа (Лищук, 1991; Полевой, Чиркова, 2001). Сосущая сила листьев определена методом струек (Лищук, 1991). Сублетальный водный дефицит (D_{kr}) определяли в период завершения роста листа по методу Т. В. Фальковой (1989).

Вегетационные периоды в годы исследований отличались по характеру распределения температур и осадков. Наиболее засушливым был июль 2012 года. Средняя температура воздуха за этот месяц составила 26,4 °С, инсоляция – 348 час., в конце первой декады осадки прекратились, установилась очень жаркая сухая с довольно сильными и продолжительными ветрами (порывы 11–17 м/с) погода, максимальная температура днем достигла 37,8 °С. В августе 2013 года средняя температура воздуха составила 25,3 °С, сумма осадков – 20,9 мм; из-за продолжительного отсутствия значительных осадков верхний 30–40 см слой почвы был иссушен, запасы полезной влаги в метровом слое почвы не превышали 8–14 % НВ. В июле 2014 года осадки составили 12 мм, средняя температура воздуха за месяц – 25,0 °С, среднесуточные температуры воздуха колебались в пределах 22–24 °С на фоне повышенных значений относительной влажности воздуха, в конце месяца установилась суховейная с довольно сильными и продолжительными ветрами (11–14 м/с) погода; максимальные температуры – до 32,8 °С. В августе 2014 года зафиксировано соответственно: среднемесячная – 25,7 °С, среднесуточная – 28–31° до 33,8°С, запасы полезной влаги в метровом слое почвы не превысили 10–20 % НВ.

Обработка результатов экспериментов производилась с использованием программы «Microsoft Excel» и программного приложения Statistica 6.0. Для анализа независимых выборок использовали критерий Манна – Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе вегетации у представителей секции *Caprifolium* в полевых условиях отмечены необратимые повреждения листьев: при наступлении гидротермического стресса наблюдали утрату тургора, расцветание, полную или частичную дефолиацию. Их декоративность в этот период значительно снижалась, так как повреждения были зафиксированы у 30–60 %

листьев. Обратимые повреждения – частичная утрата тургора и хлорозы – характерны для *L. tatarica*, *L. maackii* и *L. henryi*, однако при этом доля поврежденных листьев не превышает 10–15 %. Зимнезеленый вид *L. fragrantissima* проявил максимальную степень полевой засухоустойчивости: за весь период наблюдений были отмечены единичные случаи хлорозов в межжилковом пространстве листовых пластин.

Оводненность листьев у изученных представителей рода *Lonicera* в разные периоды вегетации составляла 36,8–83,7 %. Максимальные значения данного показателя (73,6–82,8 %) характерны для вьющихся видов секций *Caprifolium* и *Nintooa* в весенний период. У прямостоячих кустарников секций *Lonicera* и *Isika* в начале вегетационного периода оводненность также находилась на высоком уровне, далее она равномерно снижается (коэффициент подекадной вариации данного признака не превышает 10 %). По мнению П. Дж. Крамера (Kramer, 1983), недостаток влаги на начальных этапах вызывает в растительном организме изменения, повышающие устойчивость на протяжении следующих периодов. Высокие значения оводненности листьев изученных видов в весенне-летнее время могут быть обусловлены большей потребностью их в воде во время цветения. Усредненные значения за каждый месяц периода вегетации 2012–2014 годов представлены в таблице 1.

Таблица 1

Изменения протоплазматической устойчивости к обезвоживанию тканей листовых пластинок некоторых видов рода *Lonicera* (данные 2012–2014 гг.)

Параметры водного режима и сроки определения		Секция <i>Lonicera</i>		Секция <i>Caprifolium</i>		Секция <i>Isika</i>	Секция <i>Nintooa</i>
		<i>L. tatarica</i>	<i>L. maackii</i>	<i>L. caprifolium</i>	<i>L. etrusca</i>	<i>L. fragrantissima</i>	<i>L. henryi</i>
Общее содержание воды, % (M ± SE)	Май	71,6±3,6	66,5±5,6	73,3±3,4	75,3±4,4	70,6±2,9	68,4±6,3
	Июнь	66,8±4,3	61,7±10,1	69,9±5,6	70,9±6,4	72,0±3,0	64,7±4,7
	Июль	63,0±6,4	50,6±5,9	67,3±9,1	68,3±5,3	69,3±3,7	58,2±8,4
	Август	57,7±1,7	53,9±15,0	68,6±10,6	66,4±9,4	68,5±3,9	54,7±7,3
	Сентябрь	59,2±3,7	59,7±0,9	66,7±2,3	71,4±0,9	64,4±3,4	52,2±10,7
	CV, % (подекадный)	9,53	7,08	12,16	16,73	6,56	5,07
	$r \times t_{\text{сред.сут}}^{\circ\text{C}}$	-0,69	-0,76	-0,80	-0,55	-0,43	-0,59
$r \times w, \%$	0,68	0,73	0,86	0,87	0,20	0,14	
Сосущая сила, атм.	Июнь	9,1±0,9	10,1±0,4	13,8±0,3	9,6±0,1	18,3±0,4	13,9±0,14
	Август	8,3±1,0	9,0±2,5	19,5±1,3	9,4±2,1	20,3±0,5	18,6±1,8
$D_{\text{real}} \text{ max}$		28,4	22,4	22,3	30,3	15,9	19,2
D_{kr}	Май – июнь	24–27	20–25	25–30	29–30	14	16–18
	Июль – август	32–37	32–38	27	25	18–20	29–31
Длительность завядания к D_{kr} ($t=20-25^{\circ\text{C}}$ (час)	Май – июнь	4–6	8	10–12	8–10	16–18	22–24
	Июль – август	18–24	22–24	8	6–8	30	28–32

В период засухи (июль – август) содержание воды сильно снижается, особенно у видов секций *Lonicera* и *Caprifolium* (до 36,8–42,5 %). Таким образом, интенсивная водоотдача является причиной значительных повреждений ассимиляционного аппарата, проявляющегося в пожелтении, побурении, усыхании и опадении листьев (рис. 1).



Рис. 1. Внешний вид вегетирующих жимолостей секции *Caprifolium*

А – *Lonicera caprifolium*; Б – *Lonicera etrusca*; 1 – вегетация 2013 года (август с менее выраженным засушливым периодом); 2 – вегетация 2014 года (в условиях атмосферной и почвенной засухи).

После созревания плодов и окончания действия гидротермического стресса у *L. caprifolium* и *L. etrusca* наблюдалось образование новых листьев. Повторное за вегетацию полное облиствление наступало в конце августа – начале сентября. В этот период молодые листья сильно оводнены (66,4–72,8 %). Так как механизмы устойчивости к обезвоживанию принято делить на механизмы избегания стресса и механизмы толерантности (Полевой, Чиркова, 2001), предполагаем, что данная реакция на воздействие стрессового фактора засухи – реализация первого из указанных механизмов.

В сентябре оводненность тканей листьев у изученных жимолостей увеличивалась на 2–5 % по сравнению с летним содержанием (*L. maackii*, *L. etrusca* и *L. tatarica*) или немного снижалась (у *L. fragrantissima*, *L. henryi*). Разница между оводненностью относительно оптимального и экстремального периодов составляет 2–30 % (10 % для *L. henryi*; 10–20 % у *L. fragrantissima*, *L. maackii* и *L. tatarica*; свыше 20 % – у видов *L. etrusca* и *L. caprifolium*). Установлено, что снижение общего содержания воды в листьях вьющихся видов идет более интенсивно в первой половине вегетации, и незначительно – во второй. У прямостоячих видов оводненность снижалась практически линейно, с одинаковой скоростью как в начале вегетации – в оптимальных условиях, так и при усилении засухи, в связи с чем мы предполагаем, что данный процесс более связан со старением листьев, чем с реакцией на гидротермический стресс.

Стабильность водного режима характеризуется коэффициентом варьирования оводненности в зависимости от изменений условий среды (Фалькова, 1989). Флуктуации данного показателя тесно сопряжены с климатическими условиями периода вегетации. Минимален коэффициент вариации у зимнезеленых *L. fragrantissima* и *L. henryi*, максимален – у вьющихся видов секции *Caprifolium*. В ходе исследований установлена тесная корреляция между параметрами общего содержания воды и среднесуточной температурой воздуха у *L. caprifolium* и *L. maackii*; оводненностью и относительной влажностью воздуха – у видов секции *Caprifolium* (табл. 1). Коэффициент корреляции с показателем «запас

продуктивной влаги в метровом слое почвы» в среднем составил 0,43, что является свидетельством более существенного влияния атмосферной засухи на водный режим у изученных жимолостей по сравнению с почвенной.

Поступление воды зависит от ее подвижности в почве и доступности корням. Корни развивают в почве сосущую силу, которая для успешного поступления воды должна превышать осмотическое давление почвенного раствора. В связи с этим определение сосущей силы клеточного сока используют в качестве диагностического показателя потребности растений в поливе (Кушнеренко, 1991). Определения данного показателя были проведены нами в начале июня и середине августа 2013 и 2014 годов. В таблице 1 приводим средние значения в каждый из указанных периодов. Отметим, что экспериментальную работу проводили после 10-ти дневного безосадочного периода в полуденные часы. Равновесные концентрации сахарозы готовили в диапазоне от 5 до 30 % с шагом 0,2 %. Концентрации клеточного сока в весовых процентах сахарозы составили 8,3–20,3 % (табл. 1). В июне сосущая сила имеет максимальные значения у вьющихся видов: *L. henryi*, *L. caprifolium* и прямостоячего кустарника *L. fragrantissima* (13,8–18,3 атм.). Остальные виды развивают сосущую силу в пределах 9,1–10,1 атм. С течением вегетации сосущая сила увеличилась только у *L. caprifolium*. У вьющихся видов (за исключением *L. etrusca*) сохраняется тенденция развивать более высокие показатели сосущей силы по сравнению с прямостоячими жимолостями. Это может быть связано с размером кроны и структурными особенностями вегетативных органов исследуемых растений. Так, побеги формирования вьющихся видов жимолости могут достигать длины 3–5 м (Браилко, 2013). Исходя из этого, для извлечения воды листьями указанных видов применяются более высокие водоотнимающие силы. Учитывая полученные данные, можем заключить, что для сохранения декоративного состояния листопадные прямостоячие жимолости следует поливать при развитии сосущей силы листьев 8–10 атм., жимолости-лианы – при 19–21 атм., зимнезеленые представители – при 10–14 атм.

Важным показателем устойчивости растений к обезвоживанию является водоудерживающая способность тканей листа, которая представляет интегральный показатель адаптивного метаболизма в условиях засухи (Полевой, Чиркова, 2001). Наши наблюдения указывают на различную скорость потери воды листьями как в процессе завядания (временная экспозиция), так и в вегетационной динамике.

Для жимолостей характерна быстрая водоотдача в первые часы завядания. В начале вегетации (июнь) величина водоотдачи от состояния полного насыщения через 2 часа завядания составляла 6–13 %, через 4 часа – до 21 % (*L. tatarica*), а через 8 часов заметны существенные различия между видами: для *L. fragrantissima* – 9 %, для *L. henryi*, *L. maackii* и *L. etrusca* водоотдача составила 14–16 %, листья *L. caprifolium* теряют 19–23 % воды. Минимальная водоудерживающая способность на данном этапе исследований определена для листьев *L. tatarica* – 33 %. После 12-ти часового завядания максимальная водоудерживающая способность характерна для *L. fragrantissima* и *L. maackii* (водоотдача 14–19 %). Через 24 часа листья всех изученных видов (за исключением *L. fragrantissima*) потеряли от 37 до 61 % воды.

В июле отмечена более высокая водоудерживающая способность. Данные изменения, как мы предполагаем, связаны с постепенной адаптацией растений к засухе, благодаря снижению транспирации и накоплению гидрофильных белков и осмотически активных веществ в цитоплазме за счет процессов ассимиляции, увеличению водоудерживающих сил коллоидов цитоплазмы. Исключения составляют Средиземноморские интродуценты секции *Caprifolium*: их водоотдача увеличилась на 2–4 % в первые два часа завядания и на 3–9 % спустя 4 часа. Основная часть видов в первые часы завядания утратила 2–8 % воды, за 4 часа водоотдача мало отличается от 2-х часовой. Как и в июне, различия более выражены через 8 часов эксперимента и в этот период вегетации составляют от 6 % (*L. henryi*) до 28 % (*L. caprifolium*). При указанной временной экспозиции также отмечено снижение водоудерживающей способности тканей листьев *L. caprifolium* на 4–9 % по сравнению с

началом вегетации. У остальных видов уровень водоудерживающей способности листьев повысился на 5–14 %.

В августе на начальных этапах завядания (2–4 часа) скорость водоотдачи увеличивается у всех листопадных видов на 6–10 %, что, вероятно, связано со снижением гидрофильности коллоидов протоплазмы клеток. Сохранение водоудерживающей способности на высоком уровне, как в середине вегетации, наблюдалось у видов секций *Nintooa* и *Isika*.

По мнению В. В. Полевого и Т. В. Чирковой (2001), объективную информацию при сравнении растений с близкой водоудерживающей способностью дает показатель «водопоглощающая способность», который характеризует восстановление растительных тканей после перенесения ими обезвоживания. Экспериментальную работу по определению указанного параметра проводили в середине вегетации (июль) при засушливых условиях. Полное восстановление тургисцентного состояния наблюдалось при насыщении проб водой после 2-х и 4-часовой водоотдачи (95–99 % вне зависимости от видовой принадлежности). Динамика водопоглощения после 8 и 24 часов завядания представлена на рисунке 2, она имела следующие различия: полное восстановление тургора после длительного (24 часа) завядания характерно только для *L. fragrantissima*, водопоглощающая способность на уровне 81–94 % после 8 часов водоотдачи и 56–72 % при 24-часовом завядании характерна для *L. henryi*, *L. maackii* и *L. caprifolium*. Хуже всего восстанавливают тургор листья *L. etrusca* и *L. tatarica*: до 68–74 % и 42–51 % при указанных временных экспозициях завядания.

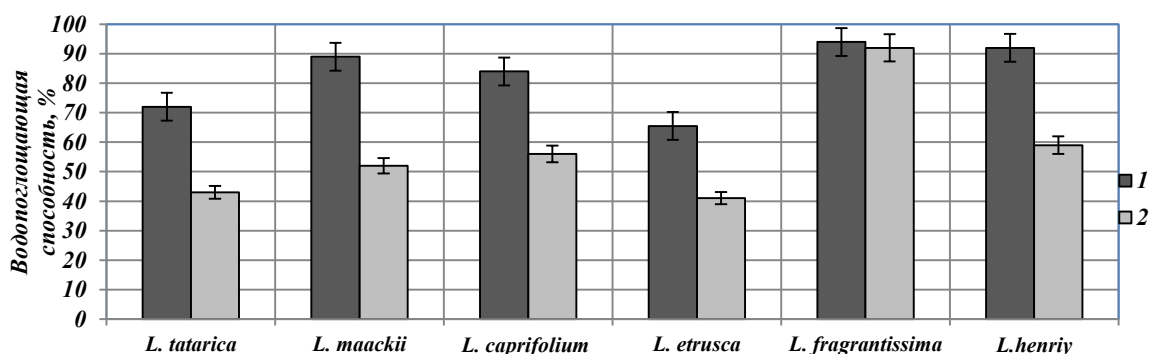


Рис. 2. Водопоглощающая способность листьев жимолости после 8-ми часового (1) и 24-ти часового (2) завядания

По материалам исследования установлена прямая зависимость между водоудерживающей способностью и способностью листьев восстанавливать тургор после завядания, при этом *L. henryi*, *L. fragrantissima* и *L. maackii* отличаются высокой водоудерживающей способностью. У видов с низкой водоудерживающей способностью (*L. tatarica*, *L. etrusca* и *L. caprifolium*) при быстрой водоотдаче изменение метаболических процессов происходит медленно, что снижает уровень защитно-приспособительных реакций. При этом происходят повреждения в клетках, что и обуславливает низкую способность листьев восстанавливать тургор после завядания. Так как виды *L. fragrantissima* и *L. henryi* имеют максимальное содержание воды в тканях листьев после регидратации, эти виды способны лучше переносить засуху.

В процессе транспирации в результате потери воды в клетках растений возникает водный дефицит (D_{real}), существенно увеличивающийся в период засухи. Полученные нами результаты демонстрируют способность жимолостей развивать водный дефицит от 8 до 30 %. Преобладание теплой, жаркой с умеренными осадками погоды в начале вегетационного периода способствовало развитию водного дефицита на уровне 9–15 %, (максимален у *L. etrusca* – 22 %). В течение вегетации мы наблюдали увеличение данного показателя. По средним данным трех лет исследований максимумы водного дефицита отмечены для *L. caprifolium* – в июле (14–17 %), *L. fragrantissima* – в августе (14 %);

L. tatarica, *L. maackii* и *L. henryi* характеризуются постепенным возрастанием водного дефицита на протяжении всего периода вегетации с максимумом в августе и сентябре (14–22 %) (табл. 1). Наиболее высокий водный дефицит отмечен у листьев *L. etrusca* в июле (30,3 ± 2,5 %).

Анализе экспериментальных данных позволил определить связь водного дефицита с климатическими условиями Южного берега Крыма, зависимость данного критерия от метеорологических показателей описывается коэффициентами корреляции. Статистически значимыми при этом являются взаимосвязи средней температуры воздуха и водного дефицита листьев *L. etrusca* (0,58), относительной влажности воздуха – *L. tatarica*, *L. etrusca* (–0,54 и –0,62 соответственно). Корреляция данного физиологического критерия с запасом влаги в метровом слое незначительна: от –0,03 до –0,34 (более всего у *L. etrusca*, *L. tatarica* и *L. henryi*).

Чтобы выяснить, препятствует ли D_{real} нормальной жизнедеятельности, определяли величину сублетального (критического) водного дефицита (Фалькова и др., 1989). За величину D_{kr} принимали значение, при котором некроз тканей не превышал 5 %. Данные определений в начале вегетации и в засушливый период представлены в таблице 1. В оптимальных условиях водный дефицит достигал сублетального значения за 4–6 часов у *L. tatarica*, 8–10 – у *L. maackii*, *L. etrusca*, 10–12 часов – у *L. caprifolium*, 16–18 часов – у *L. henryi*; максимальное время водоотдачи до критического уровня у *L. fragrantissima* – 22–24 часа. При экстремальных условиях значения водного дефицита и временных экспозиций значительно увеличиваются у всех видов, за исключением *L. caprifolium* и *L. etrusca*. Листовые пластины повреждаются при водоотдаче уровня 20–38 % за 18–32 часа.

Проанализировав водный дефицит в каждую декаду исследований и сопоставив со значениями сублетального водного дефицита, можем отметить, что в условиях ЮБК достижение критического уровня водного дефицита в начале вегетации возможно у видов *L. caprifolium* и *L. etrusca*. В летнее время при напряжении гидрометеофакторов водный дефицит достигает сублетального значения у *L. etrusca* (и даже превышает его) и *L. tatarica*.

По соотношению средних значений D_{kr}/D_{real} Т. В. Фалькова (1989) предложила судить о принадлежности кустарниковых интродуцентов к определенным биоэкологической группам. Для *L. fragrantissima* D_{kr}/D_{real} составило 1,82 и 1,63 соответственно, что позволяет их отнести к группе галоксерофитов. Остальные изученные виды относятся к ксеромезофитам, так как $D_{kr}/D_{real} \leq 1,60$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изучив в вегетационной динамике оводненность листьев листопадных и зимнезеленых видов рода *Lonicera*, их сосущую силу, водоудерживающую и водопоглощающую способность, реальные и критические значения водного дефицита, можно оценить *L. fragrantissima*, *L. henryi* и *L. maackii* как засухоустойчивые растения, имеющие высокий адаптивный потенциал к субаридным условиям ЮБК. Их защитно-приспособительные реакции носят комплексный характер. Благодаря меньшей степени варьирования оводненности тканей, меньшим значениям водного дефицита, высокой водоудерживающей способности тканей листа и сосущей силе данные виды можно отнести к растениям с изогидратной стратегией регуляции водного режима.

Минимальная степень засухоустойчивости листового аппарата характерна для *L. caprifolium* и *L. etrusca*: при воздействии стресс-факторов летнего периода в клетках тканей листа данных видов происходят необратимые нарушения физиолого-биохимических процессов, что приводит к ранней дефолиации. Указанная особенность может также рассматриваться как адаптивная стратегия средиземноморских видов к гидротермическому стрессу на организменном уровне. При максимальном уровне содержания воды у них отмечена высокая вариабельность всех показателей водного режима, низкая водоудерживающую способность тканей. Реальный водный дефицит каждый сезон вегетации близок к критическому уровню или превышает его.

Список литературы

- Багрикова Н. А. Интродукция древесных и кустарниковых растений в Никитском ботаническом саду и их натурализация на территории Крымского полуострова (Электронный журнал) // Живые и биокосные системы. – 2014. – № 7. – URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-7/article-9>.
- Браилко В. А. Особенности роста побегов рода *Lonicera* L. в условия интродукции на Южном берегу Крыма (ЮБК) // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2013. – Т. 26, № 2. – С. 10–17.
- Браилко В. А., Кузьмина Т. Н. Декоративные жимолости на Южном берегу Крыма: особенности внутривидового развития и цветения // Ученые записки Казанского университета. Серия «Естественные науки». – 2015. – Т. 157, № 3. – С. 47–57.
- Галушко Р. В., Кузнецова В. М., Ежов М. В. Древесные растения с красивыми плодами и листьями в декоративном садоводстве. – К.: Аграрная наука, 2005. – 18 с.
- Губанова Т. Б., Браилко В. А. Сравнительная характеристика устойчивости некоторых интродуцентов в коллекции Никитского ботанического сада (НБС-ННЦ) к погодным условиям зимы 2011–2012 года // Черноморский ботанический журнал. – 2013. – № 9. – С. 300–308.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Ореанда, 2012. – С. 93–94.
- Климатический атлас Крыма. Приложение к научно-практическому дискуссионно-аналитическому сборнику «Вопросы развития Крыма» / [ред. И. В. Ведь]. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. – 120 с.
- Корженевский В. В., Браилко В. А. Фитоиндикация экологического режима в местообитаниях некоторых видов рода *Lonicera* L. (Caprifoliaceae) на Южном берегу Крыма // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2015. – № 4. – С. 179–182.
- Кушниренко М. Д., Печерская С. Н. Физиология водообмена и засухоустойчивости растений. – Кишнев: Штиинца, 1991. – 304 с.
- Кушниренко М. Д., Гончарова Э. А., Курчатова Г. П., Крюкова Е. В. Методы сравнительного определения засухоустойчивости плодовых деревьев / В сб.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Л., 1976. – С. 87–101.
- Лищук А. И. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур: Методические рекомендации. – М.: ВАСХНИЛ. – 1991. – 67 с.
- Мальшева С. К. Оценка зимостойкости видов рода *Lonicera* L., интродуцированных в дендрарии горнотаежной станции ДВО РАН // Материалы Всероссийской конференции: Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Часть 6. Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. – Петрозаводск, 2008. – С. 268–270.
- Практикум по росту и устойчивости растений / [ред. В. В. Полевой, Т. В. Чиркова]. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2001. – С. 125–128.
- Рябова Н. В. Жимолость. Итоги интродукции в Москве. – М.: Наука, 1980. – 160 с.
- Сорокопудов В. Н., Куклина А. Г. Хозяйственно-биологическая характеристика декоративных сортов и форм жимолости (*Lonicera* L.) в России // Экосистемы. – 2016. – Вып. 6. – С. 100–106.
- Фалькова Т. В., Ильницкий О. А., Старовойтенко Т. А. Физиологические механизмы устойчивости высших растений к субаридным условиям Южного берега Крыма // Физиологические аспекты адаптации декоративных и плодовых растений. Сборник научных трудов. – Т. 108. – Ялта. – 1989. – С. 59–67.
- Chunrong C., Li Hua M., Liqiang M. Responses of moisture parameters of six landscape shrub species in northern China to drought stress // Journal of Northeast Forestry University. – 2010. – Vol. 38, N 2. – P. 6–8.
- Kramer P. J. Water Relations of Plants. Academic Press. – Orlando, New York, 1983 – 489 p.
- Rizzitelli S., Vernieri P., Malorgio F., Serra G. and Tognoni F. Effect of pinolene, paclobutrazol and water stress on ornamental shrubs // Colture Protette. – 2000. – Vol. 29, N 10. – P. 81–89.

Brailko V.A. Some spetures of the water regime of deciduous and winter green *Lonicera* L. (Caprifoliaceae) species concerning their drought-resistance under introduction on Southern coast of Crimea // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 75–82.

The results of water regime parameters complex studies in some deciduous and winter-green honeysuckle (*Lonicera* L.) species in order to select drought resistant plants for the development of decorative gardening on the Southern coast of the Crimea are presented. Indexes of the total water content, water retention and water absorption capacity, sucking force and water deficit in plants under the introduction zone conditions have been analyzed. It has been found that during the summer period under the increase of the stress factors pressure (atmospheric and soil drought), specific differences in the characteristics of the water balance were particularly clear. The stress effect of hydrothermal factors in the low resistant species *Lonicera etrusca* and *L. caprifolium* resulted in early leaf coloring, defoliation, and general deterioration of plants' decorativeness. As a result of the studies, *L. fragrantissima*, *L. henryi* and *L. maackii* are proposed to be identified as drought-resistant plants with high adaptive potential for the subarid conditions of the Southern coast of Crimea.

Key words: *Lonicera*, drought resistance, water regime, water retention capacity, water deficit.

Поступила в редакцию 23.02.18

УДК 582.998.1:581.5

Биоморфологические особенности побегов представителей рода *Zinnia* в условиях Предгорного Крыма

Тукач С. И., Клименко З. К.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
karpenko-sv@mail.ru

Изучены особенности морфологической структуры вегетативной и генеративной сферы 3 видов 10 сортов и 4 сортоформы рода *Zinnia* L. коллекции Ботанического сада имени Н. В. Багрова Таврической академии Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского при интродукции в климатические условия Предгорного Крыма. Биоморфологические особенности побегов растений циннии описывали, опираясь на методические рекомендации И. Г. Серебрякова (1964), а также по их биометрическим параметрам. В результате сравнительного анализа морфометрических признаков габитуса этих травянистых растений установлены различия в структуре побеговой системы представителей двух садовых групп исполинских и низкорослых цинний, выраженные как в высоте растений, так и в числе боковых побегов ветвления, которых у исполинских (высота – 60–70 см, 25–30 боковых побегов) в полтора раза больше, чем у низкорослых (высота – 30–40 см, 38–43 побегов ветвления). Основной вклад в структуру габитуса растений рода *Zinnia* L. вносят вегетативные побеги третьего порядка, а в обилие цветения – генеративные побеги еще и четвертого порядка. Семенная продуктивность варьирует по видам, сортам и сортоформам и показывает успешность интродукции представителей рода *Zinnia* L. как при безрассадном (*Zinnia violacea* Cav. – 9,2 г семян с растения), так и при рассадном (*Zinnia haageana* Regel – 4,4 г семян с растения) способах выращивания.

Ключевые слова: род *Zinnia* L., *Zinnia peruviana* (L.) L., *Zinnia haageana* Regel, *Zinnia violacea* Cav., биоморфа, биоморфологические особенности, Предгорный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшей задачей интродукционного исследования является изучение биоморфологических признаков как в структурном, так и в адаптивном аспектах (Байкова, 2013). Структурная компонента обеспечивает наследственно закрепленные особенности роста и определяет архитектурную модель побегообразования, а экологическая – отражает особенности адаптации к среде обитания.

Род *Zinnia* L. семейства Asteraceae, в соответствии с современной системой классификации (The Plant List <http://www.theplantlist.org>), включает 22 вида и 2 подвида, относящихся к трем жизненным формам травянистых (однолетних и многолетних), а также кустарничковых и полукустарничковых растений. Географическое происхождение – Карибская область, Центральноамериканская провинция Неотропического флористического царства (родина – Мексика). Два наиболее популярных вида – *Zinnia violacea* Cav. и *Zinnia haageana* Regel – введены в культуру со времен ацтеков, в настоящее время более 1000 выведенных сортов культивируются по всему миру (Тахтаджян, 1978).

Почвенно-климатические условия района интродукции в существенной степени могут влиять не только на возможность адаптации видов в новых условиях произрастания, но и в определенной мере менять внешнее строение растений, выявляя тем самым норму реакции по какому-либо параметру.

Группа цветочно-декоративных однолетних растений, к которым относятся и представители рода *Zinnia*, как раз обладает большим разнообразием по декоративным качествам, биологическим особенностям и требованиям к условиям произрастания (Левко, 2001).

Климат Предгорного Крыма, умеренно-континентальный антициклоновый, засушливый, с мягкой зимой и теплым (иногда знойным) летом, является переходным от степного континентального к средиземноморскому климату Южного бережья. Он

характеризуется гидротермическим коэффициентом увлажнения, равным 0,89. Атмосферные осадки в среднем за год составляют от 480 до 490 мм, а в период вегетации – 250–270 мм (Антюфеев, Рябов, 2002), при том, что испаряемость в среднем за год достигает 840 мм, а в период активной вегетации растений – 645 мм.

Среди декоративных признаков однолетних цветочных культур, в частности цинний, выделяют габитус, характеризующийся морфометрическими параметрами (высота, диаметр) надземных вегетативных органов растения и числом побегов ветвления; соцветие, характеризующееся морфометрическими показателями (диаметр и высота), морфологической структурой, степенью махровости (соотношение язычковых и трубчатых цветков), окраской язычковых цветков и ее представленностью в популяции (Былов, 1971), в то время как к важнейшим хозяйственно-биологическим признакам оценки однолетних цветочных культур относят морфологическую структуру генеративных побегов, определяющуюся их морфометрическими параметрами (диаметр и высота) и общим числом на растении, и семенную продуктивность.

Цель работы – выявить особенности морфологической структуры вегетативной и генеративной сферы видов, сортов и сортоформы рода *Zinnia* при интродукции в климатические условия Предгорной зоны Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования послужило три вида (*Zinnia peruviana* (L.) L., *Z. haageana*, *Z. violacea*), 10 сортов и 4 сортоформы рода *Zinnia* коллекции Ботанического сада им. Н. В. Багрова Таврической академии ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского». Образцы были разделены на две садовые группы по высоте растений на исполинские (от 70 до 90 см) и низкорослые (от 30 до 40 см) циннии (Тулинцев, 1977). При описании жизненной формы и биоморфологических особенностей строения вегетативных органов цинний использовали методические рекомендации И. Г. Серебрякова (1964).

Биоморфологические признаки представителей рода *Zinnia* оценивали по морфометрическим параметрам побегов и соцветий (высота и диаметр), листовых пластин (ширина и длина), а также их числу на растении за вегетационный период.

Семенная продуктивность (СП), как один из важнейших показателей плодообразования растений, характеризуется числом соцветий, цветков в соцветии и семязачатков в завязи (Злобин, 2000). Материалом для оценки служили соцветия с семенами, собранными в период массового цветения с 10 особей, с пересчетом на одну особь (Методические указания по семеноведению интродуцентов, 1980).

Математическую обработку данных проводили с использованием программы Microsoft Office Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биоморфы выделяются исходя из адаптивных особенностей организмов. В пределах природного ареала рода *Zinnia* встречаются виды, представленные однолетними, многолетними полукустарничками или кустарничками. Циннии в условиях культивирования в Предгорной зоне Крыма являются однолетними травянистыми цветочными растениями и, в соответствии с эколого-биологической классификацией жизненных форм И. Г. Серебрякова (1964), основанной на морфологических признаках структуры и длительности жизни скелетных надземных осей растений, относятся к монокарпическим травам. В соответствии с аналогичной классификацией К. Раункиера (Raunkiaer) (Хохряков, 1981) по критерию положения почек возобновления относительно уровня почвы они относятся к терофитам (Theraphytes). Однако это не единственная классификация жизненных форм растений. Позже растения были разделены по способу распространения и удержания площади обитания. В соответствии с ней представители рода *Zinnia* относятся к

вагативным однолетним видам, которые не удерживают площадь, прорастают из семян каждый год на новом месте и являются по сути «кочующими» (Зозулин, 1961).

Жизненная форма как результат взаимодействия растения с внешней средой выражается в тех или иных особенностях габитуса.

Вегетативная сфера у растений рода *Zinnia* представлена надземной частью: побегом, включающим стебель с листьями и почками, а также подземной частью – корнями. Главный корень вертикальный, конусовидный и в комплексе с отходящими от него боковыми корнями формирует мощную стержневую корневую систему. Побег – травянистый, ортотропный (прямостоячий), удлинённый, ветвистый, моноциклический.

Архитектоника растений циннии состоит из главного побега первого порядка, который представляет собой стебель с супротивно расположенными листьями, и боковых побегов ветвления второго, третьего и четвертого порядков, формирующихся из пазушных одиночных почек в узлах нижерасположенного побега (рис. 1).



Рис. 1. Фрагмент ветвления центрального побега *Zinnia violacea*

Моноподиальное ветвление, характеризующееся супротивным расположением боковых побегов, в пределах рода *Zinnia* возникло в результате соматической эволюции от кустарниковых деревянистых форм. Это положение базируется на определении критериев травянистости и деревянистости, суть которого состоит в том, что чем ближе к уровню почвы возникают побеги из спящих почек на материнском растении, тем более травянистым считается растение. При этом направленность эволюционного процесса от деревянистых форм к травянистым является следствием интенсификации смен побегов формирования при изменяющихся условиях среды, в частности в природных зонах с четко выраженной сезонностью климата, как в Предгорном Крыму.

Понятие габитуса как декоративного признака в морфологическом выражении, помимо биометрических параметров стеблей, включает также структуру ветвления, характеризующуюся числом пазушных побегов разного порядка, которые могут быть вегетативными, генеративными и вегетативно-генеративными.

Габитус растений циннии определяется, в первую очередь, совокупностью генеративных побегов. В их структуре можно выделить облиственный стебель и цветонос, расширяющийся под соцветием. Боковые побеги преимущественно образуются в срединной части растения, при этом от листового узла отходит один-два пазушных побега. Чаще всего, из двух супротивных побегов ветвления приоритет развития получает генеративно-вегетативный, который представляет собой стебель с соцветием и боковыми побегами последующих порядков, а второй остается вегетативным. Рост стебля сопровождается ветвлением за счет развития боковых почек, а форма и размеры листовых пластин, листорасположение и длина междоузлий определяют формирование листовой мозаики, в результате чего увеличивается ассимилирующая поверхность растений.

Облиственность растения как структурный элемент габитуса, форма и морфометрические параметры листовых пластин являются немаловажными декоративными признаками. Форма листовой пластинки как наследственный признак отражает связь с

условиями обитания и в совокупности с анатомическими и физиологическими особенностями обеспечивает адаптивную реакцию на атмосферную засуху (Kazemi, 1978).

У изученных представителей рода *Zinnia* листья по форме пластинки – ланцетные (*Z. haageana*) или яйцевидные (*Z. violacea*), по краю – цельнокрайние. Жилкование – петлевидное (брохидродромное). Листорасположение супротивное, при этом листья двух соседних пар располагаются в разных плоскостях, не затеняя друг друга. На главном побеге, помимо семядольных, формируется в среднем 5–6 пар, а на боковых побегах ветвления – 4–5 пар настоящих листьев. Встречается также мутовчатое листорасположение в качестве исключения у сортовых цинний. На растении циннии можно выделить два типа листьев: срединные (ассимилирующие, с наиболее развитыми листовыми пластинками, расположены парно) и верховые (ложные кроющие, представлены одним листом из пары).

Проведенный нами морфологический анализ показал, что размеры листовых пластинок и длина междоузлий увеличиваются от базальной к апикальной части побега. Например, длина листа у вида *Z. violacea*, которая колеблется в среднем от 2,5 см у первой до 7,5 см у последней пары настоящих листьев, в два раза больше ширины, составляющей от 1,5 до 3,5 см соответственно, а длина междоузлий составляет между семядолями и первой парой настоящих листьев (эпикотиль) 4 см, первой и второй – 5 см, второй и третьей – 10 см, третьей и четвертой – 6 см, четвертой и пятой – 9 см. Ложный прицветный лист, расположенный под соцветием, всегда значительно меньше остальных пар листьев и составляет в среднем 6,0 см в длину и 2,0 см в ширину.

Признак «габитус растения» наиболее полно характеризует критерий «число боковых побегов», который определяет архитектуру надземной вегетативной сферы (табл. 1).

Таблица 1

Фенотипическая изменчивость морфологических признаков видов, сортов и сортотипов рода *Zinnia* в условиях Предгорной зоны Крыма

Вид, сорт или сортотип	Габитус растения, см		Число побегов на растении, шт.	
	высота	диаметр	боковых	генеративных
<i>Zinnia haageana</i> Regel	27,0±0,1	18,0±0,2	36,0±0,1	12,0±0,2
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	97,3±1,2	36,0±0,1	41,0±0,2	23,4±0,6
<i>Zinnia violacea</i> Cav.	55,6±0,2	46,0±0,2	40,0±0,3	17,7±0,3
Садовая группа – исполинские циннии				
‘Георгиновидная’	93,0±1,4	33,3±0,1	31,0±0,2	4,3±0,1
‘Хризантемовидная’	72,4±1,0	21,0±0,3	24,0±0,1	7,8±0,2
‘Радужная’	41,6±1,0	19,0±0,2	11,0±0,2	3,0±0,2
‘Император’	56,7±0,4	28,5±0,1	12,0±0,2	5,6±0,3
‘Мечта’	52,8±0,1	18,6±0,4	11,0±0,4	7,8±0,1
‘Ореол’	51,3±0,4	18,7±0,2	10,0±0,3	7,8±0,3
‘Golden Down’	52,0±0,2	18,7±0,3	12,0±0,4	4,7±0,2
‘Lavandel’	40,6±0,4	18,3±0,2	14,0±0,1	1,6±0,2
‘Orange King’	58,0±0,2	26,7±0,2	21,0±0,6	4,6±0,1
‘Polar Bear’	71,5±0,3	29,4±0,4	23,0±0,2	6,1±0,2
‘Purple Prince’	52,4±0,2	23,0±0,3	19,0±0,3	3,5±0,3
‘Scarlet Flame’	62,4±0,1	24,6±0,1	15,0±0,2	4,6±0,2
Садовая группа – низкорослые циннии				
‘Лилипут’	35,3±0,1	25,7±0,2	42,0±0,1	16,8±0,2
‘Солнечные зайчики’	40,0±0,2	23,6±0,3	38,0±0,1	12,8±0,1

В результате морфологического изучения габитуса видов рода *Zinnia* в климатических условиях Предгорной зоны Крыма установлено, что они представляют собой компактные ветвистые растения высотой от 30 (*Z. haageana*) до 100 см (*Z. peruviana*). Число побегов на растении – как боковых, так и генеративных – варьирует по видам и составляет в среднем у

Z. haageana – 36 и 12 шт., *Z. violacea* – 40 и 18 шт., *Z. peruviana* – 41 и 23 шт. соответственно. При этом важно отметить, что на высоких, разветвленных побегах *Z. peruviana* и *Z. violacea* формируется в два раза меньше, а у низкорослого вида *Z. haageana* – в три раза меньше генеративных, чем вегетативных побегов ветвления. Данный факт обусловлен генетически детерминированным соотношением генеративной и вегетативной сферы, способной обеспечивать достаточный минимум пластических веществ, в результате чего происходит закладка такого числа генеративных побегов, на которых сформируются полноценные семена за вегетационный период.

Морфологический анализ габитуса сортов и сортотипов вида *Z. violacea* в климатических условиях Предгорной зоны Крыма выявил различия, характерные для двух садовых групп цинний (табл. 2).

Таблица 2

Морфоструктура растений садовых групп исполинских и низкорослых цинний в условиях Предгорного Крыма

Сортообразцы	Число боковых побегов на растении, шт.		
	второго порядка $\frac{M \pm m}{Cv, \%}$	третьего порядка $\frac{M \pm m}{Cv, \%}$	четвертого порядка $\frac{M \pm m}{Cv, \%}$
Садовая группа – исполинские циннии			
‘Георгиновидная’	$\frac{7 \pm 0,4}{23,0}$	$\frac{14 \pm 0,1}{21,0}$	$\frac{10 \pm 0,1}{19,0}$
‘Хризантемовидная’	$\frac{8 \pm 0,3}{22,0}$	$\frac{10 \pm 0,2}{23,0}$	$\frac{6 \pm 0,1}{28,0}$
‘Polar Bear’	$\frac{6 \pm 0,1}{18,0}$	$\frac{11 \pm 0,3}{26,0}$	$\frac{7 \pm 0,4}{32,0}$
‘Purple Prince’	$\frac{10 \pm 0,6}{16,0}$	$\frac{13 \pm 0,4}{21,0}$	$\frac{6 \pm 0,2}{18,0}$
Садовая группа – низкорослые циннии			
‘Лилипут’	$\frac{7 \pm 0,6}{28,0}$	$\frac{17 \pm 0,5}{31,0}$	$\frac{19 \pm 0,2}{27,0}$
‘Солнечные зайчики’	$\frac{7 \pm 0,8}{21,0}$	$\frac{15 \pm 0,4}{23,0}$	$\frac{17 \pm 0,3}{32,0}$

Генеративные растения из садовой группы исполинских цинний (*Z. elegans* var. *grandiflora robusta plenissima*) в наших исследованиях достигали высоты от 40,6 (сорт ‘Lavandel’) до 93,0 см (сортотип ‘Георгиновидная’), которая определялась высотой главного (центрального, первого порядка) побега. Морфологическая структура растений, кроме главного включала побеги бокового ветвления второго-четвертого порядков. Основной вклад в структуру побеговой системы исполинских цинний вносили побеги третьего порядка (табл. 2), число которых в среднем по сортам варьировало от 10 до 17 шт. и в полтора раза превосходило число побегов и второго (от 7 до 10 шт.), и четвертого (от 6 до 19 шт.) порядков. Общее число побегов на растении складывалось из числа вегетативных или вегетативно-генеративных побегов на стадии бутона, а число генеративных побегов с соцветием составляло менее 40 % на растении у всех сортообразцов, кроме сорта ‘Император’ (72 %) и сортотипа ‘Радужная’ (50 %).

Наиболее рослые и ветвистые растения в пределах данной садовой группы формируются у сортотипа ‘Георгиновидная’, у которого при общей высоте около 100 см структура побеговой системы включала в среднем 7 побегов первого порядка длиной 47,8 см, 14 побегов второго порядка длиной 33,0 см и 10 побегов третьего порядка длиной 13,0 см. Также достаточно рослые растения высотой около 70 см и с более чем 20 побегами ветвления встречаются у сортотипа ‘Хризантемовидная’ и сорта ‘Polar Bear’. Остальные

культivarы достигают в высоту от 50 до 60 см при диаметре от 20 до 25 см, с числом боковых побегов от 10 до 15 шт., что характеризует их как среднемошнные растения.

Отличительной особенностью сорта ‘Polar Bear’ является то, что у него побеги третьего порядка в условиях Предгорного Крыма не успевают развиваться до заморозков и остаются на стадии формирования вегетативного побега с 2–4 парами листьев.

Из полученных данных следует, что представители садовой группы исполинских цинний характеризуются рослыми растениями, но небольшим общим числом боковых и генеративных побегов с небольшим числом крупных соцветий (диаметр – 6–10 см).

В результате сравнительного анализа морфометрических признаков габитуса цинний при культивировании в различных климатических зонах были выявлены различия по показателю высоты растений. Так, в условиях Московской области сорта ‘Император’, ‘Orange King’ и ‘Scarlet Flame’ из садовой группы исполинских цинний обладали высотой 80–90 см (Левко, 2001) в отличие от наших исследований, где они были на 20–30 см ниже и достигали не более 60 см в высоту. Аналогичную закономерность прослеживали и для вида *Z. violacea*, высота растений которого в условиях ЦЧР (г. Белгород) составляла 64–69 см (Коцарева, Полежаева, 2012), что на 10 см выше, чем в Предгорном Крыму. Данные различия проявляются вследствие ограничивающего воздействия повышенной сухости воздуха в летний период и выявляют норму реакции по признаку «высота растений» *Zinnia* на воздействие неблагоприятного абиотического температурного фактора в климатических условиях Предгорной зоны Крыма.

В садовой группе низкорослых цинний (*Z. elegans* var. *flore pleno pumila*) представлены растения высотой от 35 (сортотип ‘Лилипут’) до 40 см (сорт ‘Солнечные Зайчики’), которая определяется длиной не центрального, как у исполинских цинний, а побегов ветвления. На главном побеге у сорта ‘Солнечные Зайчики’ и сорто типа ‘Лилипут’ образуется в среднем 6 и 7 побегов второго, на них – 15 и 17 побегов третьего, на которых, в свою очередь, формируется 17 и 19 побегов четвертого порядка. Вклад в структуру побеговой системы и в общее число побегов на растении низкорослых циннии вносят в равной степени побеги как второго, так и третьего порядков. При этом у них из общего числа побегов вегетативных в два-три раза больше, чем генеративных.

Вышеприведенные сведения характеризуют представителей садовой группы низкорослых цинний как растения небольшой высоты, но с большим общим числом боковых и цветоносных побегов, а также множеством мелких соцветий (диаметр – около 6 см) на растении за вегетационный период (рис. 2).



a – низкорослые циннии



b – исполинские циннии

Рис. 2. Габитус растений садовых групп низкорослых и исполинских цинний (*Zinnia violacea* Cav.)

В ходе исследования нами установлена семенная продуктивность (СП) как основной показатель успешности интродукции однолетних цветочных растений рода *Zinnia* (табл. 3).

Таблица 3
Семенная продуктивность представителей рода *Zinnia* в климатических условиях Предгорной зоны Крыма

Вид, сорт или сортотип	Семенная продуктивность, г			
	РС		БС	
	М±m	Cv,%	М±m	Cv,%
<i>Zinnia haageana</i> Regel	4,40±0,3	1,2	2,30±0,8	6,3
<i>Zinnia peruviana</i> (L.)L.	1,30±0,5	7,0	1,90±0,1	1,0
<i>Zinnia violacea</i> Cav.	1,80±0,5	5,0	9,20±0,2	1,0
Садовая группа – исполинские циннии				
‘Георгиновидная’	1,20±0,4	6,0	7,90±0,2	1,0
‘Радужная’	1,20±0,5	7,9	1,50±0,1	1,1
‘Polar Bear’	3,90±0,2	1,0	2,50±0,2	1,5
‘Purple Prince’	1,50±0,3	3,6	1,50±0,2	2,5
Садовая группа – низкорослые циннии				
‘Солнечные зайчики’	1,70±0,4	4,3	6,50±0,2	1,0
‘Лилипут’	1,50±0,3	3,5	1,10±0,2	1,3

Примечание к таблице: М±m – среднее арифметическое значение и ее погрешность; Cv, % – коэффициент вариации; РС – рассадный способ; БС – безрассадный способ.

Отмечено варьирование показателя семенной продуктивности по образцам, а также в зависимости от способа выращивания в условиях Предгорной зоны Крыма. Наибольшего значения она достигает у вида *Z. violacea* (9,2 г семян с растения) при безрассадном, а у вида *Z. haageana* (4,4 г семян с растения) – при рассадном способе выращивания (Тукач, 2017).

Таким образом, выше изученные декоративные признаки растений циннии – «габитус» и «соцветие» – неразрывно связаны между собой, формируя общую декоративную ценность видов, сортов и сортотипов рода *Zinnia*. Морфологическое изменение структуры этих признаков следует компенсаторному принципу роста, развития и обеспечения семенного размножения растения. При этом принципиальное отличие в фенотипической изменчивости морфологических признаков вегетативных органов представителей двух садовых групп исполинских и низкорослых цинний следует принципу сохранения суммарной энергии роста, который в данном случае, заключается в том, что более мелкие по размеру культивары низкорослых цинний способны образовывать большее число генеративных побегов, чем исполинские циннии. При этом генетический потенциал, выраженный в семенной продуктивности, реализуется равномерно в двух этих группах.

ВЫВОДЫ

1. Представители рода *Zinnia* в климатических условиях Предгорного Крыма формируют моноциклические побеги.

2. Выявлены различия в архитектонике побеговой системы у представителей двух садовых групп цинний. Исполинские циннии раскидистые достигают 60–70 см высоты, включают главный и 25–30 боковых побегов, а низкорослые – компактны, 30–40 см высоты, с центральным и 38–43 побегами ветвления.

3. Основной вклад в структуру габитуса растений рода *Zinnia* вносят вегетативные побеги третьего порядка, а в обилие цветения генеративные побеги еще и четвертого порядка.

4. Семенная продуктивность показывает успешность интродукции представителей рода *Zinnia* L. как при безрассадном (*Z. violacea* – 9,2 г семян с растения), так и при рассадном (*Z. haageana* – 4,4 г семян с растения) способах выращивания.

Список литературы

- Антофеев В. В., Важов В. И., Рябов В. А. Справочник по климату степного отделения НБС. – Ялта, 2002. – 88 с.
- Байкова Е. В. Биоморфологические подходы при интродукции растений в Западной Сибири // Растительный мир Азиатской России. – 2013. – № 1(11). – С. 108–115.
- Былов В. Н. Основы сортоизучения и сортооценки декоративных растений при интродукции // Бюл. Глав. Ботан. сада. – М.: Наука, 1971. – Вып. 81. – С. 69–77.
- Зозулин Г. М. Система жизненных форм высших растений // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46. – № 1. – С. 3–21.
- Злобин Ю. А. Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. – СПб., 2000. – С. 260–262.
- Коцарева Н. В., Полежаева Е. С. Особенности выращивания циннии // Белгородский агромир. – 2012. – № 2 (69) – С. 31–32.
- Левко Г. Д. Однолетние цветы. – М.: АСТ Астрель, 2001. – С. 128–130.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М.: Наука, 1980. – 64 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области земли. – Л.: Наука, 1978. – 248 с.
- Тукач С. И., Брюховец А. А. Особенности морфологической структуры соцветий представителей рода *Zinnia* L. в условиях предгорной зоны Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь, 2009. – Вып. 19. – С. 173–177.
- Тукач С. И. Особенности образования семян у видов и сортов рода *Zinnia* L. при культивировании в Предгорном Крыму [Электронный ресурс] // Hortus. bot., 2017. – URL: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=4802>. DOI: 10.15393/j4.art.YYYY.4802.
- Тулинцев В. Г. Цветоводство с основами селекции и семеноводства. – Л.: Стройиздат, Ленингр. отд., 1977. – 287 с.
- Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. – М.: Наука, 1981. – 168 с.
- Kazemi H., Chapman S. R., McNeal F. H. Variation in stomata number in spring wheat cultivars // Cereal Res. Commun. – 1978. – Vol. 6, N 4. – P. 358–365.
- The Plant List [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 15.11.2017).

Tukach S. I. Klimenko Z. K. Biomorphological features of stems of species and sorts of the genus *Zinnia* in the conditions of the foothill zone of the Crimea // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 83–90.

Data on the characteristics of stems of plants of the genus *Zinnia* L. in the collection of Botanical Garden N. V. Bagrova Tavrida Academy KFU V. I. Vernadsky at introduction in the conditions of the foothill zone of the Crimea Biomorphological features of stems of plants of zinnia described, based on the methodical recommendations of I. G. Serebryakov (1964), as well as their biometric parameters. As a result, of a morphological analysis of the habitus of these herbaceous plants, differences in the structure of the shoot system of representatives of two garden groups of giant and low-growing zinnia are found. Giant zinnias are 60–70 cm height, with 25–30 and low-growing zinnias 30–40 cm height and 38–43 lateral stems. The main contribution to the structure of the habitus of plants of the genus *Zinnia* L. is caused by vegetative stems of the third order, and in the abundance of flowering generative stems are also of the fourth order. Seed productivity varies by species and sorts and shows the success of the introduction of representatives of the genus *Zinnia* L. both in the open-soil (*Zinnia violacea* Cav. – 9.2 g of seeds from the plant) and in closed ground (*Zinnia haageana* Regel – 4.4 g of seeds from the plant) ways of cultivation.

Key words: *Zinnia* L., *Zinnia peruviana* (L.) L., *Zinnia haageana* Regel, *Zinnia violacea* Cav., biomorphological features, foothill zone of the Crimea.

Поступила в редакцию 12.02.18

УДК 582.26/27:502.51(26):577.1

Активность каталазы некоторых желеобразующих красных водорослей в различных экологических условиях взморья Севастополя (Черное море)

Шахматова О. А., Мильчакова Н. А., Ковардаков С. А.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
oshakh@gmail.com

Приведены результаты исследования активности каталазы (АК) желеобразующих красных водорослей *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, *G. spinosum* (S.G. Gmelin), *Laurencia coronopus* J. Agardh (агарофиты) и *Phyllophora crispa* (Hudson) P. S. Dixon (каррагинофит), произрастающих в различных экологических условиях взморья Севастополя. Установлено, что значения АК *Ph. crispa* превышают таковые у *G. crinale*, *G. spinosum* и *L. coronopus* в 1,9–2,1, 1,5–3,2 и 2,6–23,2 раз соответственно. Обнаружена положительная корреляция АК с уровнем хозяйственно-бытового загрязнения акватории, при этом величина отклика АК *Ph. crispa* выше, чем у остальных видов, в 1,6–5,5 раз. Выявлена статистически значимая связь АК желеобразующих красных водорослей с глубиной произрастания. Для *G. spinosum* и *L. coronopus* она описывается одновершинными кривыми с максимумами на глубинах 3 и 3–5 м соответственно, у *Ph. crispa* обнаружено увеличение АК вдвое с возрастанием глубины до 17 м как в условно чистых, так и в сильнозагрязненных акваториях. При средней степени загрязнения максимум АК *Ph. crispa* приходится на глубину 5 м, незначительное снижение этого показателя характерно для глубин 10–15 м. Независимо от экологических условий общий антиоксидантный пул каррагинофита *Ph. crispa* выше, чем у агарофитов *G. crinale*, *G. spinosum* и *L. coronopus*, значения их АК убывают следующим образом: *Ph. crispa* > *G. spinosum* > *G. crinale* > *L. coronopus*. Результаты выполненных исследований по адаптации желеобразующих красных водорослей Черного моря к экологическим условиям могут быть использованы при разработке биотехнологии их выращивания.

Ключевые слова: красные водоросли, агарофиты, антиоксидантная система, активность каталазы, загрязнение, глубина, взморье Севастополя, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение различных аспектов биологии, экологии и культивирования красных водорослей-агарофитов и каррагинофитов, являющихся источником промышленного получения агара и каррагинана, имеет научное и прикладное значение. Известно, что среди макрофитов Черного моря красные водоросли *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, *G. spinosum* (S.G. Gmelin) P. C. Silva и *Laurencia coronopus* J. Agardh являются источником высококачественного агара, а *Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon – агароида из группы каррагинанов, который значительно уступает агару по желирующим свойствам. Однако до сих пор вопросы их метаболизма и адаптации к различным условиям среды, особенно в Черном море, остаются малоизученными, хотя в сообществах макрофитобентоса они играют значительную роль, поскольку зачастую формируют синузии литофитов и эпифитов с высокими продукционными показателями. Наряду с этим выявление различий в отклике антиоксидантной системы (АОС) желеобразующих макроводорослей на экологические условия произрастания позволяет оценить их адаптационный потенциал при изменении качества среды, что важно при обосновании биотехнологии экстенсивного выращивания.

Ранее показано, что адаптация морских водорослей к ухудшению качества среды напрямую зависит от активности их АОС (Шахматова, Парчевская, 2000; Ткаченко и др., 2004; Мильчакова, Шахматова, 2007). При этом вариабельность отклика показателей АОС у многих гидробионтов используют в качестве молекулярных биомаркеров при изучении воздействия различных неблагоприятных факторов, в том числе загрязняющих веществ (Перекисное..., 1992). Установлено, что фермент каталаза (КАТ) (Е.С. 1.11.16) у морских

гидробионтов отличается наибольшим по сравнению с другими компонентами АОС, диапазоном отклика на изменение качества среды, обеспечивая их устойчивость к абиотическим стрессам (Фридович, 1979; Шахматова, 2004). Сведения об активности каталазы (АК) массовых видов альгофлоры Черного моря и их связи с комплексным хозяйственно-бытовым загрязнением немногочисленны (Шахматова, Парчевская, 2000; Ткаченко и др., 2004; Мильчакова, Шахматова, 2007; Шахматова, Мильчакова, 2009, 2014), а данные о вариабельности показателей АОС *Ph. crispa*, ключевого вида экосистемы, отсутствуют.

Поэтому цель настоящей работы заключалась в выявлении особенностей отклика АОС и диапазона варьирования значений АК у массовых видов желеобразующих красных водорослей, относящихся к агарофитам и каррагинофитам, в различных экологических условиях и при хозяйственно-бытовом загрязнении акваторий. Такие исследования направлены на выявление механизмов адаптации макрофитов к изменяющимся условиям среды, что является актуальным и имеет значение для оценки состояния прибрежной экосистемы при возрастающей антропогенной нагрузке, разработки биотехнологии культивирования агарофитов, а также видов, находящихся под угрозой уничтожения, к которым относится *Ph. crispa*, занесенная в Красную книгу РФ (2008) и региональные красные книги.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись красные водоросли *Gelidium crinale*, *G. spinosum*, *Laurencia coronopus* и *Phyllophora crispa*. Пробы водорослей отобраны на 10 участках взморья Севастополя, отличающихся степенью хозяйственно-бытового загрязнения: у мыса Коса Северная, в б. Севастопольской (б. Северная и б. Мартынова, яхт-клуб), б. Карантинной, у входного восточного мыса б. Круглой, в б. Казачьей и б. Камышовой, у м. Херсонес и м. Фиолент, а также у м. Балаклавский (рис. 1). Талломы водорослей отбирали с применением легководолазного снаряжения в диапазоне глубин от 0,2 до 17 м в сезоны 2004–2013 годов. Для корректного сопоставления данных по активности АОС отбор талломов *G. crinale*, *G. spinosum* и *L. coronopus* осуществляли в апреле и ноябре, а *Ph. crispa* – в мае, когда для их онтогенеза характерна преимущественно стадия покоя.

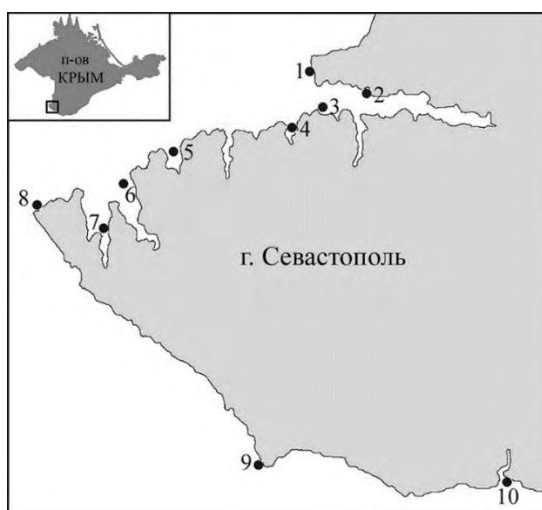


Рис. 1. Схема расположения районов отбора проб макроводорослей в прибрежной зоне Севастополя

1 – м. Коса Северная; 2 – б. Северная; 3 – б. Мартынова, яхт-клуб; 4 – б. Карантинная; 5 – входной мыс б. Круглой; 6 – б. Камышовая; 7 – б. Казачья; 8 – м. Херсонес; 9 – м. Фиолент; 10 – м. Балаклавский.

Образцы вегетативно зрелых растений собраны на глубинах 0,2–1, 3, 5, 10, 15 и 17 м в соответствии с градацией глубин, применяемой при мониторинге состояния морского макрофитобентоса (Калугина-Гутник, 1975). Определение значений АК для каждого вида выполнено на зрелых частях талломов, относящихся к одной возрастной генерации, с учетом их годовичного прироста. Все анализы проведены через 30 мин. или один час после отбора образцов. Талломы исследуемых видов массой от 1 до 2 г помещали в сосуды с морской водой объемом до 2 л, отдельно для каждого района и глубины произрастания. В лабораторных условиях навеску водорослей массой в 500 мг растирали на холоде с физиологическим раствором в гомогенизаторе, затем центрифугировали при 8 тыс. об/мин в течение 15 мин. на центрифуге ОСМ-6. Определение АК осуществляли по методу Баха и Зубковой (Березов, 1976) по количеству разложившейся перекиси водорода и выражали в мкг перекиси на 1 г таллома в минуту. В пробу с вытяжкой из талломов каждого вида (отдельно по районам и глубинам) добавляли строго определенное количество перекиси и оставляли на 30 мин. для прохождения реакции. Остаточное количество перекиси оттитровывали 0,1 N раствором перманганата калия в кислой среде. Холодную пробу готовили, денатурируя белок растительного образца кипячением в течение 10 мин. (Шахматова, 2004). Количество параллельных измерений колебалось от 3 до 6, полученные результаты обработаны статистически.

При статистической обработке данных применяли пакет прикладных программ «STATISTICA 10». В сравниваемых выборках для АК рассчитывали среднюю арифметическую величину (M), доверительные интервалы ДИ = $\pm t_{0,05} \times m$, где $t_{0,05}$ – коэффициент Стьюдента при данном числе степеней свободы (df) и уровне значимости $\alpha=0,05$, m – стандартная ошибка среднего. Проверку на нормальность распределения признаков проводили с использованием W-критерия Шапиро – Уилка. Различия показателей между группами оценивали методом рангового дисперсионного анализа Краскела – Уоллиса. Во всех процедурах статистического анализа критический уровень значимости при проверке статистических гипотез (p) принимали равным 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Акватории исследуемых участков взморья Севастополя характеризуются различной степенью хозяйственно-бытового загрязнения, что обусловлено, прежде всего, антропогенной нагрузкой и объемами ежегодно поступающих хозяйственно-бытовых стоков (табл. 1).

Таблица 1

Общая гидрохимическая характеристика, уровень загрязнения морских вод и донных осадков прибрежных акваторий региона Севастополя

Район	V, ** тыс. м ³ /год	НП, донные осадки, *** мг/100 г		Н, м	Гидрохимические показатели****, мкг/л					
		ХЭВ	НУ		БПК ₅ , мг/л	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ⁻³	N орг.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
м. Балаклавский	3285	190	35	0	0,84	30,4	136	373	117	706
				10	-	1,4	18,9	9,8	10,3	-
м. Фиолент	109,5	-	-	0	-	0,4*	1,2*	2,0*	1,7*	341*
				10	-	0,4*	1,3*	4,0*	2,2*	347*
м. Херсонес	27,0	-	-	0	-	0,7	1,4	-	1,9	-
б. Казачья	200,0	60–560	<5– 135	0	0,8	1	6	11	-	447
				17	-	1	6	14	-	-
б. Камышовая	3020,0	63	0,19	0	0,70	1	6	11	-	437
				15	-	1	6	14	-	-

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
б. Круглая, входной мыс	нет	15	следы	0	0,60	5	8	7	7,6	507
				17		3	7	9	4	-
б. Карантинная	547,0	165	65	0	0,74	2	116	8	1,8–11,6	552
				17	-	2	17	6	-	-
б. Мартынова, яхт-клуб	645,0	120– 310	39– 137	0	0,8	0,98	17	12	7	-
				12	-	1,96	21	14	12	-
б. Северная	330,0	1300– 1790	527– 1020	0	0,8	1,79	45,5	7,35	5,8	-
				6	-	0,14	3,53	0,4	0,08	-
м. Коса Северная	нет	<50	<5	0	-	0,28	10,9	-	0,6	-

Примечание к таблице: V – объем хозяйственно-бытовых стоков; НП – нефтепродукты; ХЭВ – хлороформ экстрагируемые вещества; НУ – нефтеуглеводороды; Н – глубина; * – наши данные; ** – данные по (Основные..., 2001); *** – данные по (Кирюхина, Миронов, 2004; Некоторые..., 2017; Миронов и др., 2003; Осадчая и др., 2004; Осадчая, 2013; Тихонова, 2016); **** данные по (Изменчивость..., 2001; Гидрохимическая..., 2008; Сезонные..., 2007; Современное..., 2012; Комплексный..., 2010; Кондратьев, 2012; Свищев, 2012; Биотическое..., 2013; О перспективах..., 2014); прочерк – отсутствие данных; концентрации биогенных элементов приведены к размерности мкг/л.

В соответствии с опубликованными данными по объемам хозяйственно-бытовых стоков, содержанию загрязняющих веществ в морской воде и донных осадках акватории отбора проб водорослей были отнесены условно к трем категориям: сильнозагрязненные, где объем стоков превышает 500 тыс. м³/год (б. Мартынова, б. Карантинная, б. Камышовая и м. Балаклавский), среднезагрязненные – до 300 тыс. м³/год (б. Северная, м. Херсонес, б. Казачья) и слабозагрязненные или условно чистые – менее 100 тыс. м³/год (м. Коса Северная, м. Фиолент, б. Круглая).

Активность каталазы водорослей-агарофитов в разных экологических условиях. Данные по варьированию значений АК *G. crinale*, *G. spinosum* и *L. coronopus*, произрастающих в мелководной прибрежной зоне (глубины 0,2–1 м) при различной степени хозяйственно-бытового загрязнения акваторий, представлены на рис. 2.

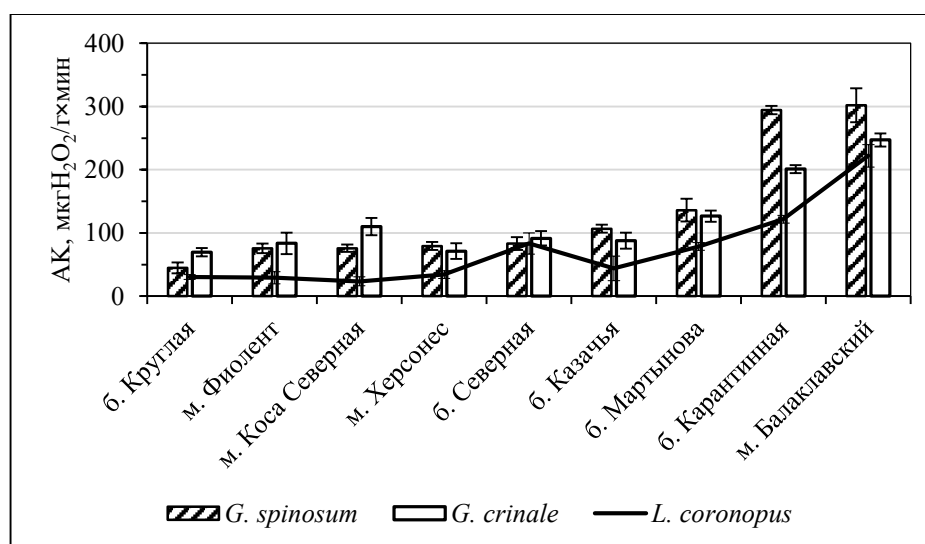


Рис. 2. Изменение значений активности каталазы (АК) *Gelidium spinosum*, *G. crinale* и *Laurencia coronopus* в прибрежной акватории Севастополя на участках с различным уровнем хозяйственно-бытового загрязнения (глубина 0,2–1 м)

В условно чистых акваториях б. Круглой и у м. Коса Северная значения АК *G. spinosum* варьируют от $44,7 \pm 1,4$ до $75,8 \pm 5,7$ мкгН₂О₂/г×мин, а в среднезагрязненных у м. Херсонес, в б. Северная и б. Казачья составляют $79,4 \pm 6,4$, $83,0 \pm 10,1$ и $106,6 \pm 6,3$ мкгН₂О₂/г×мин соответственно. На сильнозагрязненных участках в б. Мартынова, яхт-клуб и б. Карантинная АК *G. spinosum* достигает $136,1 \pm 18,1$ и $294,4 \pm 6,7$ мкгН₂О₂/г×мин соответственно, максимальная величина этого показателя зафиксирована вблизи стока у м. Балаклавский – $301,9 \pm 27,0$ мкгН₂О₂/г×мин, что более 7 раз выше по сравнению с условно чистыми акваториями.

У *G. crinale* также выявлено существенное варьирование значений АК в зависимости от качества среды. В условно чистых акваториях у м. Фиолент и м. Коса Северная она изменяется от $67,93 \pm 4,21$ до $109,62 \pm 25,6$ мкгН₂О₂/г×мин соответственно. В акваториях среднего уровня загрязнения диапазон варьирования АК *G. crinale* составляет $68,35 \pm 8,15$ – $109,62 \pm 25,67$ мкгН₂О₂/г×мин, а для сильнозагрязненных участков повышается до $90,35 \pm 8,15$ – $243,33 \pm 9,87$ мкгН₂О₂/г×мин, с максимумом у м. Балаклавский (рис. 2). Хотя изменения АК видов гелидиума в различных экологических условиях сходно, тем не менее, значения АК *G. spinosum* в наиболее загрязненных акваториях выше чем у *G. crinale*.

На исследуемых участках прибрежной зоны, отличающихся степенью загрязнения, показатели АК *L. coronopus* сопоставимы с рассчитанными для *G. spinosum* и *G. crinale*, хотя средние значения ниже. В условно чистых акваториях у м. Коса Северная и в б. Круглая АК *L. coronopus* составляет $23,4 \pm 6,9$ и $30,1 \pm 3,7$ мкгН₂О₂/г×мин соответственно. При средней степени загрязнения (б. Казачья) этот показатель увеличивается до $43,9 \pm 19,4$ мкгН₂О₂/г×мин, а на сильно загрязненных участках достигает $83,3 \pm 16,7$ и $222,1 \pm 17,7$ мкгН₂О₂/г×мин, в б. Северная и у м. Балаклавский соответственно (рис. 2).

Изменение активности каталазы водорослей агарофитов и каррагинофитов (*G. spinosum*, *L. coronopus* и *Ph. crispa*) по глубинам. Данные об изменении значений АК массовых видов *G. spinosum* и *L. coronopus* по глубинам в акватории б. Круглая, б. Казачья и б. Карантинная представлены на рисунке 3.

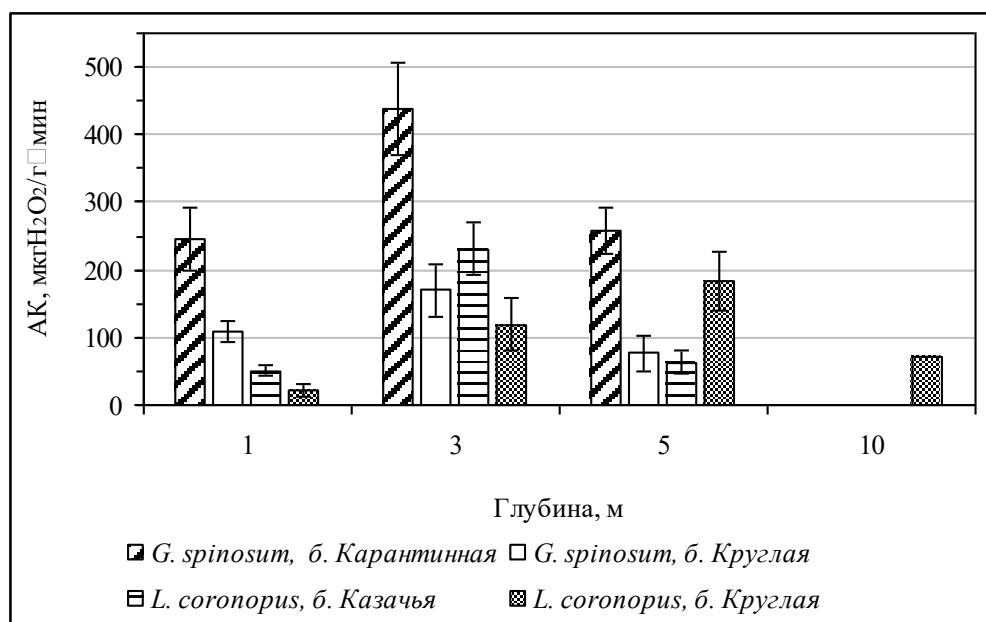


Рис. 3. Изменение значений активности каталазы (АК) *Gelidium spinosum* и *Laurencia coronopus* по глубинам на участках взморья Севастополя с с различным уровнем хозяйственно-бытового загрязнения (ДИ=0,95)

Наибольшие значения АК *G. spinosum* зафиксированы на глубине 3 м, *L. coronopus* – в диапазоне от 3 до 5 м. В б. Круглой (условно чистая) и б. Карантинной (сильнозагрязненная) АК *G. spinosum* увеличивается на глубинах от 1 до 3 м повышается с $109,62 \pm 3,2$ до $170,1 \pm 28,3$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ и от $250,3 \pm 3,2$ до $432,8 \pm 61,2$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ соответственно. Значения АК *G. spinosum* на глубине 5 м в акваториях б. Круглой и б. Карантинной снижаются почти вдвое – до $79,28 \pm 15,0$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ и $258,8 \pm 26,3$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ соответственно (рис. 3).

У *L. coronopus* выявлено сходное с *G. spinosum* варьирование значений АК по глубинам. Так, в б. Круглой отмечено увеличение АК *L. coronopus* от $21,73 \pm 3,41$ до $183,3 \pm 17,32$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ в диапазоне глубин от 1 до 5 м с последующим уменьшением до $72,2 \pm 16,0$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ на глубине 10 м. В среднезагрязненной акватории б. Казачьей значения АК *L. coronopus* возрастают от $31,03 \pm 3,87$ до $230,58 \pm 15,4$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ с увеличением глубины от 1 до 3 м, понижаясь на глубине 5 м до $62,34 \pm 6,6$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$.

Суммируя, можно сделать вывод о том, что в акваториях разной степени хозяйственно-бытового загрязнения варьирование значений АК *G. spinosum* и *L. coronopus* в диапазоне глубин от 1 до 10 м имеет сходную направленность и описывается одновершинными кривыми, при этом абсолютные величины АК *G. spinosum* выше, чем *L. coronopus*, независимо от глубины произрастания и качества среды (рис. 3). Сопоставление значений АК *G. spinosum* показало, что на глубинах 1, 3 и 5 м они больше в 2,2, 2,4 и 3,3 раза соответственно в сильнозагрязненной б. Карантинной по сравнению с условно чистой б. Круглой (рис. 3). Для *L. coronopus* также установлено увеличение АК на глубинах 1 и 3 м в 2,5 и 2 раза соответственно в среднезагрязненной акватории б. Казачьей по сравнению с условно чистой б. Круглой, но с последующим снижением на глубине 5 м в 2,8 раза в сравниваемых акваториях. У *Ph. crispa* обнаружено существенное изменение АК по глубинам как в условно чистых, так и в сильнозагрязненных акваториях (рис. 4). Так, варьирование значений АК филофоры при высокой степени загрязнения в б. Камышовой и б. Карантинной составляет соответственно $139,86 \pm 18,9$ – $453,7 \pm 18,3$ мкг $\text{H}_2\text{O}_2/\text{г} \times \text{мин}$ на глубинах 10 и 17 м (рис. 4).

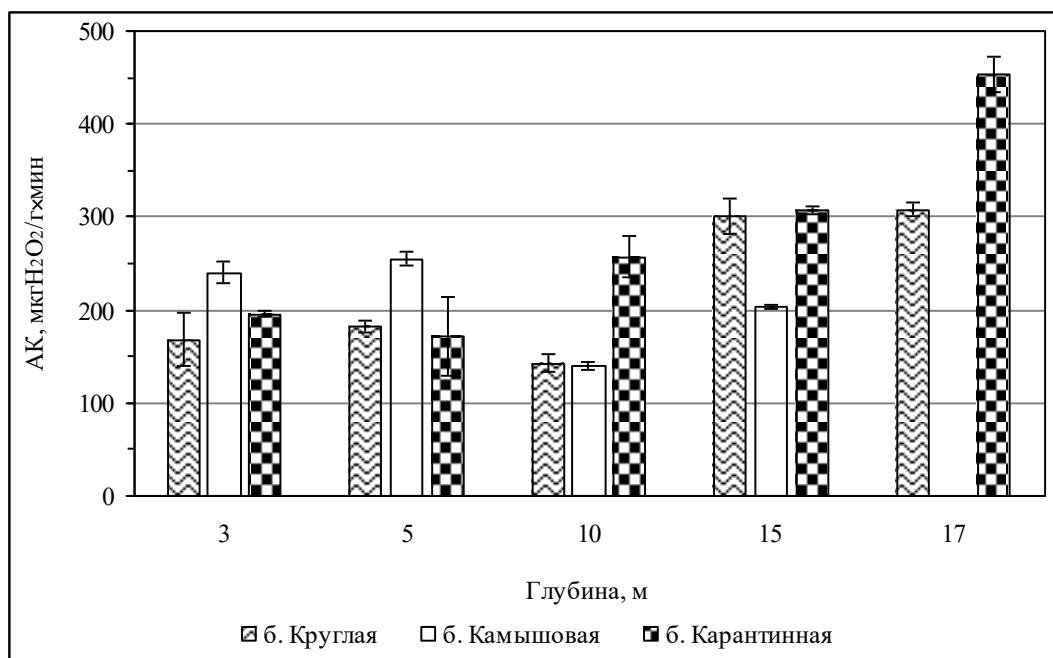


Рис. 4. Изменение активности каталазы (АК) *Phyllophora crispa* по глубинам на участках взморья Севастополя с различным уровнем хозяйственно-бытового загрязнения (при значении ДИ 0,95)

В б. Карантинной наблюдается постепенное возрастание АК *Ph. crispa* от $195,87 \pm 12,4$ до $453,7 \pm 18,3$ мкгН₂О₂/г×мин с увеличением глубины. В б. Круглой отмечено некоторое снижение АК филофоры на 10 м по сравнению с 3 и 5 м – от $168,21 \pm 16,34$ до $147,42 \pm 8,24$ мкгН₂О₂/г×мин. Более выражено уменьшение АК в этом диапазоне глубин наблюдается в б. Камышовой – с $239,95 \pm 15,07$ до $139,86 \pm 18,9$ мкгН₂О₂/г×мин (рис. 4).

Выявленное значительное увеличение АК *Ph. crispa* на глубине 17 м по сравнению с глубинами 3–5 м как в условно чистой, так и в сильнозагрязненной акватории (б. Круглая и б. Карантинная соответственно), вероятно, является защитной реакцией от экологического стресса, который наблюдается на нижней границе произрастания водорослей, и связано со снижением ФАР, прозрачности, с поступлением биогенов из загрязненных илистых донных осадков, преобладающих в глубоководной зоне. В таких условиях повышение АК у большинства видов направлено на уменьшение уровня перекисидации липидов при дезинтоксикации, поскольку усиление реакций со свободными радикалами ведет к ответной защитной реакции и увеличению активности АОС (Окислительный ..., 2006). Возможно, *Ph. crispa* отличается более высокой экологической пластичностью и уровнем метаболизма по сравнению с другими исследуемыми видами, что также связано с особенностями ее анатомо-морфологической дифференциации.

Статический анализ связи активности каталазы *G. spinosum*, *L. coronopus* и *Ph. crispa* и глубины произрастания. Расчеты критерия Шапиро – Уилка для АК исследуемых видов для большинства выборок из разных бухт показали, что нулевая гипотеза о нормальном распределении случайных величин данного признака должна быть отклонена, поскольку расчетный уровень значимости ниже критического ($p < 0,05$). В связи с этим дальнейшая статистическая обработка проведена с использованием методов непараметрической статистики.

Результаты рангового дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса свидетельствуют о наличии статистически значимых различий между дисперсиями АК каталазы групп растений *G. spinosum* и *L. coronopus*, произрастающих на разных глубинах в бухтах взморья Севастополя (табл. 2).

Таблица 2

Оценка статистической значимости различий активности каталазы *Gelidium spinosum* и *Laurencia coronopus* с увеличением глубины по критерию Краскела – Уоллиса

Вид	Район	Степень загрязнения	df	H	p ($p \leq 0,05$)
<i>Gelidium spinosum</i>	б. Карантинная	сильнозагрязненная	2	8,49	0,0144
	б. Круглая	условно чистая	2	11,71	0,0029
<i>Laurencia coronopus</i>	б. Казачья	среднезагрязненная	2	8,35	0,0394
	б. Круглая	условно чистая	3	8,35	0,0394

В целом, изменение АК *G. spinosum* и *L. coronopus* по глубинам в акваториях с различным уровнем хозяйственно-бытового загрязнения имеет сходную направленность при максимальных значениях на глубинах 3–5 м. У обоих видов наблюдается значительное увеличение АК в сильнозагрязненных районах по сравнению с условно чистыми.

По данным рангового дисперсионного анализа, для *Ph. crispa* обнаружено наличие статистически значимых различий между дисперсиями АК групп растений, произрастающих на разных глубинах и участках (табл. 3).

На рис. 5 представлены осредненные данные по АК *G. spinosum*, *G. crinale*, *L. coronopus* и *Ph. crispa* на участках взморья Севастополя с различным уровнем хозяйственно-бытового загрязнения вне зависимости от глубины произрастания. Следует отметить, что общий уровень АК всех видов в сильнозагрязненной б. Карантинной выше, чем в условно чистой б. Круглой. Кроме того, в этих бухтах АК *Ph. crispa* значительно выше, чем у *G. spinosum*, *G. crinale* и *L. coronopus*: в б. Круглой – в 1,6, 3,8 и 6,1 раз, а в б. Карантинная – в 1,6, 2,7 и 5,5 раз соответственно.

Таблица 3

Оценка статистической значимости различий активности каталазы *Ph. crispa* на разных глубинах в бухтах взморья Севастополя по критерию Краскела – Уоллиса

Район	Степень загрязнения	df	H	p (p≤0,05)
б. Карантинная	сильнозагрязненная	4	17,69	0,0014
б. Круглая	условно чистая	4	16,84	0,0021
б. Камышовая	сильнозагрязненная	3	13,99	0,0029

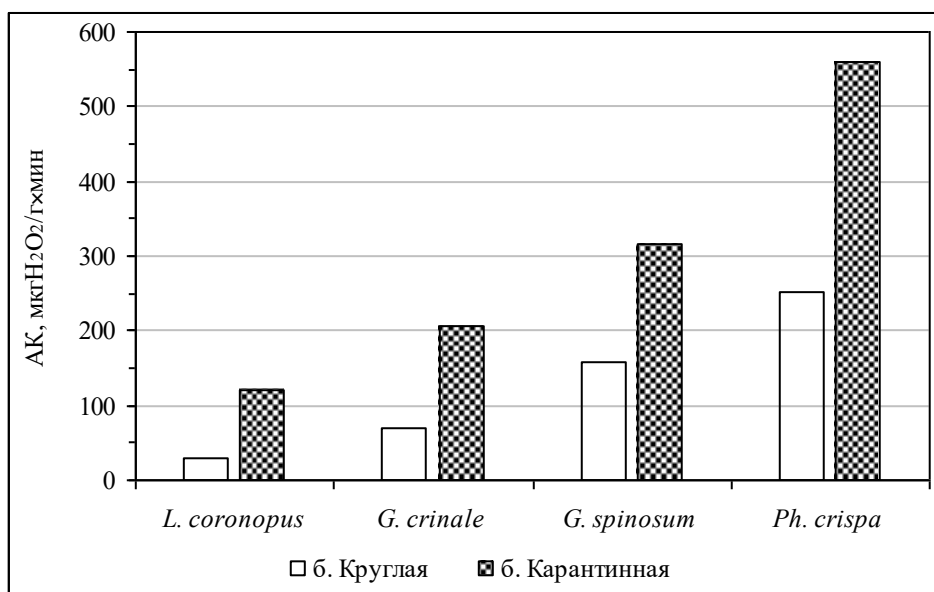


Рис. 5. Осредненные по глубинам значения активности каталазы (АК) красных желеобразующих водорослей *L. coronopus*, *G. crinale*, *G. spinosum* и *Ph. crispa* в бухтах Круглой и Карантинной

Таким образом, значения АК у красных водорослей, синтезирующих преимущественно каррагинаны (*Ph. crispa*), выше, чем у содержащих агар (*G. crinale*, *G. spinosum* и *L. coronopus*). При этом уровень АК исследуемых видов-агарофитов и каррагинофитов возрастает с увеличением степени хозяйственно-бытового загрязнения прибрежных акваторий.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами данные для 4 видов желеобразующих красных водорослей подтверждают ранее установленный факт увеличения АК макрофитов разных отделов с повышением хозяйственно-бытового загрязнения акваторий (Шахматова, Парчевская, 2000; Ткаченко и др., 2004; Шахматова, Мильчакова, 2009, 2014). Показательно, что для представителей отдела Rhodophyta выявлен наиболее высокий уровень отклика на загрязнение среды (Шахматова, Мильчакова, 2014), что соответствует настоящему исследованию по АК водорослей-агарофитов и каррагинофитов. При этом отклик *G. spinosum* и *G. crinale*, представителей пор. Gelidiales, на хозяйственно-бытовое загрязнение акваторий является одним из самых высоких среди красных водорослей и сопоставим с ранее полученными данными для красных водорослей *Callithamnion corymbosum* и *L. coronopus* (Мильчакова, Шахматова, 2007). Некоторые исследователи (Bioprotective ..., 2008) также отмечают более высокую антиоксидантную активность видов пор. Gelidiales, например *Gelidiella acerosa* (Forsskål) Feldmann & Hamel, по сравнению с

видами пор. Corallinales (*Jania rubens* (Linnaeus) J.V. Lamouroux), пор. Gigartinales (*Chondrococcus hornemannii* (Lyngbye) F. Schmitz, *Hypnea pannosa* J. Agardh) и пор. Gracilariales (*Gracilaria edulis* (S.G. Gmelin) P. C. Silva).

Анализ изменений показателей АК *G. spinosum* и *L. coronopus* по глубинам в акваториях разной степени загрязнения с выраженным максимумом от 3 до 5 м свидетельствует о том, что в этом диапазоне находится, по-видимому, их экологический оптимум. Такое заключение подтверждает наши данные по АК массовых видов красных водорослей региона Севастополя (Мильчакова, 2003; Мильчакова, Шахматова, 2007; Шахматова, Мильчакова, 2014). Некоторое снижение АК этих видов с глубиной, возможно, связано с изменением солености, которая незначительно возрастает у дна, и активацией каротиногенеза. Это может вызвать снижение АК у макроводорослей, поскольку каротиноиды, являясь низкомолекулярными антиоксидантами, берут на себя функцию нейтрализации перекисей (Aguilera et al., 2002).

Более высокие значения АК у *Ph. crispa*, представителя каррагинофитов, по сравнению с агарофитами *L. coronopus*, *G. crinale* и *G. spinosum* в различных экологических условиях объясняется отличающимися механизмами адаптации к стрессорам химической природы (загрязнение среды), которые, вероятно, формируются в двух направлениях, описанных для видов-аккумуляторов и видов-отражателей (Чукина, 2010). У видов-аккумуляторов, поглощающих токсины, адаптационные механизмы выражаются в общей инициации антиоксидантной системы, активации АО ферментов и накоплении низкомолекулярных антиоксидантов, таких, как каротиноиды, глутатион, витамины А и Е, то есть в увеличении общего антиоксидантного пула, способствующего нейтрализации поглощенных токсических веществ. Стратегия адаптации у видов-отражателей направлена на формирование защитных механизмов, предотвращающих проникновение поллютантов в клетки, при этом у них зачастую формируется более толстая клеточная стенка, наблюдаются морфоструктурные изменения, увеличение размеров клеток мезофилла, что подтверждается данными, выявленными у некоторых макроводорослей Черного моря (Шахматова, Мильчакова, 2014).

Очевидно, что при реализации различных стратегий адаптации к стрессу у агарофитов и каррагинофитов важную функциональную роль играют структурные сульфатированные полисахариды, при этом у каррагинофитов больше содержится 3,6-А и галактозы, а у агарофитов – 2-О-метил-3,6-ангидрогалактозы (Суховеева, Подкорытова, 2006). Среди полисахаридов желеобразующих водорослей выделяется целлюлоза, которая сформирована в клеточных стенках в виде протяженных сложных цепей и образует своего рода каркас из прочных волокон или пластин. Такие полисахариды, как агар и каррагинан, состоящие из линейных цепей, обладают желеобразующими свойствами, удерживают воду, образуют плотные гели и обеспечивают эластичность клеточных стенок.

Известно, что плотная клеточная стенка нехарактерна для красных водорослей (Титлянов, Титлянова, 2012), а содержание клетчатки у многих видов невелико и варьирует от 1 до 20 % (Суховеева, Подкорытова, 2006). Обычно ее содержание в 2–3 раза выше у видов с жестким талломом по сравнению с имеющими мягкий, при этом довольно постоянно в каррагинофитах и составляет 7,2–20 %, а у агарофитов существенно ниже и варьирует от 3 до 10 % (Титлянов и др., 2011; Титлянов, Титлянова, 2012; Кадникова, 2016). Так, у *Ph. crispa* содержание клетчатки составляет 11,1–13 % сухого вещества, тогда как у *G. spinosum* – 5–9 % (Калугина-Гутник и др., 1987), у видов *Laurencia* не превышает 6,9–7,4 % (Мукатова и др., 2010), а у *Porphyra* – не более 3–4 % (Суховеева, Подкорытова, 2006).

Основные сульфатированные полисахариды желеобразующих красных водорослей, к которым относятся агар, агароид и каррагинаны, сосредоточены преимущественно в талломах и клеточных стенках, в последних происходит многоступенчатый биосинтез каррагинанов. Эти полисахариды, вероятно, выполняют определенную защитную функцию для водорослей и обеспечивают их адаптацию к стрессовым факторам, в том числе загрязнению. Можно предположить, что высокий пул АОС у *Ph. crispa* (каррагинофит), несмотря на более высокое содержание клетчатки по сравнению с *G. spinosum* и *L. coronopus* (виды-агарофиты), связан с формированием менее прочного геля в клеточных стенках и, возможно, с нарушением в них сложного процесса синтеза каррагинана при загрязнении

поллютантами. Ранее установлено, что прочность геля, образуемого каррагинанами, значительно ниже, чем получаемого из агара (Суховеева, Подкорытова, 2006), хотя содержание каррагинана в талломах многих видов красных водорослей почти вдвое выше, чем содержание агара и агароида, соответственно 20–92 % и 25–50 % сухой массы (Титлянов, Титлянова, 2012). Возможно, что с плотностью геля, процессом гелеобразования в клеточных стенках и содержанием в них целлюлозы связаны функциональные особенности агарофитов и каррагинофитов. При этом ранее показано, что филлофора отличается высокой степенью толерантности к абиотическим факторам среды, выдерживает значительное загрязнение, произрастает при солености от 12 до 36 ‰ на глубинах от 0,2 до 60 м при широком диапазоне низких и высоких температур (Калугина-Гутник, 1971; Максимова, 1993). Это, в свою очередь, свидетельствует о способности *Ph. crispa* к адаптации к различным экологическим условиям, что, возможно, связано с высоким уровнем активности ее АОС. Вероятно, что существенное сокращение ареала, деградация фитоценозов и резкое снижение продукционных показателей *Ph. crispa*, наблюдаемые в глубоководной зоне у Севастополя, Крыма и в других районах Черного моря, связаны не с ограниченной возможностью ее адаптации к стрессовым факторам, а с разрушением биотопов из-за чрезмерной антропогенной нагрузки, ведения хозяйственной деятельности на шельфе, в том числе при добыче песка и биологических ресурсов в режиме придонного траления (Мильчакова, 2003).

Таким образом, анализ выявленных особенностей АОС, вариабельности значений АК, различия в химическом составе четырех исследуемых желеобразующих видов красных водорослей позволяет отнести *Ph. crispa*, представителя каррагинофитов, к видам-аккумуляторам, а *G. crinale*, *G. spinosum* и, возможно, *L. coronopus*, типичных агарофитов, – к видам-отражателям, имеющих разную стратегию адаптации к негативным экологическим факторам, лимитирующих их произрастание, включая хозяйственно-бытовое загрязнение акваторий.

ВЫВОДЫ

1. Для 4 видов массовых, желеобразующих красных водорослей определены значения активности каталазы (АК), одного из главных ферментов антиоксидантной защиты, в различных экологических условиях взморья Севастополя. Диапазон варьирования значений АК у *Gelidium crinale* составляет от $67,93 \pm 4,21$ – $243,33 \pm 9,87$, *G. spinosum* – от $44,73 \pm 1,38$ до $301,9 \pm 27,0$, у *Laurencia coronopus* находится в пределах $6,12 \pm 1,04$ – $174,33 \pm 2,50$, а у *Phyllophora crispa* достигает $139,86 \pm 18,9$ – $453,69 \pm 18,3$ мкгН₂О₂/г×мин. Установлено, что значения АК *Ph. crispa* выше, чем у *Gelidium crinale*, *G. spinosum* и *L. coronopus* в 1,9–2,1, 1,5–3,2 и 2,6–23,2 раз соответственно. Исследуемые виды располагаются в порядке снижения значений АК, независимо от степени хозяйственно-бытового загрязнения прибрежных акваторий, следующим образом: *Ph. crispa* > *G. spinosum* > *G. crinale* > *L. coronopus*.

2. Показано, что общий антиоксидантный пул каррагинофитов (*Ph. crispa*) выше, чем агарофитов (*G. crinale*, *G. spinosum* и *L. coronopus*). У обеих групп желеобразующих красных водорослей выявлено увеличение значений АК с возрастанием хозяйственно-бытового загрязнения акваторий.

3. Выявлена статистически значимая связь АК исследуемых видов с глубиной произрастания ($p \leq 0,05$). Изменение АК *G. spinosum* и *L. coronopus* с увеличением глубины описывается одновершинными кривыми с максимумом на глубинах 3 и 3–5 м соответственно. У *Ph. crispa* обнаружено повышение значений АК в 1,8 и 2,3 раза с возрастанием глубины до 17 м в условно чистой (б. Круглая) и сильнозагрязненной акватории (б. Карантинная) соответственно. Отмечено незначительное снижение значений АК филлофоры в диапазоне глубин 10–15 м по сравнению с 3–5 м в условиях средней степени загрязнения акватории (б. Камышовая).

Благодарности. Исследования выполнены в рамках государственного задания ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН» по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана».

Список литературы

- Березов Т. Т. Руководство к лабораторным занятиям по биологической химии. – М.: Медицина, 1976. – С. 81–83.
- Биотические и абиотические характеристики взвеси поверхностной воды «РБК»-бухты у радиобиологического корпуса ИнБИОМ НАНУ за период 2009–2011 гг. / [В. Н. Поповичев, В. Н. Егоров, Т. Б. Ларина и др.] // Материалы науч. конф. «Ломоносовские чтения», 2013 г., и Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2013» / [под ред. М. Э. Соколова, Г. А. Голубева, В. А. Иванова и др.]. – Севастополь: ООО «Экспресс-печатъ», 2013. – С. 43–44.
- Гидрохимическая характеристика отдельных бухт Севастопольского взморья / [Е. А. Куфтаркова, Н. Ю. Родионова, В. И. Губанов и др.] // Труды ЮГНИРО. – 2008. – Т. 46. – С. 110–117.
- Изменчивость параметров популяции мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. и ее эндосимбионтов в районе Балаклавской бухты / [В. К. Мачкевский, М. А. Попов, Н. П. Ковригина и др.] // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа (сб. науч. тр.): [ред. колл. В. А. Иванов и др.]. – Севастополь, 2011. – Т. 1, Вып. 25. – С. 417–428.
- Кадникова И. А. Разработка технологической классификации красных водорослей и морских трав для получения полисахаридов / отв. ред. О. П. Чигишева // Наука сегодня: теория, практика, инновация. Коллективная монография. – Ростов н/Д., 2016. – Т. 9. – С. 75–104.
- Калугина-Гутник А. А. Макрофитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1971. – 248 с.
- Калугина-Гутник А. А. Видовой состав и географическое распространение макрофитов Красного моря // Бентос шельфа Красного моря. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 232–267.
- Калугина-Гутник А. А., Миронова Н. В., Рындина Д. Д. Сезонные изменения содержания агара в слоевищах черноморской грацилярии // Проблемы производства продукции из красных и бурых водорослей: Всесоюз. семинар. – Владивосток, 1987. – С. 10–12.
- Кирюхина Л. Н., Миронов О. Г. Химическая и микробиологическая характеристика донных осадков севавтопольских бухт в 2003 г. // Экология моря. – 2004. – Вып. 66. – С. 53–58.
- Комплексный мониторинг вод Балаклавской бухты (Черное море) в период 2001–2007 гг. / [Н. П. Ковригина, М. А. Попов, Е. В. Лисицкая и др.] // Морск. экол. журн. – 2010. – Т. 9, № 4. – С. 62–75.
- Кондратьев С. И. Содержание биогенных элементов и кислорода в различных районах украинской части шельфа Черного моря в 2006–2010 гг. по данным экспедиционных исследований Морского гидрофизического института НАН Украины // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа (сб. науч. тр.): [ред. колл. В. А. Иванов и др.]. – Севастополь, 2012. – Т. 1, Вып. 26. – С. 198–211.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / [гл. ред. Ю. П. Трутнев; отв. ред. Л. В. Бардунов, В. С. Новиков]. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 885 с.
- Максимова О. В. Водоросли-агарофиты Мирового океана: распространение, продукция, культивирование, утилизация. Обзор литературы // Биология черноморских агарофитов: сб. тр. – М.: ИО РАН, 1993. – С. 7–24.
- Милячакова Н. А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / [под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской]. – Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика, 2003. – С. 152–208.
- Милячакова Н. А., Шахматова О. А. Каталаяная активность массовых видов черноморских водорослей-макрофитов в градиенте хозяйственно-бытового загрязнения // Морск. экол. журн. – 2007. – Т. 6, № 2. – С. 44–57.
- Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. В. Санитарно-биологические аспекты экологии севавтопольских бухт в XX веке. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.
- Мукатова М. Д., Привезенцев А. В., Бисенова А. Р. Применение водорослей Северного Каспия в качестве сырья для получения желлирующих веществ // Рыбпром: технологии и оборудование для переработки водных биоресурсов. – 2010. – № 3. – С. 67–73.
- Некоторые геохимические показатели донных отложений прибрежной акватории под влиянием антропогенного фактора (на примере бухты Казачья, г. Севастополь) / [Е. А. Котельянец, К. И. Гулов, Е. А. Тихонова, О. В. Соловьева] // Вестник УдмГУ. Серия «Биология. Науки о Земле». – 2017. – Т. 27, № 1. – С. 5–13.
- О перспективах и возможностях оценки самоочистительной способности акватории Севастопольской бухты / [Е. Е. Совга, И. В. Мезенцева, Т. В. Хмара, К. А. Слепчук] // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа (сб. науч. тр.): [ред. колл. В. А. Иванов и др.]. – Севастополь, 2014. – Вып. 28. – С. 153–164.
- Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты / [Е. Б. Меньщикова, В. З. Ланкин, Н. К. Зенков и др.]. – М.: Слово, 2006. – 556 с.
- Осадчая Т. С., Алемов С. В., Шадрин Т. В. Экологическое качество донных осадков Севастопольской бухты: ретроспектива и современное состояние // Экология моря. – 2004. – Вып. 66. – С. 82–87.
- Осадчая Т. С. Нефтяные углеводороды в донных осадках прибрежных акваторий г. Севастополя (Черное море) // Scientific Research and Their Practical Application. Modern State and Ways of Development, 2013 (October, 1–12, 2013). [Электронный ресурс]. – 2013. Режим доступа: <http://www.sworld.com.ua/index.php/ru/conference/the-content-of-conferences/archives-of-individual-conferences/oct-2013>

Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона / [Е. И. Овсяный, А. С. Романов, Р. Я. Миньковская и др.] // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа (сб. науч. тр.): [ред. колл. В. А. Иванов и др.]. – Севастополь, 2001. – Вып. 2. – С. 138–152.

Перекисное окисление и стресс / [В. А. Барабой, И. И. Брехман, В. Г. Голотин и др.]. – СПб.: Наука, 1992. – 147 с.
Свищев С. В. Закономерности сезонных изменений биохимического потребления кислорода в водах Севастопольской бухты // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона. Материалы VII межд. конф., г. Керчь, 20–23 июня 2012 г. – Керчь, 2012. – Т. 1. – С. 210–213.

Сезонные особенности гидролого-гидрохимической структуры вод Севастопольской бухты, микропланктон и распределение его биохимических компонент (Черное море, наблюдения 2004–2005 гг.) / [А. С. Лопухин, Е. И. Овсяный, А. С. Романов и др.] // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа (сб. науч. тр.): [ред. колл. В. А. Иванов и др.]. – Севастополь, 2007. – Вып. 15. – С. 74–109.

Современное экологическое состояние б. Круглой (г. Севастополь) / [С. А. Ковардаков, А. В. Празукин, В. В. Холодов, Н. Ю. Родионова] // Системы контроля окружающей среды (сб. науч. тр.). – Севастополь, 2012. – Вып. 17. – С. 177–183.

Суховеева М. В., Подкорыгова А. В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки. – Владивосток: ТИПРО-центр, 2006. – 243 с.

Титлянов Э. А., Титлянова Т. В., Белоус О. С. Полезные вещества морских красных водорослей (Rhodophyta): химическая структура и содержание // Изв. ТИПРО. – 2011. – Т. 165. – С. 305–319.

Титлянов Э. А., Титлянова Т. В. Морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона, их использование и культивирование. – Владивосток: Дальнаука, 2012. – 377 с.

Тихонова Е. А. Многолетняя динамика загрязнения органическими веществами донных осадков бухты Круглая (Севастополь, Черное море) // Морск. биол. журн. – 2016. – Т. 1, № 1. – С. 70–75.

Ткаченко Ф. П., Ситников Ю. А., Куцын О. Б. Состояние элементов антиоксидантной системы водорослей из разных по степени загрязненности районов Черного моря // Экология моря. – 2004. – Т. 4, № 6. – С. 70–74.

Фридович И. Радикалы кислорода, пероксид водорода и токсичность кислорода // Свободные радикалы в биологии. – М.: Мир, 1979. – Т. 1. – С. 272–314.

Чукина Н. В. Структурно-функциональные показатели высших водных растений в связи с их устойчивостью к загрязнению среды обитания: автореф. дисс. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук / Н. В. Чукина. – Борок: ИБВВ, 2010. – 25 с.

Шахматова О. А. Активность антиоксидантной системы некоторых черноморских гидробийонтов в прибрежной акватории Севастополя: автореф. дисс. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук / О. А. Шахматова. – Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 2004. – 21 с.

Шахматова О. А., Мильчакова Н. А. Активность каталазы черноморских видов *Cystoseira* С. Ag. в различных экологических условиях // Альгология. – 2009. – Т. 19, № 1. – С. 34–46.

Шахматова О. А., Мильчакова Н. А. Влияние экологических условий на активность каталазы массовых видов черноморских макроводорослей // Альгология. – 2014. – Т. 24, № 4. – С. 461–476.

Шахматова О. А., Парчевская Д. С. Активность каталазы и контроль качества воды // Альгология. – 2000. – Т. 10, № 3. – С. 355–361.

Aguilera J., Bishof K., Karsten U. Seasonal variation in ecophysiological pattern in macroalgae from an Arctic fjord. II Pigment accumulation a biochemical defense system against high light stress // Marine Biology. – 2002. – Vol. 140. – P. 1087–1095.

Bioprotective properties of seaweeds: in vitro evaluation of antioxidant activity and antimicrobial activity against food borne bacteria in relation to polyphenolic content / [K. P. Devi, N. Suganthy, P. Kesika, S. K. Pandian] // BMC Complementary and Alternative Medicine. – 2008. – Vol. 8, N 1. – P. 38–48.

Shakhmatova O. A., Milchakova N. A., Kovardakov S. A. Catalase activity of some red gelling algae in the different environmental condition of the Sevastopol coastal zone (Black Sea) // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 91–102.

The results of the catalase activity (AC) of gell-forming red algae *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, *G. spinosum* (S.G. Gmelin), *Laurencia coronopus* J. Agardh (agarophytes) and *Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon (carrageenophyte), growing in various ecological conditions in the coastal zone of the Sevastopol are represented. It is established that the AC values of *Ph. crispa* exceed those of *G. crinale*, *G. spinosum* and *L. coronopus* in 1.9–2.1, 1.5–3.2 and 2.6–23.2 times, respectively. A positive correlation of the AC red algae with the level of pollution and domestic contamination of water was found, while the magnitude of the response of AC *Ph. crispa* higher than in other species in 1.6–5.5 times. A statistically significant connection of AC gelling red algae with the depth was revealed. It is described by single-vertex curves for *G. spinosum* and *L. coronopus* with maximum at 3 and 3–5 m depths, respectively. For *Ph. crispa* are found increasing of AC doubled at the lower depth to 17 m, both in clear and heavily polluted water areas. By the average degree of contamination the maximum of AC *Ph. crispa* falls at a depth of 5 m, a slight decrease the value of this indicator is typical for depths of 10–15 m. Regardless of environmental conditions, the total antioxidant pool of *Ph. crispa* higher than that *G. crinale*, *G. spinosum* and *L. coronopus*, the values of their AC decrease as follows: *Ph. crispa* > *G. spinosum* > *G. crinale* > *L. coronopus*. The results of studies by the adaptation of the Black Sea gell-forming red algae to environmental conditions could be useful for the elaboration of their cultivation.

Key words: red algae, agarophytes, antioxidant system, catalase activity, pollution, depth, coastal zone, Sevastopol, the Black Sea.

Поступила в редакцию 12.02.18

УДК 572.782:595.371(571.51)

Соотношение красной и белой осевой мускулатуры у пяти пресноводных видов лососеобразных (Salmoniformes)

Яблоков Н. О.

Научно-исследовательский институт рыбохозяйственных водоемов
Красноярск, Россия
noyablokov@mail.ru

В работе приведена информация о распределении красной и белой скелетной мускулатуры у пяти представителей отряда Лососеобразные (Salmoniformes), обитающих в бассейне р. Енисей, среди которых: ленок *Brachymystax lenok*, хариус сибирский *Thymallus arcticus*, омуль арктический *Coregonus autumnalis*, сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*, тугун *Coregonus tugun*. Изучение распределения мускулатуры проводилось путем учета процентного соотношения двух типов мышечной ткани в серии поперечных срезов тела рыб в трех отделах: головном, туловищном и хвостовом. Для всех изученных представителей отряда характерно увеличение доли красной мускулатуры в хвостовом отделе тела. Средние доли красной мускулатуры в поперечном срезе тела рыб изменялись от 4,5 до 9,0 % и увеличивались в ряду «сиг – хариус – ленок – тугун/омуль», при этом доля красной мускулатуры у сига имела наименьшие значения во всех исследованных отделах. Обсуждается зависимость распределения разных типов скелетной мускулатуры от локомоторной активности и биотопических предпочтений рыб.

Ключевые слова: осевая мускулатура рыб, белая мускулатура, красная мускулатура, лососеобразные, Агул, Енисей, Красноярский край.

ВВЕДЕНИЕ

Скелетная мускулатура большинства видов рыб имеет неоднородную структуру и представлена двумя или тремя типами мышечной ткани (красной, белой и розовой), сгруппированными в обособленные пласты, различные в структурном и функциональном отношении (Luther et al., 1995).

Красные (медленные, тонические) мышцы обычно локализованы непосредственно под кожей, главным образом в районе боковой линии. Волокна красной мускулатуры однородны по размеру и характеризуются преобладанием аэробных процессов. Белые (быстрые, фазические) мышцы составляют основную часть скелетной мускулатуры, их волокна гетерогенны по размеру и функционируют преимущественно за счет анаэробных процессов. Красная мускулатура обеспечивает медленную, но продолжительную работу, белая, в свою очередь, поддерживает ритмичную работу красных мышц кратковременными интенсивными движениями. Розовая мускулатура расположена между пластами красной и белой мускулатуры и выполняет промежуточные функции (Аmineва, Яржомбек, 1984; Luther et al., 1995; Moyle, Cech, 2004).

Соотношение указанных типов мышечных тканей у разных видов рыб неодинаково и зависит от ряда факторов, важнейшим из которых является их двигательная активность (Sanger, Stoiber, 2001). Доля красной мускулатуры, как правило, высока у пелагических видов и активных хищников, принадлежащих к группе «стайеров» (Luther et al., 1995).

Сравнительные исследования различных аспектов морфологии и физиологии белой и красной мускулатуры рыб активно ведутся с конца 50-х годов (Ogata, 1958ab; Voddeke et al., 1959). Однако, несмотря на существенный прогресс в данной области, сведения о соотношении разных типов мышц (по объему) получены далеко не для всех систематических и экологических групп рыб. Относительно много данных опубликовано по

морским видам (Greek-Walker, Pull, 1975; Mosse, Hudson, 1977), в то время как пресноводные рыбы в этом отношении практически не исследованы (Панов, 1997).

Целью настоящей работы являлся анализ распределения красной и белой мускулатуры в осевом скелете представителей отряда лососеобразные, имеющих различные биотопические предпочтения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на пяти представителях отряда лососеобразные (Salmoniformes), принадлежащих к трем семействам: лососевые (Salmonidae) – ленок *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773); хариусовые (Thymallidae) – хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776); сиговые (Coregonidae) – омуль арктический *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776), сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788), тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814).

Отлов рыб производился в 2016–2017 годах на трех участках бассейна реки Енисей (рис. 1). Пробы хариуса, сига и тугуна собраны в сентябре 2017 года в Енисее в районе д. Сумароково (1526–1527 км от устья), омуля – в урочище Левинские пески (423–424 км от устья) в окрестностях города Дудинка в сентябре 2016 года. Леннок отловлен в верхней части реки Агул (правый приток второго порядка р. Енисей) в мае 2017 года.

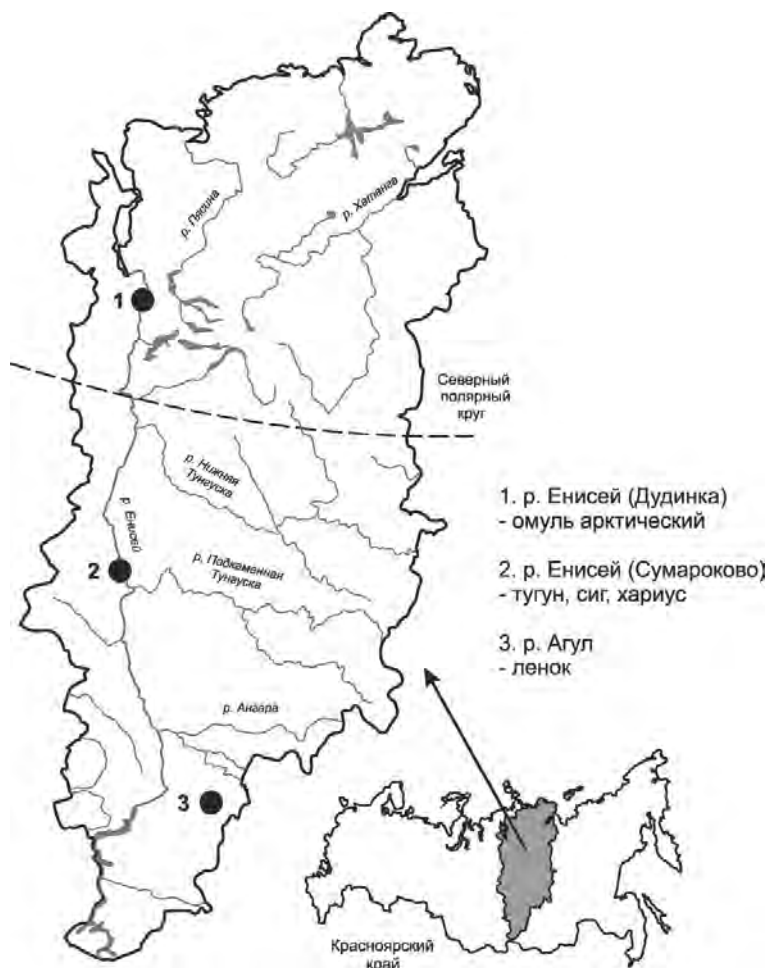


Рис. 1. Участки отлова рыб в бассейне реки Енисей (2016–2017 гг.)

У отловленных рыб измеряли линейные размеры (мм) и массу тела (г), после чего рыба замораживалась. Для определения возраста использовали чешую и отолиты (Мина, 1976).

Выборка сига и хариуса была представлена неполовозрелыми двухлетними особями, ленок, омуль и тугун – половозрелыми рыбами возрастом от 2 до 7+ лет (табл. 1).

Таблица 1

Биологические параметры исследованных рыб

Вид	TL±m, мм	SL±m, мм	W±m, г	Возраст, лет	N, экз.
Ленок	456±30	396±25	878±205	5–6+	3
Хариус сибирский	138±8	116±7	21±3	1+	10
Омуль арктический	387±4	338±3	523±9	6–7+	8
Сиг	136±4	11 ±3	25±2	1+	10
Тугун	104±2	90±1	11±1	2–3+	10

Примечание к таблице: TL – абсолютная длина тела; SL – промысловая длина тела; W – масса общая; N – число особей в выборке; m – стандартная ошибка среднего.

Для оценки соотношения красной и белой осевой мускулатуры выполняли поперечные срезы тушек замороженных рыб в трех отделах: головном (в районе грудных плавников), туловищном (в районе последнего луча спинного плавника) и хвостовом (в районе последнего луча анального плавника) (рис. 2). Полученные срезы фотографировали камерой TourCam 5.1 (TourTek, China) под бинокулярным микроскопом Микромед MC2 Zoom 2CR. Для срезов, превышающих поле обзора микроскопа, выполнялась серия из четырех фотографий, включающих пласти эпаксиальной и гипоксиальной мускулатуры правой и левой части среза соответственно. Красную мускулатуру учитывали как треугольные участки темного цвета, расположенные латерально между пласти эпаксиальной и гипоксиальной белой мышечной ткани (рис. 2). Измерение площади, занимаемой красной и белой мускулатурой, проводили на полученных фотографиях в графическом редакторе ImageJ 1.51r (NIH, USA).

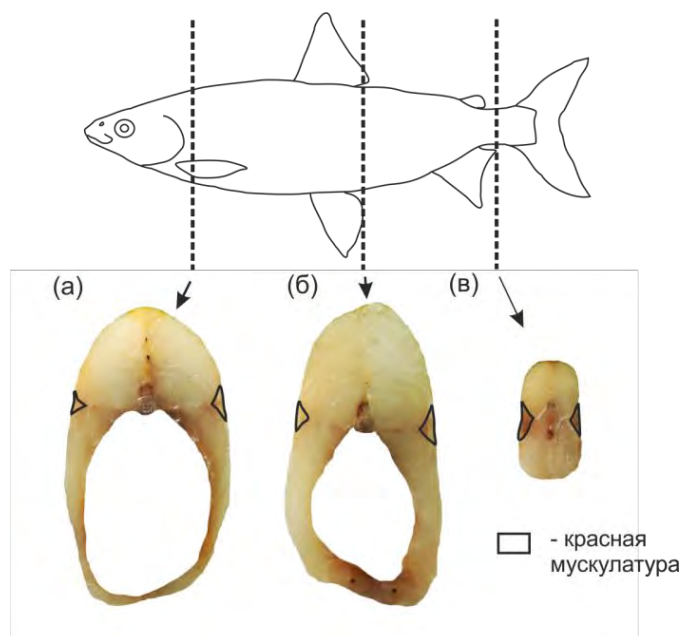


Рис. 2. Расположение участков поперечных срезов тела рыб (а – головной, б – туловищный, в – хвостовой)

Результаты измерений представлены процентными долями красной мышечной ткани (среднее ± стандартная ошибка среднего) в трех частях тела. Проверка нулевой гипотезы о равенстве относительной площади, занимаемой красными мышцами у разных видов рыб,

проведена с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в программе PAST 3.17 (Hammer et al., 2001). При отклонении нулевой гипотезы выполняли тест Тьюки по всем парам сравниваемых видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У всех исследованных видов рыб основную долю в площади поперечного сечения составляла белая мускулатура, суммарная доля красной не превышала 10 % (табл. 2). Средние значения доли красной мускулатуры увеличивались с 4,5 до 9,0 % в ряду «сиг – хариус – ленок – тугун/омуль». Для всех изученных видов наибольшая доля красной мускулатуры отмечена в хвостовом отделе. При анализе относительной доли волокон в туловищном отделе отмечены достоверные ($p < 0,05$) различия между тугуном, омулем и хариусом и сигом. В головном отделе отмечены достоверные отличия в доле красных волокон между ленком и тугуном и сигом. В хвостовом отделе количество красных мышечных волокон сига также было ниже, чем у других представителей.

Таблица 2

Доля (%) красной мускулатуры в поперечных срезах тела у пяти видов лососеобразных

Отдел	Вид рыбы					F	p
	Ленок	Хариус	Омуль	Сиг	Тугун		
Головной	$\frac{5,0 \pm 0,6^B}{3,8-6,0}$	$\frac{3,6 \pm 0,3^{AB}}{2,2-5,6}$	$\frac{3,8 \pm 0,2^{AB}}{3,0-5,0}$	$\frac{3,1 \pm 0,2^A}{2,4-4,4}$	$\frac{4,8 \pm 0,5^B}{3,3-7,9}$	4,31	0,006
Туловищный	$\frac{3,7 \pm 0,8^{AB}}{2,4-5,1}$	$\frac{4,3 \pm 0,4^{BC}}{2,3-5,9}$	$\frac{4,5 \pm 0,4^{BC}}{2,9-6,4}$	$\frac{2,6 \pm 0,1^A}{2,0-3,3}$	$\frac{5,6 \pm 0,4^C}{3,9-7,6}$	10,60	0,000
Хвостовой	$\frac{13,6 \pm 0,3^{BC}}{13,0-13,9}$	$\frac{10,2 \pm 0,9^{AB}}{7,0-14,4}$	$\frac{18,8 \pm 1,1^D}{12,3-21,9}$	$\frac{7,8 \pm 0,6^A}{4,4-9,9}$	$\frac{16,5 \pm 0,8^{CD}}{12,4-20,5}$	27,76	0,000
Среднее	$\frac{7,4 \pm 0,5^{BC}}{6,6-8,0}$	$\frac{6,0 \pm 0,4^{AB}}{4,4-7,9}$	$\frac{9,0 \pm 0,5^D}{6,2-10,2}$	$\frac{4,5 \pm 0,3^A}{3,4-5,8}$	$\frac{9,0 \pm 0,3^{CD}}{7,8-10,5}$	29,09	0,000

Примечание к таблице. Над чертой – среднее \pm стандартная ошибка среднего, под чертой – пределы. Значения, отмеченные одинаковыми буквенными индексами, не имеют достоверных различий при $p < 0,05$ (ANOVA, Тьюки тест).

Анализируя различия в соотношении красной и белой мускулатуры у исследованных видов, стоит отметить, что наибольшее количество красных волокон отмечалось у видов, имеющих смешанное планктонно-бентосное питание, – проходного арктического омуля и жилого тугуна. Далее в ряду следовал ленок – активный хищник со значительной долей зообентоса в питании. Наименьшее количество красной мускулатуры обнаружено у видов-бентофагов – хариуса и сига. При этом доля красной мускулатуры у хариуса была в полтора раза выше, чем у сига, что, судя по всему, обусловлено биотопическими предпочтениями видов. Хариус является обитателем открытой срединно-русловой части реки, сиг, в свою очередь, предпочитает закосы, затоны и слабопроточное побережье реки (Попов, 2007). Полученные данные полностью соответствуют материалам, представленным в обзоре Лютера с соавторами, демонстрирующим, что наиболее высокие доли красной мускулатуры характерны для пелагических видов рыб и активных хищников, принадлежащих к так называемой группе «стайеров» (Luther et al., 1995).

В целом, для исследованных представителей характерно увеличение доли красной мускулатуры в направлении от головного отдела к хвостовому. Аналогичная зависимость отмечена у многих видов пресноводных и морских рыб и, вероятно, связана с более высокой интенсивностью движений каудального отдела в процессе локомоции (Nag, 1972). Ранее МакЛоглином и Крамером (1991) на основании литературных данных была выявлена

корреляционная связь между долей красных мышечных волокон в хвостовом отделе тела и плавательной активностью для некоторых морских и пресноводных видов рыб. При этом четких различий между таксономическими группами обнаружено не было (McLaughlin, Kramer, 1991).

Анализ литературных данных о распределении разных типов мускулатуры показал, что для представителей отряда лососеобразные как для средне- и высокоактивных оксифильных рыб в целом характерно более высокое количество красных волокон, чем у большинства пресноводных видов рыб (табл. 3). Среди других представителей лососеобразных, по имеющимся литературным данным, у сельдевидного сига *Coregonus clupeaformis* (Mitchill, 1818) доля красной мускулатуры увеличивается от 2,5 до 11,0 % от головы к хвосту при среднем значении 5,8 % (Gill et al., 1989), у радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) – от 1,1 до 13,0 % при среднем значении 6,6 % (Nag, 1972). Ранее нами проводилась оценка распределения волокон красной и белой мускулатуры у хариуса, отловленного в районе д. Никулино (1735–1737 км от устья реки Енисей). Значения доли красной мускулатуры составили 4,3, 5,2 и 10,7 % для головного, туловищного и хвостового отделов соответственно при среднем значении 7,6 % (Яблоков, Жукова, 2017).

Таблица 3

Средние значения доли (%) красной мускулатуры (в поперечном срезе) у пресноводных видов рыб из разных отрядов

Отряд	Вид	Отдел				Источник
		Головной	Туловищный	Хвостовой	Среднее	
Лососеобразные	Ленок	5,0	3,7	13,6	7,4	Наши данные
	Хариус сибирский	3,6	4,3	10,2	6,0	Наши данные
		4,3	5,2	10,7	7,6	Яблоков, Жукова, 2017
	Омуль арктический	3,8	4,5	18,8	9,0	Наши данные
	Сиг-пыжьян	3,1	2,6	7,8	4,5	Наши данные
	Тугун	4,8	5,6	16,5	9,0	Наши данные
	Сиг сельдевидный	2,5	4,0	11,0	5,8	Gill et al., 1989
Форель радужная	1,1	4,4	13,0	6,6	Nag, 1972	
Карпообразные	Елец сибирский	5,7	6,3	10,8	7,6	Яблоков, Жукова, 2017
	Плотва обыкновенная	3,9	5,4	10,3	6,5	Broughton et al., 1981
	Толстоголов тупоносый	1,2	1,7	3,6	2,2	Gill et al., 1982
Щукообразные	Щука американская	1,3	1,7	5,2	2,7	Hoyle et al., 1986
	Щука-маскинонг	1,1	1,7	4,1	2,3	Hoyle et al., 1986
Окунеобразные	Окунь речной	1,5	1,9	2,7	2,0	Яблоков, Жукова, 2017

Таким образом, характер распределения красной и белой мускулатуры у изученных представителей отряда лососеобразные связан, прежде всего, с локомоторной активностью и биотопическими предпочтениями. Однако небольшой спектр изученных видов, представленных преимущественно особями одной размерной группы, не позволяет в

настоящей работе рассмотреть особенности распределения двух типов мышечных волокон в зависимости от роста рыб и предполагает дальнейшее изучение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы нами была произведена оценка распределения красной и белой скелетной мускулатуры у пяти представителей отряда лососеобразные, обитающих в реке Енисей. Средние доли красной мускулатуры в поперечном срезе тела рыб изменялись от 4,5 до 9,0 % и увеличивались в ряду «сиг – хариус – ленок – тугун/омуль». Для всех изученных представителей отряда характерно увеличение доли красной мускулатуры в хвостовом отделе тела. Наибольшее содержание красной мускулатуры отмечено для видов, характеризующихся планктонно-бентосным питанием (тугун, омуль), а также активного хищника (ленок). Наименьшее – у видов-бентофагов – хариуса и сига. При этом красная мускулатура сига, населяющего слабопроточное побережье реки, развита в меньшей степени, чем у хариуса, обитателя открытой срединно-русловой части реки. Анализ распределения красной мускулатуры у исследованных представителей, а также мускулатуры некоторых видов лососеобразных, известных по литературным данным, позволяет заключить, что количество красной мускулатуры в поперечном сечении тела рыб, по-видимому, связано с особенностями локомоции, а также биотопическими предпочтениями рыб.

Список литературы

- Аmineva B. A., Yrzhombek A. A. Физиология рыб. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 200 с.
- Мина М. В. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс: МОКСЛАС, 1976. – Ч. 2. – С. 31–37.
- Панов В. П. Морфологические и эколого-физиологические особенности мускулатуры некоторых пресноводных видов рыб: автореф. дис. доктора. биол. наук. – М.: Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева, 1997. – 37 с.
- Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2007. – 526 с.
- Яблоков Н. О., Жукова К. А. Морфологические особенности красной и белой мускулатуры некоторых представителей ихтиофауны Среднего Енисея // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы V научно-практической конференции молодых ученых с международным участием. – М.: Изд-во ВНИРО, 2017. – С. 305–309.
- Boddeke R., Slijper E. J. Histological characteristics of the body musculature of fishes in connection with their mode of life // K. Ned. Ak. Wetensch. Pro. Ser. C. – 1959. – Vol. 62. – P. 576–588.
- Broughton N. M., Goldspink G., Jones N. V. Histological differences in the lateral musculature of O-group roach, *Rutilus rutilus* (L.) from different habitats // Journal of Fish Biology. – 1981. – Vol. 18, N 2. – P. 117–122.
- Gill H. S., Weatherley A. H., Bhesania T. Histochemical characterization of myotomal muscle in the bluntnose minnow, *Pimephales notatus* Rafinesque // Journal of Fish Biology. – 1982. – Vol. 21, N 2. – P. 205–214.
- Gill H. S., Weatherley A. H., Lee R., Legere D. Histochemical characterization of myotomal muscle of five teleost species // Journal of fish biology. – 1989. – Vol. 34, N 3. – P. 375–386.
- Greek-Walker M., Pull G. A. A survey of red and white muscle in marine fish // Journal of Fish Biology. – 1975. – Vol. 7, N 3. – P. 295–300.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. – 2001. – N 4 (1). – 9 p.
- Режим доступа: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hoyle J., Gill H. S., Weatherley A. H. Histochemical characterization of myotomal muscle in the grass pickerel, *Esox americanus vermiculatus* (LeSeuer), and the muskellunge, *E. masquinongy* (Mitchell) // Journal of fish biology. – 1986. – Vol. 28, N 4. – P. 393–401.
- Luther P. K., Munro P. M. G., Squire J. M. Muscle ultrastructure in the teleost fish // Micron. – 1995. – 26, N 5. – P. 431–459.
- McLaughlin R. L., Kramer D. L. The association between amount of red muscle and mobility of fishes: a statistical evaluation // Environmental Biology of Fishes. – 1991. – N 30. – P. 369–378.
- Mosse P. R. L., Hudson R. C. L. The functional roles of different muscle fibre types identified in the myotomes of marine teleosts: a behavioural, anatomical and histochemical study // Journal of Fish Biology. – 1977. – Vol. 11, N 5. – P. 417–430.
- Moyle P. B., Cech J. J. Fishes: an Introduction to Ichthyology. – Prentice-Hall: Upper Saddle River, 2004. – 590 p.
- Nag A. C. Ultrastructure and adenosine triphosphatase activity of red and white muscle fibers of the caudal region of a fish, *Salmo gairdneri* // The Journal of cell biology. – 1972. – Vol. 55, N 1. – P. 42–57.
- Ogata T. (a) A histochemical study of the red and white muscle fibres. Part I: Activity of the succinoxidase system in muscle fibres // Acta Med. Okayama. – 1958. – Vol. 12. – P. 216–227.

Ogata T. (b) A histochemical study of the red and white muscle fibres. Part III: Activity of the cytochrome oxidase in muscle fibres // Acta Med. Okayama. – 1958. – Vol. 12. – P. 228–232.

Sanger A. M., Stoiber W. Muscle fiber diversity and plasticity // Fish physiology. – 2001. – Vol. 18. – P. 187–250.

Yablokov N. O. The ratio of red and white axial musculature in five freshwater Salmoniformes species // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 103–109.

The work provides information about the distribution of red and white skeletal muscles in five species of the order Salmoniformes, living in the Yenisei river system, such as: lenok *Brachymystax lenok*, siberian grayling *Thymallus arcticus*, arctic cisco *Coregonus autumnalis*, common whitefish *Coregonus lavaretus pidschian*, tugun *Coregonus tugun*. The study of the distribution of muscles was carried out by accounting of a percentage ratio of two types of muscular tissue in a series of transverse sections of fish body in three parts – head, trunk and tail. For all species an increase in the proportion of red musculature in the caudal part of the body is characteristic. The mean portions of the red musculature in the transverse section of the body of the fish varied from 4,5 to 9,0 % and increased in the row of the whitefish – grayling – lenok – tugun/cisco, while the proportion of red musculature in the whitefish had the lowest values in all the studied sections. The dependence of the distribution of different types of skeletal musculature on locomotor activity and biotopic preferences of fish is discussed.

Key words: axial musculature, white musculature, red musculature, Salmoniformes, Agul River, Yenisei River, Krasnoyarsk region.

Поступила в редакцию 12.01.18

УДК 594.124:591.134(262.5)

Биохимические индикаторы пластического роста у представителей морских *Vivalvia* (Черное море)

Щербань С. А.

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
Shcherbansa@yandex.ru

Представлен обзор собственных и литературных данных по биохимической индикации процессов пластического роста у массовых морских двустворчатых моллюсков Черного моря: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1783) и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Рассматривается применение таких основных индикаторных показателей, как содержание суммарных рибонуклеиновых кислот (РНК), ростового индекса РНК/ДНК, а также дополнительных: содержание белка, аминокислот, индексов СН/РНК, РНК/сухая масса и РНК/белок для оценки процессов белкового синтеза (соматического и генеративного) у моллюсков как в условиях естественного обитания и аквакультуры, так и при воздействии токсических соединений ПХБ (ароклор 1254) и ТДТМА (тетрадецилтриметиланнония бромид) в условиях эксперимента. Предложены различные аспекты применения данных показателей в гидробиологической практике.

Ключевые слова: мидия, устрица, анадара, суммарные рибонуклеиновые кислоты (сум.РНК), расчетный индекс РНК/ДНК, биосинтез белка, скорость роста, двустворчатые моллюски.

ВВЕДЕНИЕ

При изучении ростовых процессов у животных и у гидробионтов в частности находит широкое применение ряд методов, включающих получение и анализ морфометрических, физиологических и биохимических параметров. При использовании биохимических методов чаще всего проводится оценка таких показателей, как содержание суммарных фракций РНК, ДНК, содержание белка и расчетный индекс РНК/ДНК. Все они стали применяться достаточно давно и не потеряли значимости в виду своей универсальности, пластичности и относительной простоты. Данные по содержанию общего белка рассматриваются в данном случае не только как пластический компонент тканей – результат биосинтеза, но и как ретенция: результат процессов ана- и катаболизма тканей. На стандартных гидробиологических объектах, таких как устрицы, голубая мидия, американские лещи, атлантические виды сельди и окуня, было установлено, что индекс РНК/ДНК чувствителен к смене пищевых уровней и может служить показателем «мгновенной» скорости белкового синтеза (Wright, Martin, 1985; Robinson, Ware, 1988; Megurk, Kusser, 1992; Clemmesen, 1994 и др.). Авторы многих работ использовали индекс РНК/ДНК, называя его индексом мощности синтеза протеина, как в лабораторных экспериментах, так и при анализе популяционной динамики растущих в природе личинок, поскольку само их существование и рост прямо коррелируют с их пищевым статусом (Buckley, 1984; Canino, 1994; Clemmesen, 1989, 1994; Stillman et al., 1996 и др.).

Биохимический аспект изучения вопросов роста у морских двустворчатых моллюсков в природной среде обитания, так же, как и в аквакультуре, всегда был и остается актуальным, несмотря на приоритетность морфометрических методов оценки. Объектами таких исследований являлись мидии: черноморская – *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) (Дивавин, 1984; Щербань, 1991, 2000, 2010а, 2010б; Щербань, Вялова, 2008; Karavanceva, Shcherban, 2014) и калифорнийская – *Mytilus californianus* (Conrad, 1837) (Clemmesen, 1994; Danlhoff, Menge, 1996; Stillman et al., 1996 и др.); устрицы: *Crassostrea viridis* (Thunberg) (Hetzl, Wright, 1983 и др.) и *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1783) (Вялова и др., 2008);

черноморская анадара – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (= *Anadara inaequivalvis* (Bruguiera, 1789) (Щербань, 2010a; Shcherban, 2012; Ревков, Щербань, 2017 и др.; Krapal et al., 2014), а также мия – *Mya arenaria* (Linnaeus, 1758) (Mayrand et al., 1994) и чилийский гребешок – *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) (Martinez et al., 1992). Все эти виды являются массовыми и доступными для гидробиологических исследований, а некоторые из них и доминантами в экосистемах донных сообществ. Такой подход комплексной оценки анаболической активности тканей имел место и при исследовании двустворчатых моллюсков в аквакультуре (Martinez et al., 1992; Mayrand et al., 1994; Вялова и др., 2008).

Целью данной работы является анализ собственных и литературных данных по основным биохимическим параметрам и индексам роста, применяемым для характеристики тканевого биосинтеза белка (пластического роста) у представителей морских двустворчатых моллюсков, являющихся массовыми видами в экосистеме Черного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В тканях моллюсков (гепатопанкреас, жабры, нога, мантия, гонады) и общих гомогенатах (для устриц) определяли содержание свободных нуклеотидов (СН), суммарных рибонуклеиновых кислот (сум.РНК) и ДНК видоизмененным методом А. С. Спирина (Дивавин, 1984; Спирин, 1958), белка – по методу Лоури (Lowry, 1951), свободных аминокислот (АК) – по реакции с нингидрином (Камышников, 2004).

Исследуемые показатели измеряли спектрофотометрически (СФ-26). Результаты измерений выражали в мкг/мг сухой ткани и нг/мг сухой ткани (для аминокислотного пула). На основе полученных величин рассчитывали индексы тканевого биосинтеза. Статистическая обработка и графическое оформление данных выполнены с применением стандартного пакета Excel 97.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Черном море статус доминирующих двустворчатых моллюсков имеют мидии, митилиастеры и в перспективе устрицы, которых неоднократно пытались акклиматизировать в различных районах Крымского побережья еще с 80-х годов прошлого столетия. К массовому виду в последние 10 лет относят и нового вселенца – анадара.

Устрица *Crassostrea gigas*. Завезенная в 2007 году из питомника северо-атлантического побережья Франции в Черное море *C. gigas* стала марикультурным объектом. Оценка скорости роста ее молоди (спат 2 месяцев при длине 6,5мм) была проведена в условиях морской фермы (пос. Качивели, Крым) (Вялова и др., 2008). С целью выявления наиболее быстрорастущих линий устриц разной плоидности проводился мониторинг основных ростовых биохимических параметров (сум. РНК, содержания белка и индекса РНК/ДНК), а также динамики сухого вещества у диплоидных и триплоидных линий спата в процессе роста моллюсков в садках (5, 9 и 11 месяцев со дня посадки). Величины средних сухих масс тканей, содержания РНК и некоторых расчетных индексов приводятся в таблице 1.

По нашим данным, диплоидные линии устриц имели несколько больший объем мягких тканей (в среднем в 1,2–1,3 раза) при относительно равной массе створок и ее длине, чем триплоидные. Содержание сум. РНК у триплоидов, однако, значительно выше, чем у диплоидов, уже через 5 месяцев после посадки; через 9 месяцев наблюдалось снижение содержания, а следовательно, и темпов роста молоди обеих линий. Исходя из значений, можно констатировать, что в первые 5 месяцев после посадки интенсивность ростовых процессов у триплоидных форм устриц достоверно выше, значительно выше она и вплоть до достижения годовалого возраста, а процесс роста характеризуется скачкообразностью. Применение экспресс-методики позволило оценить «мгновенную скорость» ростовых процессов и онтогенетические особенности роста разных линий устриц на первых этапах искусственного выращивания.

Таблица 1

Содержание РНК, сухой массы тканей и величины ростовых индексов у *Crassostrea gigas* (Вялова и др., 2008)

Сроки посадки	W, сух. т, мг		РНК, мкг/мг		РНК / ДНК		РНК / сух. т, мг	
	Диплоиды	Триплоиды	Диплоиды	Триплоиды	Диплоиды	Триплоиды	Диплоиды	Триплоиды
Спат	-	-	1,14	4,34	-	-	-	-
5 месяцев	45,5	36,4	2,08	4,99	12,2	16,9	0,04	0,14
9 месяцев	37,1	30,3	1,21	3,74	4,4	6,8	0,03	0,12
11 месяцев	53,6	55,1	2,86	7,06	14,6	19,3	0,05	0,13

Примечание к таблице. Средняя сырая масса (общая) посаженного в садки спата составляла 308 ± 20 мг (диплоиды) и 228 ± 50 мг (триплоиды) при длине створок в $6,5 \pm 0,13$ мм. Линейные размеры исследуемых устриц у диплоидных линий (5 месяцев) – 40–45 мм, 9 месяцев – 60–65 мм, 11 месяцев – 74–78 мм; у триплоидных линий (5 месяцев. – 40–45 мм, 9 месяцев – 58–62 мм, 11 месяцев – 80–85 мм.

Черноморская мидия – наиболее изученный в этом отношении вид двустворчатых (Щербань, Аболмасова, 1991; Щербань, 1992, 2000, 2010; Вялова, 2000; Щербань, Вялова, 2008 и др.). Особенности цикла размножения этого вида позволяют создавать отдельно когорты производителей – самцов и самок – и изучать особенности половых продуктов после вымета, до оплодотворения и начала эмбриогенеза. Особенно это значимо в комплексе с оценкой биохимических характеристик гонад в преднерестовый и нерестовый периоды, а также в регенерирующих гонадах. До недавнего времени ощущался дефицит этих данных, а содержание их в выметанных половых продуктах не исследовалось. Проведенные работы на генеративной ткани самцов и самок мидий черной цветовой морфы на разных стадиях подготовки к нересту, а также постнерестовых гонадах (резорбция, 6 стадия) показали, что содержание нуклеиновых кислот заметно возрастает по мере созревания гонад от 1 до 4 стадии, достигая максимума на 5 стадии (нерест) (Щербань, Вялова, 2008 и др.). Так, к примеру, содержание сум. РНК у самцов 3–4 преднерестовой стадии в 1,9 раза ниже, чем в гонадах самцов, готовых к вымету; для самок эти различия составляют величину 2,1 раза (Щербань, Вялова, 2008; Karavanceva, Shcherban, 2014).

Таблица 2

Содержание РНК (мкг. мг⁻¹ сухой массы) и значения индекса РНК/ДНК в гонадах мидий в весенне-летний период (Karavanceva, Shcherban, 2014)

Стадия зрелости гонад	Самки		Самцы	
	РНК	РНК/ДНК	РНК	РНК/ДНК
1	$3,30 \pm 0,15$	-	$3,90 \pm 0,10$	-
2	$4,49 \pm 0,17$	-	$4,49 \pm 0,21$	-
3–4	$6,92 \pm 0,70$	10,7	$7,94 \pm 0,25$	15,6
5	$15,01 \pm 1,27$	15,4	$15,60 \pm 2,04$	9,2
6	$5,50 \pm 0,30$	1,7	$6,10 \pm 0,41$	15,9

В условиях температурной стимуляции нереста уровень синтеза повышался у самцов в 2 с лишним раза по сравнению с самками (Karavanceva, Shcherban, 2014), а в условиях природного нереста был одинаков (табл. 2). В эксперименте особо показательным был индекс РНК/ДНК, который в гонадах самцов был значительно выше (36,2), чем у самок

(5,5). Также по величинам количественного содержания ДНК в половых продуктах определялся предполагаемый объем личиночного материала и оплодотворяющая способность самцов. Выметанные половые продукты самцов характеризовались максимально высоким содержанием ДНК, в 8,9 раза выше, чем у самок, иными словами, предположительно на 1 выметанную яйцеклетку приходится 9 выметанных сперматозоидов. Такие данные для этого вида получены впервые (Караванцева, Щербань, 2010). Более детальная характеристика особенностей генеративного синтеза у нескольких основных цветовых морф мидий, включая редкую «альбиносную» морфу, а также половые различия этого процесса представлены в работе авторов (Щербань, Вялова, 2008). С высокой степенью достоверности данных определен фенотип депигментированной морфы («альбиносы») с высоким уровнем репродуктивного синтеза.

Более ранними исследованиями на природных популяциях *Mytilus galloprovincialis* (бухта Ласпи (район Южного берега Крыма) и бухта Казачья (Севастополь)) были получены данные по ростовым характеристикам соматической ткани (мантийные лепестки) и гонад у разновозрастных групп моллюска (Щербань, 2000). В результате проведенных на трех видах морф (черной, темно-коричневой и коричневой) исследований было показано, что имеют место достоверные различия биохимических ростовых параметров и выявлен фенотип (черной морфы) с максимальным темпом роста (Щербань, 2000). Также установлено, что общий тканевой гомогенат, полученный от сеголеток мидий сравниваемых цветовых морф, имеет те же фенотипические особенности, что и тканевые гомогенаты половозрелых моллюсков.

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* был обнаружен в Черном и Азовском морях в 80-е годы прошлого столетия и рассматривался как вид-вселенец (Gomoiu, 1984; Золотарев, 1987; Стадниченко, Золотарев, 2009). Его появление в Черном море связывают с судоходством, вызвавшим случайный занос личинок с балластными водами (Zaitsev, Mamaev, 1997; Шиганова, 2009) из умеренных широт северной части Тихого океана (Zenetos et al., 2004). Первые находки *A. kagoshimensis* у берегов Крыма датируются концом 1990-х – началом 2000-х годов (Ревков и др., 2002, 2004). Однако довольно быстро из малозаметного вселенца уже к 2013 году на ряде участков Крымского шельфа она превратилась в одну из руководящих форм бентоса со средней плотностью и биомассой до 83 экз./м² (max. 328) и 82 г/м² (max. 374) (Ревков, 2016). Обладая высокой толерантностью к таким факторам, как температура и соленость, а также выдерживая широкий диапазон содержания кислорода в среде, моллюск расселился преимущественно на глубинах от 7 до 25 м (Золотарев, 1987; Стадниченко, Золотарев, 2009). В настоящее время имеет место массовое оседание личинок на естественные субстраты и коллекторные установки мидийных и устричных ферм (Вялова и др., 2008). Несмотря на явное доминирование в некоторых экосистемах Черного моря не вызывал к себе особого интереса в силу того, что не нарушал баланса в структурах бентосных биогеоценозов и не являлся промысловым видом.

Особенности пластического роста и регенерации тканей природной популяции анадары, обитающей в Черном море, вплоть до 2008 года не исследовались. В общей проблеме вопросов роста известны лишь фрагментарные данные морфометрических показателей, линейных и весовых приростов, скоростей линейного роста и особенностей аллометрии створок (Чихачев и др., 1994; Пиркова, 2012; Финогенова и др., 2012; Жаворонкова, Золотарев, 2014). Так, в работе А. В. Пирковой (2012) представлены модели весового и линейного роста на разных стадиях роста моллюска в условиях аквакультуры, сезонные зоны роста изучены А. С. Чихачевым (1994). Моллюск растет значительно медленнее других массовых двустворчатых моллюсков Черного моря, таких, как мидии и устрицы (Ревков и др., 2004; Вялова и др., 2008; Щербань, 2000). После оседания за 2–2,5 года анадара может достигать лишь размеров 14–20 мм, а в условиях аквариума значительно меньших (Ревков и др., 2002). Средняя длина анадары в возрасте 3–4 года в районе дельты Дуная составляет 23,7–29,8 мм (Стадниченко, Золотарев, 2009). Средний размер раковины моллюска в Черном море – 11–30 мм (Стадниченко, Золотарев, 2009).

Исследованиями на трех размерно-возрастных группах (предположительный возраст их составил 2,5, 3 и 3,5 лет) получены данные по тканевой специфике роста соматических органов моллюска, обитающего в природной среде, а также в эксперименте при дефиците пищи и аноксии (Щербань, 2010а; Shcherban, 2012). Полученные данные свидетельствовали о разнонаправленности процессов тканевого биосинтеза белка. По нашим данным, в условиях естественного обитания наиболее высокая анаболическая активность была свойственна жабрам и мантии моллюска (табл. 3). Это особенно было выражено у мелкоразмерных особей (14–17 мм и 18–21 мм). Так, у этих групп уровень РНК в жабрах и мантии был самым высоким (12,37–16,32 мкг мг⁻¹ сухой ткани). При этом с увеличением размеров моллюска (размерная группа 22–27 мм) в мантии, а также гепатопанкреасе отмечали снижение содержания РНК более чем в 2 раза, что подтверждено и величиной индекса РНК/ДНК (3,2 для гепатопанкреаса и 3,9 для мантии).

Таблица 3

Содержание сум. РНК и величины индекса РНК/ДНК в тканях разноразмерных групп анадары *Anadara inaequivalvis* (Щербань, 2010а)

Ткани	Размерно-возрастные группы					
	14–17 мм		18–21 мм		22–27 мм	
	РНК	РНК/ДНК	РНК	РНК/ДНК	РНК	РНК/ДНК
Жабры	16,06	9,6	12,37	5,6	13,92	6,4
Мантия	16,32	8,1	14,46	6,9	5,41	3,9
Гепатопанкреас	-	-	5,64	3,7	7,80	3,2
Нога	5,31	4,9	4,99	4,8	6,12	4,3

Процессы белкового синтеза в структурах ноги у всех исследуемых групп протекали без выраженных отличий, о чем свидетельствуют как значения сум. РНК (4,99–6,12), так и величины индекса РНК/ДНК (от 4,3 до 4,9). Самые низкие значения индекса были получены для гепатопанкреаса.

Создание условий глубокого недостатка кислорода (внешняя аноксия), в которых моллюск может оказаться в силу своего образа жизни (глубина, погруженность в грунт), является важным моментом для интерпретации его метаболической адаптивности в целом и уровня белкового обмена в частности. Для оценки особенностей протекания этих процессов применялись вышеописанные параметры, включая также пул свободных нуклеотидов (СН) и пул свободных аминокислот (АК) (табл. 4 и 5). Учитывая, что дефицит пищи испытывали моллюски как в контроле, так и в опыте, изменение исследуемых показателей следует рассматривать как результат влияния внешней аноксии. В таблице 4 представлены параметры, характеризующие анаболическую активность тканей анадары и уровень конечного продукта – белка.

Показательными являются все 3 индекса, хорошо коррелирующие между собой: СН/РНК (снижается в 1,5–2 раза), РНК/Белок (снижается в 1,5 раза) индекс РНК/ДНК – в 1,3–3,0 раза в гепатопанкреасе и жабрах. В структурах ноги наблюдалось синхронное увеличение значений этих же индексов. Все это подтверждает разнонаправленность процессов тканевого белкового синтеза у анадары в экстремальных условиях.

Величина индекса РНК/ДНК применяется также для оценки процессов биосинтеза белка и регенерации тканей у двустворчатых моллюсков (включая черноморские виды) при воздействии неблагоприятных и экстремальных факторов (Canino, 1994; Stillman et al., 1996; Солдатов и др., 2005; Bowen, 2005; Щербань, 2010б). По данным А. А. Солдатов и С. А. Щербань (Солдатов и др., 2005; Щербань, 2010б), у черноморских мидий в условиях действия токсических соединений (полихлорированные бифенилы (ПХБ) и тетрадецилтриметиланноний бромида (ТДТМА)) величина индекса характеризовала уровень и направленность белкового синтеза в соматических и генеративных тканях и процессы

регенерации в жабрах. Было установлено, что величина индекса РНК/ДНК отражала угнетение процессов регенерации в жабрах и свидетельствовала о наличии выраженного токсического эффекта: контрольные значения сум. РНК и РНК/ДНК в разных тканях мидий, подверженных токсической нагрузке, были значительно выше экспериментальных. Исключение составляли лишь гонады. Концентрация РНК и индекс РНК/ДНК в жабрах мидий значительно превышали таковые значения для других тканей, что подтверждало высокую скорость роста и регенерации жаберных структур (табл. 6).

Таблица 4

Содержание свободных нуклеотидов (СН), нуклеиновых кислот, amino-кислотного пула (АК) и белка в тканях *Anadara inaequivalvis* в условиях аноксии ($M \pm m$) (по Shcherban, 2012)

Условия опыта	СН, мкг мг ⁻¹	РНК, мкг мг ⁻¹	ДНК, мкг мг ⁻¹	РНК/ДНК	АК, нг мг ⁻¹	Белок, мкг мг ⁻¹
Жабры						
Нормоксия	1,95±0,18	15,5±1,9	0,8±0,06	19,3	199,0±25	47,2±22
Аноксия	0,57±0,05	9,0±1,20	1,4±0,10	6,4	337,1±29	38,0±44
Гепатопанкреас						
Нормоксия	1,51±0,09	10,4±1,5	1,0±0,10	10,4	353,0±65	142,1±90
Аноксия	0,97±0,04	9,6±0,9	1,2±0,30	8,0	435,5±39	112,0±80
Нога						
Нормоксия	0,80±0,09	4,7±0,11	1,1±0,10	4,2	88,6±60	42,0±36
Аноксия	1,25±0,13	7,2±0,41	0,9±0,11	8,0	108,1±55	30,8±5

Таблица 5

Средние величины ростовых расчетных индексов в тканях анадары *Anadara inaequivalvis* в условиях аноксии

Условия опыта	СН/РНК	РНК/Белок	РНК/ДНК
Жабры			
Нормоксия	0,12	0,32	19,3
Аноксия	0,06	0,23	6,4
Гепатопанкреас			
Нормоксия	0,14	0,09	10,4
Аноксия	0,10	0,07	8,0
Нога			
Нормоксия	0,17	0,11	4,2
Аноксия	0,17	0,23	8,0

Наибольший токсический эффект ароклора 1254 выявлен для жабр моллюска. В ткани явно угнетались процессы регенерации. Добавление его в среду в концентрации приводило к снижению содержания в жабрах СН (с 0,32 мкг мг⁻¹ до 0,10 мкг мг⁻¹) и РНК (с 1,24 мкг мг⁻¹ до 0,89 мкг мг⁻¹ сухого веса). Индекс РНК/ДНК снижался в 2,3 раза, что свидетельствовало о замедлении процессов белкового синтеза в этом органе. Реакция тканевых структур гепатопанкреаса и ноги была практически одинакова. В гонадах, напротив, отмечали активизацию ростовых процессов, скорее всего, как проявление одной из адаптационных

стратегий, направленных на вывод токсинов из организма (Солдатов и др., 2005). Уровень РНК повышался в 2,1 раза, а индекс РНК/ДНК – в 2,7 раза.

Таблица 6
Содержание сум.РНК и значения индекса РНК/ДНК в тканях *Mytilus galloprovincialis* в условиях действия ПХБ (ароклор 1254) (Солдатов и др., 2005)

Ткани моллюска	РНК, мкг мг ⁻¹ сухого веса		РНК/ДНК	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Нога	1,13±0,15	1,61±0,17	8,8	9,9
Жабры	1,24±0,14	0,89±0,05	11,7	5,0
Гепатопанкреас	0,61±0,30	0,63±0,03	5,0	5,6
Гонады	0,32±0,04	0,67±0,04	1,5	4,1

Введение в среду ТДТМА вызывало снижение содержания РНК во всех исследуемых соматических тканях мидий (жабрах, ноге и гепатопанкреасе) в 1,4–1,5 раза. При этом пул свободных нуклеотидов не претерпевал существенных изменений. Одновременно отмечали понижение значений индекса РНК/ДНК, что также отражало угнетение процессов биосинтеза белка в данных органах (табл. 7).

Таблица 7
Содержание сум.РНК и значения индексов соматического роста в тканях *Mytilus galloprovincialis* в условиях действия ТДТМА (Щербань, 2010б)

Ткани моллюска	РНК, мкг мг ⁻¹ сухого веса		СН / РНК		РНК / ДНК	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Жабры	1,25±0,13	0,84±0,01	1,0	1,8	14,8	10,0
Гепатопанкреас	1,07±0,11	0,70±0,04	2,3	3,8	15,2	8,7
Нога	0,86±0,06	0,62±0,05	2,0	3,3	14,3	10,3

Между индексами наблюдалась обратная корреляция: СН/РНК увеличивался в 1,6 раза, РНК/ДНК снижался в 1,4–1,7 раза.

Мидии, устрицы и анадара – основные и наиболее изученные виды моллюсков Черного моря. На уровне субдоминант в Черном море обитают виды двустворчатых моллюсков, в основном приуроченные к рыхлым грунтам. Они могут входить в состав «поясных» сообществ шельфа или образовывать локальные биоценозы. К ним можно отнести *Chamelea gallina*, *Modiolula phaseolina*, *Mutillaster lineatus*, 2 вида рода *Abra*: *A. alba* и *A. nitida*. На настоящий момент исследований по биохимической индикации роста на этих видах не проводилось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главными аспектами применения рассмотренных выше показателей в гидробиологической практике могут быть следующие:

- использование индекса РНК/ДНК в качестве индикаторного индекса «мгновенной скорости» роста организмов на ювенильных и ранних стадиях развития;
- использование индекса РНК/ДНК, величин содержания сум.РНК и белка для характеристики особенностей синтеза белка (и его тканевой ретенции) в связи с годовыми жизненными циклами в оценке тканевых и онтогенетических особенностей этого процесса;

- применение величин РНК/ДНК в качестве индекса пищевого стресса (пищевой обеспеченности);
- использование основных индикаторов роста (содержание сум. РНК и РНК/ДНК) в практике хозяйств, культивирующих двустворчатых моллюсков, для прогнозирования наиболее благоприятных периодов сбора моллюсков;
- анализ тканевой специфики синтеза белка у гидробионтов для оценки негативного воздействия неблагоприятных и экстремальных факторов с помощью индекса РНК/ДНК и значения сум. РНК;
- применение в комплексе с другими физиолого-биохимическими параметрами, включая показатели активности ряда ферментов, для интерпретации общего и белкового метаболизма изучаемых объектов.

Благодарности. Автор выражает благодарность аспирантке отдела физиологии животных и биохимии ИнБЮМ Т. И. Андреевко за любезно предоставленные данные по аминокислотному составу тканей анадары.

Список литературы

- Андреевко Т. И., Солдатов А. А., Головина И. В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // Доп. НАН України. – 2009. – № 7. – С. 155–160.
- Вялова О. Ю., Бородин А. А., Щербань С. А. Первые результаты вселения и выращивания тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* различной плоидности в Черном море // Материалы 3-й междунар. научно-практ. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Владивосток, 8–10 сент. 2008 г.). – Владивосток, 2008. – С. 231.
- Дивавин И. А. Нуклеиновый обмен черноморских гидробионтов в различных бухтах юго-западного побережья Крыма // Экология моря. – 1984. – Вып. 2. – С. 48–51.
- Жаворонкова А. М., Золотницкий А. П. Характеристика аллометрического роста двустворчатого моллюска анадары (*Anadara inaequivalvis*) Керченского пролива // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 128–133.
- Золотарев В. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Черного моря // ДАН СССР. – 1987. – Т. 297. – С. 501–503.
- Камышников В. С. Справочник по клинично-биохимическим исследованиям и лабораторной диагностики // М.: МЕДПРЕСС-информ, 2004. – 501 с.
- Караванцева Н. В., Щербань С. А. Сравнительный анализ содержания нуклеиновых кислот в генеративной ткани и половых продуктах черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Материалы междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов и экосистем морских и пресных вод проблемы и пути решения», посвящ. 100-летию со дня рождения Г. В. Никольского (Ростов-на-Дону, 20–23 сент. 2010 г.). – Ростов-на-Дону, 2010. – С. 164–168.
- Пиркова А. В. Рост двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia) в Черном море при садковом выращивании // Материалы VII Междунар. конф. «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона». Керчь, ЮгНИРО, 20–23 июня 2012 г. – 2012. – Т. 2. – С. 73–78.
- Ревков Н. К. Особенности колонизации Черного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 2. – С. 3–17.
- Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Николаенко Т. В., Колесникова Е. А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Черного моря // Океанология. – 2002. – Т. 42, № 4. – С. 561–571.
- Ревков Н. К., Костенко Н. С., Киселева Г. А., Анистратенко В. В. Тип Моллюски Mollusca Cuvier, 1797 // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции и 25-летию Карадаг. природн. заповедника НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 399–435.
- Ревков Н. К., Щербань С. А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Черном море // Экосистемы. – 2017. – Вып. 9 (39). – С. 47–57.
- Спирин А. С. Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот // Биохимия. – 1958. – Т. 23, № 5. – С. 656–662.
- Стадниченко С. В., Золотарев В. Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – Вып. 20. – С. 268–261.
- Солдатов А. А., Бочко О. Ю., Щербань С. А., Головина И. В. и др. Биохимические эффекты полихлорированных бифенилов на организм черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* // Морской экологический журнал. – 2005. – Вып. 1. – С. 105–112.
- Финогенова Н. Л., Куракин А. П., Ковтун О. А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в Черном море // Гидробиологический журнал. – 2012. – Т. 48, № 5. – С. 3–10.

- Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. – 1994. – Т. 3. – С. 40–45.
- Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии // Автореф. дисс.... докт. биол. наук. – М., 2009. – 56 с.
- Щербань С. А. Особенности соматического и генеративного роста у некоторых цветковых морф мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 77–81.
- Щербань С. А. Тканевые особенности белкового синтеза у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bruguere) в условиях нормы и при дефиците пищи // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія біол. Спец. вып. «Гідроекологія». – 2010а. – № 3 (44). – С. 323–327.
- Щербань С. А. Влияние тетрадецилтриметиламмоний бромида (ТДТМА) на белковый биосинтез тканей двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Материалы между. конф. «Экология водных беспозвоночных», посв. 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского (Борок, 30 окт. – 2 нояб. 2010 г.). – Борок, 2010б. – С. 361–364
- Щербань С. А., Аболмасова Г. И. Рост мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в бухте Ласпи Черного моря // Биология моря. – 1991. – № 2. – С. 82–89
- Щербань С. А., Вялова О. Ю. Половые и фенотипические особенности содержания РНК в гонадах черноморских мидий // Допов. НАН України. – 2008. – № 2. – С. 166–170.
- Bowen K. L., Johannsson O. E., Smith R., Schleichriem C. RNA/DNA and protein Indices in Evaluating Growth and Condition of Aquatic Organisms: A Review // Ann. Conf. Great Lakes Res. – 2005. – Vol. 48. – P. 34–39.
- Buckley L. Y. RNA-DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea // Mar. Biol. – 1984. – N 80. – P. 291–298.
- Canino M. F. Effects of temperature and food availability on growth and RNA/DNA ratios of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) eggs and larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1994. – Vol. 175, N 1. – P. 1–6.
- Clemmesen C. M. RNA/DNA ratios of laboratory-reared and wild herring larval determined with a highly sensitive fluorescence method // J. Fish. Biol. – 1989. – Vol. 35. – P. 331–333.
- Clemmesen C. M. The effect of food availability, age, or size on the RNA/DNA of individual herring larval: laboratory calibration // Mar. Biol. – 1994. – Vol. 118, N 3. – P. 377–382
- Danlhoff E. P., Menge B. A. Influence of phytoplankton concentration and water exposure on the ecophysiology of *Mytilus californianus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – Vol. 144. – P. 97–107.
- Gomoiu M. T. *Scapharca inaequivalvis* (Bruguere) a new species in the Black Sea // Cercet. Mar. Rech. Mar. – 1984. – N 17. – P. 131–141.
- Hetzel E. W., Wright D. A. The use of RNA/DNA ratios as an indicator of nutritional stress in the american oyster, *Crassostrea virginica* // Estuaries. – 1983. – Vol. 6, N 3. – P. 259–265.
- Junio M. A., Gobb J. S. Estimation of recent growth of field-caught postlarval american lobsters, *Hemarus americanus*, from RNA:DNA ratios // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1994. – Vol. 51, N 2 – P. 284–297.
- Karavanceva N. B., Shcherban S. A. Content of nucleic acids in gonads, sperms and eggs of the mussel *Mytilus galloprovincialis* at natural condition and thermal stimulation // Hydrob. J. – 2014. – Vol. 50, Is. 6. – P. 47–52.
- Krapal A. M., Popa O. P., Levarda A. F., Iorgu E. I., Costache M., Crocetta F., Popa L. O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa. – 2014. – Vol. LVII (1). – P. 9–12.
- Lowry O. H., Rosenbrough A. L., Forr A. L. Protein measurement with Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193, N 1. – P. 265–275.
- Mayrand, E. J., Pellerin-Massicotte, Vincent B. Small scale variability of biochemical indices of growth in *Mya arenaria* (L) // J. Shellfish Res. – 1997. – Vol. 13. – P. 199–205.
- Mathers E. M., D. F. Houlihan, M. J. Cunningham. Nucleic acid concentrations and enzyme activities as correlates of growth rate of the saithe *Pollachius virens*: Growth-rate estimates of open sea fish // Mar. Biol. – 1992. – Vol. 112 – P. 361–369.
- Martinez G., Torres M., Uribe E. et al. Biochemical composition of broodstock and early juvenile *Chilean scallops*, *Argopecten purpuratus* L. held in two different environments // J. Shellfish Res. – 1992. – Vol. 11, N 2 – P. 307–313.
- Megurk M. D., Kusser W. C. Comparison of three methods of measuring RNA and DNA Concentration of Individual Pacific Herring *Clupea pallasii* Larval // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1992. – Vol. – 49. – P. 967–974.
- Menge B. A., Daley B. A., Lubchenco J. et al. Top-down and bottom-up regulation of New Zealand rocky intertidal communities // Ecol. Monogr. – 1999. – Vol. 69. – P. 297–330.
- Miglavys I., Jobling M. Effect of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic char *Salvelinus alpinus* with particular respect to compensatory growth // J. Fish. Biol. – 1989. – Vol. 34. – P. 947–957.
- Robinson S. M., Ware D. M. Ontogenetic development of growth rates in larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasii*, measured with RNA:DNA ratios in the Strait of Georgia, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1998. – Vol. 45. – N 8. – P. 1422–1429.
- Rooker J. R., Holt G. J. Application of RNA/DNA ratios to evaluate the condition and growth of larval and juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*) // Mar. Freshwat. Res. – 1996. – Vol. 47. – P. 12–18.
- Stillman H.B Dahlhoff E. P., Somero G. N. Biochemical indicators of physiological state in the intertidal mussel *Mytilus californianus* // The Physiologist. – 1996. – Vol. 37 – P. 921.

Shcherban S. A. Tissue peculiarities of the protein anabolism in bivalve mollusk *Anadara inaequivalvis* in norm, under foot deficit and anoxia // Hydrobiol. J. – 2012. – Vol. 48, N 2. – P. 21–29.

Wright D. A., Martin F. D. The effect of starvation on RNA:DNA ratios and growth of larval striped bass, *Morone saxatilis* // J. Fish. Biol. – 1985. – Vol. 27. – P. 479–485.

Zaitzev Yu., Mamaev V. Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Decline // New York Black Sea Envir. Ser. – 1997. – N 3. – 208 p.

Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J. List of Exotic Molluscs. *Anadara inaequivalvis* (web-страница) // CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean. Molluscs. – 2004. – Vol. 3. (<http://www.ciesm.org/atlas/Anadarinaequivalvis.html>).

Shcherban S. A. Biochemical indicators of somatic growth processes of marine Bivalvia (Black Sea) // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 110–119.

The review from personal observation and literary data on the biochemical indications of somatic growth processes in mass-marine bivalve mollusks of the Black Sea: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1783) and *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) is presented. The application of such main indicators such as the content of total ribonucleic acids (RNA), growth index of RNA/DNA as well as additional protein, amino acid, indexes of SN/RNA, RNA/dry mass and RNA/protein for evaluating the processes of protein synthesis (somatic and generative) in mollusks is reviewed; both under conditions of natural habitat and aquaculture, and under the influence of experimental toxic compounds (PCBs (arclor 1254) and TDTMA (tetradecyltrimethylammonium bromide), experimental conditions). Various aspects of the applications of these parameters in hydro-biological practice are attached.

Key words: *Mytilus galloprovincialis*, *Crassostrea gigas*, *Anadara kagoshimensis*, total RNA, RNA/DNA index, protein synthesis, growth rates, bivalvia mussels.

Поступила в редакцию 04.03.18

УДК 574.583

Экосистемная роль пространственно-временной неоднородности в питании планктонных ракообразных

Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В.

*Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
snickolai@yandex.ru, lena_anufrieva@mail.ru*

Агрегированное распределение планктонных ракообразных и наличие у них суточных ритмов питания – феномены хорошо известные. В то же время значение пространственной неоднородности и временной изменчивости в питании рачков в устойчивом функционировании системы «фитопланктон – зоопланктон» недостаточно изучено. Используя многочисленные данные полевых и экспериментальных исследований, на основе описанных ранее ментальных и численных моделей авторы проанализировали возможную экосистемную роль пространственно-временной неоднородности питания планктонных ракообразных. Наличие суточных ритмов питания максимизирует продуктивность микроводорослей и рачков, стабилизируя устойчивость системы «фитопланктон – зоопланктон» и понижая вероятность ее вырождения. Формирование агрегаций животными определяется их двигательными реакциями на концентрацию водорослей, при определенном алгоритме поведения скоплений пространственная неоднородность их питания также ведет к максимизации продукции микроводорослей и рачков, стабилизации системы «фитопланктон – зоопланктон».

Ключевые слова: планктон, суточные ритмы питания, трофические отношения, агрегированность распределения.

ВВЕДЕНИЕ

Основная первичная продукция на планете создается в гидросфере фитопланктоном (Пиневиц, 2005), обеспечивая функционирование всех вышележащих трофических уровней. Зоопланктон, животные и протисты вместе играют фундаментальную и многогранную роль в использовании первичной продукции в функционировании водных экосистем (Steinberg, Landry, 2017). Одним из важных звеньев в передаче энергии и органического вещества от первичных продуцентов к консументам второго и выше порядков являются планктонные животные: копеподы, кладоцеры, зуфаузиды, сальпы, аппендикулярии, птероподы и др. (Кушинг, 1979; Frederiksen et al., 2006; Steinberg, Landry, 2017). Обобщение данных по всему Мировому океану показывает, что суммарно 12 % океанической первичной продукции потребляется мезозоопланктоном, при этом выедаемая доля в разных районах колеблется от 2 до 100 % (Calbet, 2001). Для понимания функционирования морских и озерных экосистем, как правило, ключевую роль играет знание взаимоотношений в системе «микроводоросли – зоопланктон» (МЗ) и факторов, на нее влияющих. Множественность компонент и связей в этой системе порождает «проклятие многомерности», что ведет к невозможности понимания сложности систем. Для теоретического анализа и понимания различных закономерностей и механизмов реальную систему необходимо мысленно упростить, рассматривая лишь отдельные ее аспекты.

Пространственная и временная неоднородность распределения зоопланктона является важной экосистемной особенностью, влияющей на структуру и динамику трофических отношений, циклы биогенов и функционирование экосистем в целом (Petipa, Makarova, 1969; Pinel-Alloul, 1995). Однако несмотря на большое число исследований многие аспекты взаимоотношений в системе «фитопланктон – зоопланктон» все еще нельзя считать достаточно изученными и понятными. Среди них вопросы оценки роли пространственной неоднородности и временной изменчивости в устойчивом функционировании системы МЗ, важность которых осознана учеными-гидробиологами и интенсивно изучается (Ивлев, 1955;

Petipa, Makarova, 1969; Steele, 1978; Ambler, 2002; Михеев, 2006), но от целостной картины мы все еще далеки.

Цель данной работы – на основе имеющихся в литературе данных полевых и экспериментальных исследований проанализировать влияние пространственно-временной изменчивости на трофические отношения в мысленно упрощенной системе МЗ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Суточные ритмы планктонных ракообразных и их экологическая роль. Наличие суточных ритмов пищевого поведения и интенсивности питания показано у большинства видов планктонных копепод, в том числе и не совершающих протяженные вертикальные миграции (Петипа, 1958, 1964; Шадрин и др., 1983; Head et al., 1985; Ishii, 1990; Pasternak, 1995; Calbet et al., 1999, 2007), а также у представителей других групп ракообразных (Haney, 1985; Makinol et al., 1996; Nakagawa et al., 2003). Широкая распространенность этих ритмов в природе позволяет считать их важным элементом функционирования водных экосистем (Petipa, Makarova, 1969; McAllister, 1970). В данной работе авторы коснутся лишь некоторых аспектов возможной экосистемной роли этих ритмов.

Первичная продукция фитопланктона в водоеме определяется не только абиотическими факторами (освещенность, температура, концентрация биогенов и т. д.), но и существующими биотическими взаимодействиями, среди которых можно отметить выедание микроводорослей и регенерацию биогенных элементов зоопланктоном (Кушинг, 1979; Frederiksen et al., 2006). Ранее было проанализировано влияние ритмов питания зоопланктона на первичную продукцию (Petipa, Makarova, 1969; McAllister, 1970). Показано, что наличие ритмов питания по сравнению с постоянным выеданием способно вести к увеличению первичной продукции фитопланктона. Особенно сильно это положительное влияние выражено в том случае, когда питание зоопланктона начинается вечером и завершается в предутренние часы, что, как правило, и наблюдается в природе. Подобная закономерность отмечена у морских и пресноводных планктонных ракообразных (Петипа, 1958, 1964; McAllister, 1970; Черепнина, 1980; Haney, 1985; Makinol et al., 1996). Наиболее часто у копепод отмечается преобладание ночного питания над дневным, но бывают и другие случаи (Tiselius, 1988; Dagg et al., 1989; Atkinson et al., 1992). В районе Чесапикского залива (США) показано, что на прибрежных станциях интенсивность питания копепод часто выше ночью, а в центральном районе дневная и ночная скорости бывают одинаковыми или интенсивность дневного питания даже выше (Roman et al., 1988).

С помощью численных экспериментов на максимально упрощенной модели можно проанализировать не только характер влияния режима питания на фитопланктон и его продуктивность, но и на суммарный рацион рачков за несколько суток. Такие эксперименты были проведены и описаны ранее (Шадрин и др., 1983), поэтому здесь вкратце приведена их методология и основные выводы. Скорость потребления водорослей копеподами от критического значения до 500–1000 кл/мл прямо пропорциональна концентрации водорослей (Петипа, Тен, 1971; Ковалева, 1977). Исходя из этого, можно представить мгновенную скорость изменения концентрации водорослей в виде дифференциального уравнения, где учтены мгновенные скорости деления клеток водорослей, их смертности и выедания рачками. Было рассмотрено два примера с разным соотношением величин (концентрация водорослей, концентрация рачков, скорость деления клеток и режима их выедания), но постоянной скоростью питания. Результаты интегрирования этого уравнения для случаев непрерывного и периодического выедания (оба варианта) представлены на рисунке 1. Как видно из рисунка, ход концентрации фитопланктона был разным при двух режимах выедания в обоих примерах, но через несколько дней концентрация водорослей при периодическом питании рачков была выше в обоих случаях. В первом примере концентрация при постоянном питании на 7 день составила 1,5 кл/мл, а при периодическом – 80 кл/мл, во втором примере на 5 день – 61 кл/мл и 500 кл/мл соответственно. Исходя из этих кривых изменения концентрации клеток, рассчитан суммарный рацион среднего рачка за несколько дней. В первом примере суммарный рацион рачков за 7 суток был в два раза выше в случае периодического питания, а во втором – за 5 дней почти в три раза выше. Следует заметить, что в случае первого примера

падение концентрации водорослей почти до нуля не позволило бы генерации рачков закончить развитие.

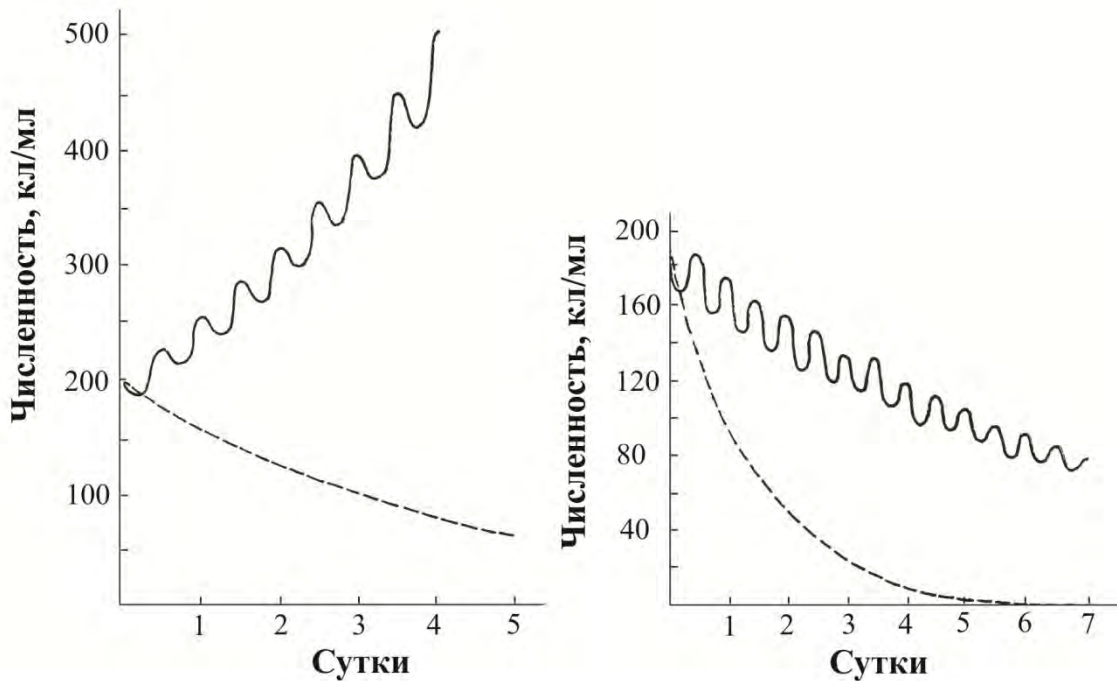


Рис. 1. Изменение численности клеток микроводорослей при разных режимах их выедания рачками в двух численных экспериментах: сплошные линии – периодическое выедание, пунктирные – постоянное (Шадрин и др., 1983)

Все вышеприведенное позволяет сделать предварительные выводы:

1. При определенных условиях наличие суточных ритмов питания рачков может стабилизировать и увеличивать первичную продукцию микроводорослей.
2. Питаясь периодически, рачки могут максимизировать свой многодневный рацион и понижать вероятность своей смерти от голода.
3. Временная неоднородность питания рачков в некоторых ситуациях может стабилизировать систему МЗ, понижая вероятность ее вымирания.

Говоря о суточных ритмах питания, нельзя не задаться вопросом, насколько они устойчивы. В настоящее время показано влияние многих факторов на их выраженность (Шадрин и др., 1983; Head et al., 1985; Ishii, 1990; Pasternak, 1995; Calbet et al., 1999, 2007). Важно отметить, что с уменьшением концентрации водорослей в природе и эксперименте выраженность ритмов обычно уменьшается (Шадрин и др., 1983; Head et al., 1985; Ishii, 1990; Calbet et al., 1999). Можно предположить, что при низких концентрациях водорослей стабилизирующая роль ритмов питания уменьшается.

Агрегированность распределения планктонных ракообразных. Неоднородное распределение планктонных организмов – широко известный феномен, причины которого различаются на разных пространственных масштабах (Steele, 1978; Folt, Burns, 1999; Ambler, 2002; Васечкина, Ярин, 2005). С уменьшением пространственного масштаба скоррелированность физико-химических и биологических полей уменьшается, биологические факторы начинают доминировать. Показано, что характерный масштаб изменчивости гидрофизических полей составляет километры и десятки километров, фитопланктона – сотни метров и километры. Из этого можно заключить, что формирование пятен фитопланктона обусловлено как характеристиками гидрофизических полей, так и биологическими причинами: выедание зоопланктоном, биологическая регенерация биогенов

и др. (Steele, 1978; Folt, Burns, 1999; Ambler, 2002; Васечкина, Ярин, 2005). Характерные размеры пятен скоплений планктонных ракообразных, как и других животных, на масштабах десятки сантиметров и десятки метров обусловлены, в первую очередь, размером гидробионтов и закономерностями их поведения (Шадрин и др., 1982; Byron et al., 1983; Ambler et al., 1991; Folt, Burns, 1999; Васечкина, Ярин, 2005; Шадрин, 2011; Anufriieva, Shadrin, 2014). Сравнение морфометрических характеристик рачков из разных скоплений в одновременно взятых пробах показало, что существуют небольшие, но статистически достоверные различия средних параметров рачков из разных скоплений (Baldi, 1950; Шадрин, 2011). Для того чтобы в скоплениях могли сформироваться различия средних характеристик, скопления должны существовать достаточно долго, не менее времени развития одной генерации. Существование подобных скоплений наблюдали у разных групп ракообразных в различных водоемах – от прудов до морей (Steele, 1978; Byron et al., 1983; Серегин и др., 1985; Anufriieva, Shadrin, 2014). Наличие плотных скоплений размером от 0,2 м до 2,0 м отмечено в популяциях *Artemia* spp. (Anostraca) в озерах разных регионов (Mason, 1966; Lenz, 1980; Sanchez et al., 2012; Anufriieva, Shadrin, 2014), концентрация рачков в скоплениях может быть в 1–3 тыс. раз больше, чем их средняя численность в водоеме. Скопления копеподы *Leptodiptomus tyrrelli* (Poppe, 1888) в калифорнийском озере имели подобные размеры (Byron et al., 1983). С применением гидроакустических методов обнаружили, что критический размер пятен зоопланктона в Атлантическом океане составляет 50–70 м (Токарев и др., 1995). Характерный размер пятен криля в южной части Атлантического океана составляет 13–15 м (Weber et al., 1986). Средний размер однородных пятен копепод *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и *Oithona minuta* Scott T., 1894 в Черном море составлял 30–40 м (Серегин и др., 1985). Предложены разные причины и механизмы образования таких скоплений (Ambler, 2002; Васечкина, Ярин, 2005; Шадрин, 2011). Не сравнивая различные модели формирования и динамики скоплений, так как причины и механизмы агрегирования рачков могут различаться, ниже рассмотрим ранее предложенную концептуальную модель, связывающую питание рачков и динамику их скоплений (Шадрин, 2011) и возможные следствия из нее.

Концентрация пищи и характер двигательной активности рачков. Рассмотрим данные и закономерности, полученные при экспериментальном изучении питания и поведения копеподы *A. clausi* (Ковалева, 1977; Петипа, 1977; Шадрин, 1981, 1990; Шадрин, Мельник, 1981; Ковалева, Шадрин, 1983; Шадрин, Ковалева, 1983; Шадрин и др., 1983; Tiselius, 1992). В выше процитированных работах показано, что двигательная активность рачков меняется с изменением концентрации микроводорослей. Обобщенно эти изменения можно охарактеризовать следующими закономерностями:

1. Длина скачка (расстояние свободного пробега в одном направлении) уменьшается с ростом концентрации водорослей, и в диапазоне от 0,05 до 5000 кл/мл зависимость может быть аппроксимирована логарифмическим уравнением (Шадрин, 1981):

$$L = 2,23 - 0,25 \lg n,$$

где L – длина скачка, мм; n – концентрация клеток водорослей, кл/мл.

При этом количество скачков за минуту практически не менялось, составляя 55–60. Следовательно, средняя скорость движения рачков также уменьшалась с ростом концентрации пищевых объектов. У других видов планктонных рачков отмечено уменьшение двигательной активности при более высокой концентрации водорослей (Ковалева, 1977; Павлова, Царева, 1977; Williamson, 1981; Buskey, 1984; Price, 1989; Gulbrandsen, 2001; Seuront et al., 2004; Anufriieva, Shadrin, 2014).

2. Прямолинейность движения (пробег без смены направления) увеличивается с уменьшением концентрации водорослей. Характер движения при высоких концентрациях практически хаотичен (случайное блуждание), а при низких концентрациях – более прямолинейно, часто можно выделить преобладающее направление. Подобная закономерность проявляется и у других видов планктонных ракообразных (Williamson, 1981; Buskey, 1984; Price, 1989; Gulbrandsen, 2001; Seuront et al., 2004).

3. Существует критическая концентрация водорослей, ниже которой копеподы перестают питаться. При концентрации ниже критической рачки, даже «наталкиваясь» на клетки водорослей, не реагируют на них. Это отмечено для различных видов копепод (McAllister, 1970; Ковалева, 1977). Величины критической концентрации различаются от вида к виду. Например, у *A. clausi*, обитающей в продуктивных водах, критическая концентрация выше, чем у *Pseudocalanus minutus elongatus* (Voeck, 1865) из менее продуктивных биотопов (Ковалева, 1977; Ковалева, Шадрин, 1983; Шадрин, Ковалева, 1983; Шадрин и др., 1983). Целесообразность наличия критических концентраций при питании легко понять, исходя из балансово-энергетического подхода (Ивлев, 1944, 1961). Чем меньше концентрация пищевых объектов, тем больший путь приходится проходить животному для поиска пищевого объекта и тратить больше энергии. Если затраты энергии на поиск одной клетки водорослей больше энергии, которую может получить рачок, съев ее, то энергетически выгодней заблокировать пищевое поведение.

Подобные закономерности, по мнению авторов, легко интерпретировать в понятиях биологической целесообразности: рачкам невыгодно покидать пищевое пятно (высокая концентрация пищевых объектов), а при существенном уменьшении концентрации водорослей (до критического значения) – рачкам необходимо быстрее найти новое скопление пищи. Микроводоросли выделяют различные метаболиты, на которые рачки могут реагировать (Moore et al., 1999; Zimmer, Butman, 2000; Steinke et al., 2006). При поиске скопления микроводорослей рачки в определенной степени могут ориентироваться по градиенту их метаболитов, в то время как в скоплении метаболиты водорослей не помогают рачкам искать отдельные клетки. Рачки используют разные механизмы поиска скоплений и пищевых объектов в них. Они используют тактику случайного блуждания, подобную броуновскому движению, при поиске отдельной водорослевой клетки в скоплении, при поиске скопления – более сложную тактику, в некотором роде комбинацию броуновского движения и движения, направленного по градиенту метаболитов. Подобные изменения в пищевом поведении при изменении концентрации пищи присущи не только копеподам, они найдены у самых разных подвижных водных и наземных организмов – от бактерий до птиц и млекопитающих (Ивлев, 1944; Evans, 1976; Formanowicz, 1982; Munk, Kierboe, 1985; Formanowicz, Bradley, 1987; Gul'bin, Shadrin, 1991; Boyd et al., 1994; Viswanathan et al., 1999; Puvanendran et al., 2002; Temple et al., 2004; Sims et al., 2008; Humphries et al., 2012). Переключение с одной тактики на другую в зависимости от концентрации пищевых объектов является наиболее эффективной стратегией поиска пищи в крайне неоднородной среде (Viswanathan et al., 1999; Sims et al., 2008; Humphries et al., 2012).

Результаты длительных наблюдений в природе обнаружили подобное переключение с одной поисковой тактики на другую в зависимости от концентрации жертв. Длительное слежение с использованием меток-радиопередатчиков за представителями 14 видов морских рыб, морских черепах и пингвинов обнаружило, что в скоплениях жертв хищники двигались, используя тактику случайного блуждания, а при низких концентрациях жертв – тактику полета Леви (Lévy flight/walk) (Sims et al., 2008). Подобное отмечено и для питания альбатросов (Humphries et al., 2012). Отличие полета Леви от случайного блуждания заключается в том, что не все участки прямолинейного движения имеют примерно одинаковый размер, отдельные прямолинейные пробеги значительно длиннее, но тоже не демонстрируют определенной направленности. Анализ траекторий движения копепод *A. clausi* и *P. elongatus* при низких концентрациях водорослей (Ковалева, Шадрин, 1983) приводит к выводу, что большие скачки не наблюдаются равновероятно во всех направлениях, как при полете Леви, а только в довольно узком секторе. Логика полета Леви основана на том, что ищущий объект не получает никакой информации о нахождении скопления пищевых объектов. В случае планктонных копепод это может быть неверно, так как дистанция их свободного перемещения одного порядка с радиусом распространения метаболитов от скопления водорослей (Zimmer, Butman, 2000; Steinke et al., 2006).

Влияние рачков друг на друга: эффект массы и эффект группы. В любых скоплениях особи влияют друг на друга, при этом можно выделить два принципиально разных механизма взаимовлияния (Ивлев, 1955; Шадрин, 1990): эффект группы –

непосредственное влияние особей друг на друга через какие-либо информационные каналы и эффект массы – взаимовлияние опосредовано через ресурсы среды. Оба эффекта выражены у планктонных копепод (Шадрин, Мельник, 1981; Шадрин, 1990) и играют определенную роль в формировании, поддержании и динамике агрегаций животных. Эффект массы обуславливает суммарную скорость выедания водорослей, следовательно, и начало разбегания скопления, а агрегирование рачков, некоторая координация активности определяется эффектом группы. Экспериментально показано, что во время питания у различных водных животных выделяются вещества, которые могут привлекать других особей (Gul'bin, Shadrin, 1991; Zimmer, Butman, 2000; Steinke et al., 2006). В настоящее время сложно однозначно определить, кто синтезирует и выделяет эти вещества: питающиеся хищники или поедаемые жертвы. На примере личинок жука *Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794) экспериментально изучен и объяснен подобный механизм образования скоплений через усиление случайных флуктуаций численности (Пригожин, Стенгерс, 1986). При первоначально случайном распределении личинок начинается их агрегирование, которое происходит под влиянием конкуренции двух факторов: случайных перемещений личинок и их реакции на особый феромон, синтезируемый личинками из терпенов, содержащихся в древесине, которой они питаются. Интенсивность выделения феромона личинками зависит от степени насыщения, то есть концентрации пищи. Выделенный феромон диффундирует в пространстве, создавая градиент своей концентрации, и личинки перемещаются в направлении, задаваемом градиентом. Чем выше плотность личинок и концентрация пищи в данной области, тем сильнее выражен градиент концентрации феромона, а следовательно, сильнее и тенденция других личинок двигаться к образовавшемуся скоплению. И. Пригожин и И. Стенгерс (Пригожин, Стенгерс, 1986) с помощью численного моделирования показали, что чем выше эффективность механизмов диффузии, связывающих между собой все области системы, тем больше критические размеры скопления. «Чем быстрее передается сигнал по “каналам связи” внутри системы, тем выше процент безрезультатных флуктуаций и, следовательно, тем устойчивее система. Этот аспект проблемы критического размера означает, что в подобных ситуациях “внешний мир”, то есть все, что окружает флуктуирующую область, всегда стремится погасить флуктуации. Затухнут ли флуктуации или усилятся, зависит от эффективности “канала связи” между флуктуирующей областью и внешним миром» (Пригожин, Стенгерс, 1986, стр. 248). В таком контексте затухание флуктуаций означает распад скопления. Для скоплений копепод, с одной стороны, это определяется высоким уровнем развития у них хемосенсорных механизмов (Yen et al., 1998; Steinke et al., 2006), с другой – их способностью ассимилировать информацию о состоянии среды (концентрации пищи) и откликаться на нее своим поведением.

Временная динамика и экосистемная роль агрегаций копепод. Все вышеизложенное привело к разработке ментальной модели формирования и поддержания агрегаций копепод, которая названа моделью флуктуирующего облака (Шадрин, 2011). Ниже кратко рассмотрим модель и некоторые следствия из ее анализа. Что было исходным: пятно микроводорослей или агрегация копепод? Не будем этого касаться. Примем за исходное, что есть скопление микроводорослей и в нем агрегация копепод. Случай, когда скорость выедания водорослей не превышает скорости их воспроизводства, – неинтересен, в такой ситуации система МЗ может быть устойчивой бесконечно во времени, если регенерация биогенов происходит с достаточной скоростью. Если водоросли выедаются быстрее, чем происходит их воспроизводство, то их концентрация будет прогрессирующе уменьшаться. Как результат, будет меняться двигательная активность копепод. От случайного блуждания рачки будут переходить к движению, близкому к полету Леви, начнется расплзание агрегации рачков во всех направлениях. Ненаправленное движение будет продолжаться до тех пор, пока отдельные особи не «наткнутся» на градиент метаболитов водорослей, направленный к областям с их высокой концентрацией. Рачки переходят к движению, которое является суперпозицией направленного движения и полета Леви. Суперпозиция направленного движения и случайного блуждания при реакции на свет ранее описана у копеподы *A. clausi* (Шадрин и др., 1982). Наконец, некоторые рачки достигают пятна водорослей и начинают питаться. При питании в среду выделяются вещества,

экстрагируемые рачками или высвобождающиеся из разрушенных водорослевых клеток, которые начинают привлекать других особей. Это ведет к формированию новой агрегации рачков. Временную динамику агрегации копепод можно представить следующим образом: плотное пятно рачков, разбегаясь в разные стороны, начинает напоминать сферу с увеличивающимся диаметром; в какой-то момент скопление в виде сферы касается скопления водорослей, рачки из разных частей сферы начинают агрегироваться в область этой точки касания, и образуется новое плотное скопление копепод. Налицо групповой механизм поиска пищи, который намного эффективнее, чем поиск одиночками. Таким образом, суммарные траты энергии агрегацией на поиск пищи меньше, чем сумма трат того же количества особей, которые независимо друг от друга искали бы пищу. Вероятно, этим можно объяснить снижение интенсивности питания у насекомых и копепод с увеличением их групп (Шадрин, Мельник, 1981; Шадрин, 1990, 2011).

Как и в случае суточных ритмов, пространственная неоднородность/гетерогенность питания в определенных ситуациях может обуславливать максимизацию продукции микроводорослей и рачков, а также стабилизацию системы МЗ. Это иллюстрируют и численные эксперименты, которые подобны тем, что описаны выше (Шадрин и др., 1983). Сравнивали две ситуации на шестикамерном поле, равномерное распределение питающихся рачков по всем камерам и скопление того же количества рачков, перемещающихся между камерами. В случае агрегированного распределения, если переход из камеры в камеру происходил при выедании большей части клеток водорослей, но не до нуля, средняя численность водорослей и рацион рачков был значимо выше и никогда все водоросли не выедались, как в случае равномерного распределения, а рачки не вымирали.

В безветренную погоду в гиперсоленых водоемах Крыма и Индии авторы наблюдали плотные (близкие к шарообразным) рои – скопления жаброногих рачков артемий (Anufrieva, Shadrin, 2014). Флуктуируя в размерах, эти скопления постоянно перемещались по горизонтали, что очень напоминало описанную выше гипотетическую картину. В водоемах при развитии популяций артемий происходит резкое падение концентрации фитопланктона, следовательно, скорость выедания микроводорослей намного больше скорости их воспроизводства (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Балужкина и др., 2009; Jia et al., 2015). В такой ситуации стабилизирующая роль агрегированности питающихся рачков проявляется в максимальной степени.

Разумеется, многие из вышеизложенных рассуждений в значительной мере гипотетичны и требуют дальнейшей проверки в экофизиологических и численных экспериментах. Агрегированность распределения и суточные ритмы питания животные не являются единственными механизмами стабилизации планктонных сообществ. Пространственная и временная неоднородность питания определяется сама по себе многими факторами, как и ее роль в водных экосистемах. Предложенная вербальная модель не дает окончательного ответа на поставленные вопросы, но может помочь лучше понять сложность внутриэкосистемных взаимодействий. Желательно, чтоб она была реализована таким образом, чтобы с ней можно было проводить разнообразные численные эксперименты, приближающие к пониманию реальных экосистем. Вероятно, для моделирования целесообразней всего использовать подход «individual based model».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная и временная неоднородность выедания фитопланктона зоопланктоном может рассматриваться как общий механизм стабилизации планктонных сообществ и максимизации их продукции. Анализ трофических отношений и продукционных процессов, исходя из средних по времени и пространству величин, будет, как правило, приводить к неадекватным выводам. На это неоднократно указывал и В. С. Ивлев (1955, 1961). В настоящее время ученые еще весьма далеки от адекватного понимания роли пространственно-временной гетерогенности процессов питания зоопланктона в функционировании планктонных сообществ. Необходимы как дальнейшие

полевые и экспериментальные исследования в этом направлении, так и моделирование с проведением численных экспериментов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (регистрационный номер АААА-А18-118021490093-4).

Список литературы

- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма // Журн. общ. биологии. – 2009. – Т. 70, № 6. – С. 504–514.
- Васечкина Е. Ф., Ярин В. Д. Затраты на энергетический обмен как один из факторов формирования пространственной неоднородности распределения планктона // Мор. экол. журн. – 2005. – Т. 4, № 2. – С. 39–50.
- Ивлев В. С. Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // Зоол. журн. – 1944. – Т. 23, № 4. – С. 139–145.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. – М.: Пищепромиздат, 1955. – 252 с.
- Ивлев В. С. Об утилизации пищи рыбами-планктонофагами // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1961. – Т. 14. – С. 188–201.
- Ковалева Т. М. Влияние размеров и морфологических особенностей водорослей на потребление их копеподами // Биол. моря. – 1977. – Вып. 42. – С. 28–32.
- Ковалева Т. М., Шадрин Н. В. Изменение двигательной активности и расход жира у *Acartia clausi* Giesbr. при длительном голодании // Экол. моря. – 1983. – Вып. 14. – С. 44–50.
- Кушинг Д. Х. Морская экология и рыболовство. – М.: Пищевая промышленность, 1979. – 288 с.
- Михеев В. Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. – М.: Наука, 2006. – 192 с.
- Павлова Е. В., Царева Л. В. Влияние голода и наличия пищи на двигательную активность *Calanus helgolandicus* (Claus) // Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. – Киев: Наук. думка, 1977. – С. 77–83.
- Петипа Т. С. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. // ДАН СССР. – 1958. – Т. 120, № 4. – С. 896–899.
- Петипа Т. С. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* Claus в Черном море // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1964. – Т. 15. – С. 69–93.
- Петипа Т. С. Влияние пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами // Биол. моря. – 1977. – Вып. 40. – С. 28–35.
- Петипа Т. С., Тен В. С. Использование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования // Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 168–189.
- Пиневиц А. В. Микробиология железа и марганца. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2005. – 374 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 432 с.
- Серегин С. А., Коршенко А. Н., Пионтковский С. А. Характеристики микрораспределения *Acartia clausi* и *Oithona minuta* и их изменения в онтогенезе // Экол. моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 77–79.
- Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Соколов Б. Г. Мелкомасштабная пространственная структура акустического поля верхнего продуктивного слоя Атлантического океана // Гидробиол. журн. – 1995. – Т. 31, № 1. – С. 79–86.
- Черепнина Г. И. Потребление фитопланктона *Diaptomus salinus* Dad. и *Daphnia magna* Straus в озере Беле // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. – Л.: ЗИН АН СССР, 1980. – С. 37–40.
- Шадрин Н. В. Агрегации планктонных копепод: гипотетическая модель флуктуирующего облака // Мор. экол. журн. – 2011. – Т. 10, № 2. – С. 78–82.
- Шадрин Н. В. Некоторые теоретические аспекты питания копепод. – Экология морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 38–44.
- Шадрин Н. В. Популяционные механизмы регуляции энергетического баланса и численности поколений копепод // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 102–109.
- Шадрин Н. В., Ковалева Т. М. Некоторые особенности пищевого поведения копепод // Поведение животного в сообществах: Материалы 3 Всесоюз. конф. По поведению животных. – 1983. – Т. 1. – С. 93–95.
- Шадрин Н. В., Ковалева Т. М., Акинина И. Б. Суточные ритмы в питании и поведении копепод // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. – Л.: ЗИН АН СССР, 1983. – С. 84–89.
- Шадрин Н. В., Мельник Т. А. Влияние плотности популяции веслоногого рачка на величину их рациона // Основы изучения пресноводных экосистем. – Л.: ЗИН АН СССР, 1981. – С. 65–71.
- Шадрин Н. В., Пионтковский С. А., Мельник Т. А. Поведение и образование скоплений копепод в условиях эксперимента // 2-й Всесоюз. съезд океанологов: Тез. докл. (Ялта, 10-17 дек. 1982). – Севастополь: МГИ АН УССР. – 1982. – Вып. 6. – С. 80–81.
- Ambler J. W. Zooplankton swarms: characteristics, proximal cues and proposed advantages // Hydrobiologia. – 2002. – Vol. 480, N 1. – P. 155–164.

- Ambler J. W., Ferrari F. D., Fornshell J. A. Population structure and swarm formation of the cyclopoid copepod *Dioithona oculata* near mangrove cays // J. Plankton Res. – 1991. – Vol. 13, N 6. – P. 1257–1272.
- Anufrieva E. V., Shadrin N. V. The swimming behavior of *Artemia* (Anostraca): new experimental and observational data // Zoology. – 2014. – Vol. 117, N 6. – P. 415–421.
- Atkinson A., Ward P., Williams R., Poulet S. A. Feeding rates and diel vertical migration of copepods near South Georgia: comparison of shelf and oceanic sites // Mar. Biol. – 1992. – Vol. 114, N 1. – P. 49–56.
- Baldi E. Phenomenes de microevolution dans les populations planctiques d'eau douce // Vierteljah. Naturf. Ges. Zurich. – 1950. – Vol. 95. – P. 89–114.
- Boyd I. L., Arnould J. P. Y., Barton T., Croxall J. P. Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance // J. Animal Ecology. – 1994. – V. 63, N 3. – P. 703–713.
- Buskey E. J. Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food // Mar. Biol. – 1984. – Vol. 79. – P. 165–175.
- Byron E. R., Whitman P. T., Goldman C. R. Observations of copepod swarms in Lake Tahoe // Limnol. Oceanogr. – 1983. – Vol. 28, N 2. – P. 378–382.
- Calbet A. Mesozooplankton grazing effect on primary production: a global comparative analysis in marine ecosystems // Limnol. Oceanogr. – 2001. – Vol. 46, N 7. – P. 1824–1830.
- Calbet A., Carloti F., Gaudy R. The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Kröyer) // Prog. Oceanogr. – 2007. – Vol. 72, N 2. – P. 137–150.
- Calbet E., Saiz A., Irigoien X., Alcaraz M., Trepal I. Food availability and diel feeding rhythms in the marine copepods *Acartia grani* and *Centropages typicus* // J. Plankton Res. – 1999. – Vol. 21. – P. 1009–1015.
- Dagg M. J., Frost B. W., Walser W. E. Copepod diel migration, feeding, and the vertical flux of pheopigments // Limnol. Oceanogr. – 1989. – Vol. 34, N 6. – P. 1062–1071.
- Evans H. F. The searching behavior of *Anthocoris confusus* (Reuter) in relation to prey density and plant surface topography // Ecol. Entomol. – 1976. – Vol. 1, N 3. – P. 163–169.
- Folt C. L., Burns C. W. Biological drivers of zooplankton patchiness // Trends Ecol. Evol. – 1999. – Vol. 14, N 8. – P. 300–305.
- Formanowicz D. R. Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticalis* (Coleoptera: Dytiscidae): The assessment of prey density // J. Anim. Ecol. – 1982. – Vol. 51, N 3. – P. 757–767.
- Formanowicz D. R. Jr., Bradley P. J. Fluctuations in prey density: effects on the foraging tactics of scolopendrid centipedes // Anim. Behav. – 1987. – Vol. 35, N 2. – P. 453–461.
- Frederiksen M., Edwards M., Richardson A. J., Halliday N. C., Wanless S. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels // J. Anim. Ecol. – 2006. – Vol. 75, N 6. – P. 1259–1268.
- Gul'bin V. V., Shadrin N. V. Feeding ecology of the predatory Gastropod *Nucella heyseana* in Peter the Great bay, Sea of Japan // Asian Mar. Biol. – 1991. N 8. – P. 95–102.
- Gulbrandsen J. *Artemia* swarming—mechanisms and suggested reasons // J. Plankton Res. – 2001. – Vol. 23. – P. 659–669.
- Haney J. F. Regulation of cladoceran filtering rates in nature by body size, food concentration, and diel feeding patterns // Limnol. Oceanogr. – 1985. – Vol. 30, N 2. – P. 397–411.
- Head E. J. H., Harris L. R., Debs C. A. Effect of daylength and food concentration on in situ diurnal feeding rhythms in Arctic copepods // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1985. – Vol. 24, N 3. – P. 281–288.
- Humphries N. E., Weimerskirch H., Queiroz N., Southall E. J., Sims D. W. Foraging success of biological Lévy flights recorded in situ // P. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109, N 19. – P. 7169–7174.
- Ishii H. In situ feeding rhythms of herbivorous copepods, and the effect of starvation // Mar. Biol. – 1990. – Vol. 105, N 1. – P. 91–98.
- Jia Q., Anufrieva E., Liu X., Kong F., Shadrin N. Intentional introduction of *Artemia sinica* (Anostraca) in the high-altitude Tibetan Lake Dangxiong Co: the new population and consequences for the environment and for humans // Chin. J. Oceanol. Limnol. – 2015. – Vol. 33. – P. 1451–1460.
- Lenz P. Ecology of an alkali-adapted variety of *Artemia* from Mono Lake, California, U.S.A. // The brine shrimp *Artemia*. Vol. 3. Ecology, culturing. Use in aquaculture. – Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. – P. 79–96.
- Makinol W., Haruna H., Ban S. Diel vertical migration and feeding rhythm of *Daphnia longispina* and *Bosmina corexoni* in Lake Toya, Hokkaido, Japan // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 337, N 1–3. – P. 133–143.
- Mason D. T. Density-current plumes // Science. – 1966. – Vol. 152, N 3720. – P. 354–356.
- McAllister C. D. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production // Marine food chains. – Berkeley: University of California Press, 1970. – P. 419–457.
- Moore P. A., Fields D. M., Yen J. Physical constraints of chemoreception in foraging copepods // Limnol. Oceanogr. – 1999. – Vol. 44, N 1. – P. 166–177.
- Munk P., Kierboe T. Feeding behaviour and swimming activity of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to density of copepod nauplii // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1985. – Vol. 24. – P. 15–21.
- Nakagawa Y., Endo Y., Sugisaki H. Feeding rhythm and vertical migration of the euphausiid *Euphausia pacifica* in coastal waters of north-eastern Japan during fall // J. Plankton Res. – 2003. – Vol. 25, N 6. – P. 633–644.
- Pasternak A. F. Gut contents and diel feeding rhythm in dominant copepods in the ice-covered Weddell Sea, March 1992 // Polar Biol. – 1995. – Vol. 15, N 8. – P. 583–586.
- Petipa T. S., Makarova N. P. Dependence of phytoplankton production on rhythm and rate of elimination // Mar. Biol. – 1969. – Vol. 3, N 3. – P. 191–195.

- Pinel-Alloul P. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community // *Hydrobiologia*. – 1995. – Vol. 300, N 1. – P. 17–42.
- Price H. J. Swimming behavior of krill in response to algal patches: a mesocosm study // *Limnol. Oceanogr.* – 1989. – Vol. 34, N 4. – P. 649–659.
- Puvanendran V., Leader L. L., Brown J. A. Foraging behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae in relation to prey concentration // *Can. J. Zool.* – 2002. – Vol. 80, N 4. – P. 689–699.
- Roman M. R., Ashton K. A., Gauzens A. L. Day/night differences in the grazing impact of marine copepods // *Hydrobiologia*. – 1988. – Vol. 167, N 1. – P. 21–30.
- Sanchez M. I., Rode N. O., Flaven E., Redón S., Amat F., Vasileva G. P., Lenormand T. Differential susceptibility to parasites of invasive and native species of *Artemia* living in sympatry: consequences for the invasion of *A. franciscana* in the Mediterranean region // *Biol. Invasions*. – 2012. – Vol. 14, N 9. – P. 1819–1829.
- Seuront L., Hwang J. S., Tseng L. C., Schmitt F. G., Souissi S., Wong C. K. Individual variability in the swimming behavior of the sub-tropical copepod *Oncaea venusta* (Copepoda: Poecilostomatoida) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2004. – Vol. 283. – P. 199–217.
- Sims D. W., Southall E. J., Humphries N. E. Scaling laws of marine predator search behaviour // *Nature*. – 2008. – Vol. 451. – P. 1098–1102.
- Steele J. H. Spatial pattern in plankton communities. – New York: Plenum Press, 1978. – 470 p.
- Steinberg D. K., Landry M. R. Zooplankton and the ocean carbon cycle // *Ann. Rev. Mar. Sci.* – 2017. – Vol. 9. – P. 413–444.
- Steinke M., Stefels J., Stamhuis E. Dimethyl sulfide triggers search behavior in Copepods // *Limnol. Oceanogr.* – 2006. – Vol. 51, N 4. – P. 1925–1930.
- Temple S., Cerqueira V. R., Brown J. A. The effects of lowering prey density on the growth, survival and foraging behaviour of larval fat snook (*Centropomus parallelus*, Poey 1860) // *Aquaculture*. – 2004. – Vol. 233, N 1–4. – P. 205–217.
- Tiselius P. Effects of diurnal feeding rhythms, species composition and vertical migration on the grazing impact of calanoid copepods in the Skagerrak and Kattegat // *Ophelia*. – 1988. – Vol. 28, N 3. – P. 215–230.
- Tiselius P. Behavior of *Acartia tonsa* in patchy food environments // *Limnol. Oceanogr.* – 1992. – Vol. 37, N 8. – P. 1640–1651.
- Viswanathan G. M., Buldyrev S. V., Havlin S. Optimizing the success of random searches // *Nature*. – 1999. – Vol. 401. – P. 911–914.
- Weber L. H., El-Sayed S. Z., Hampton I. The variance spectra of phytoplankton, krill and water temperature in the Antarctic Ocean south of Africa // *Deep Sea Res. PT I*. – 1986. – Vol. 33, N 10. – P. 1327–1343.
- Williamson C. E. Foraging behavior of a freshwater copepod: Frequency changes in looping behavior at high and low prey densities // *Oecologia*. – 1981. – Vol. 50. – P. 330–336.
- Wurtsbaugh W. A., Berry T. S. Cascading effects of decreased salinity on the plankton chemistry, and physics of the Great Salt Lake (Utah) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1990. – Vol. 47, N 1. – P. 100–109.
- Yen J., Weissburg M. J., Doall M. H. The fluid physics of signal perception by mate-tracking copepods // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B Biol. Sci.* – 1998. – Vol. 353, N 1369. – P. 787–804.
- Zimmer R. K., Butman C. N. Chemical signaling processes in the marine environment // *Biol. Bull.* – 2000. – Vol. 198. – P. 168–187.

Shadrin N. V., Anufrieva E. V. An ecosystem role of spatial and temporal inhomogeneity in feeding of planktonic crustaceans // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 14 (44). P. 120–129.

The aggregated distribution of planktonic crustaceans and the presence of diurnal feeding rhythms of them are well known phenomena. At the same time, the significance of spatial heterogeneity and temporal variability in the feeding of crustaceans in the stable functioning of the system «phytoplankton – zooplankton» can not be considered sufficiently understood. Using numerous data from field and experimental studies, on the basis of mental and numerical models, the authors analyzed the possible ecosystem role of the spatial and temporal heterogeneity of feeding of planktonic crustaceans. The presence of diurnal feeding rhythms maximizes the productivity of microalgae and crustaceans, stabilizing the «phytoplankton – zooplankton» system and reducing the probability of its extinction. The formation of crustacean aggregation in plankton is determined by their motor reactions of animals to the concentration of algae. With a certain algorithm of the behavior of the crustaceans aggregation, the spatial heterogeneity of their feeding also leads to the maximization of the production of microalgae and crustaceans, and the stabilization of the «phytoplankton – zooplankton» system.

Key words: plankton, diurnal feeding rhythms, trophic relations, zooplankton aggregation distribution.

Поступила в редакцию 25.01.2018

СОДЕРЖАНИЕ

Воронин А. А. Ботанический сад как часть научно-образовательного кластера Воронежского государственного университета	3
Афонина Е. Ю., Ташлыкова Н. А. Фито- и зоопланктон Торейских озер в маловодный сезон 2016 года	9
Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Пространственное распределение макрофитобентоса с учетом ландшафтной структуры юго-западной части региона Севастополя	20
Салтыков А. Н., Разумный В. В., Разумная А. М. Естественное и искусственное возобновление <i>Pinus nigra</i> j.f. Arnold subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe в условиях Предгорного Крыма: особенности и отличия	31
Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В. Онтогенез <i>Salvia scabiosifolia</i> Lam. в фитоценозах Предгорного Крыма	42
Кипкаева А. В., Иванов С. П., Сволынский А. Д. Особенности антропоэкологии ятрышника обезьяньего (<i>Orchis simia</i> Lam.) в Предгорной зоне Крыма. Сообщение I. Пространственное распределение, филлотаксис соцветия, фенология цветения	51
Клименко Н. И., Потапенко И. Л., Клименко Н. Н., Клименко О. Е. Зеленые насаждения поселка Гвардейское (Республика Крым) и перспективы их оптимизации	66
Браилко В. А. Некоторые особенности водного режима листопадных и зимнезеленых видов рода <i>Lonicera</i> (Caprifoliaceae) при интродукции на Южном берегу Крыма	75
Тукач С. И., Клименко З. К. Биоморфологические особенности побегов представителей рода <i>Zinnia</i> в условиях Предгорного Крыма	83
Шахматова О. А., Мильчакова Н. А., Ковардаков С. А. Активность каталазы некоторых желеобразующих красных водорослей в различных экологических условиях взморья Севастополя (Черное море)	91
Яблоков Н. О. Соотношение красной и белой осевой мускулатуры у пяти пресноводных видов лососеобразных (Salmoniformes)	103
Щербань С. А. Биохимические индикаторы пластического роста у представителей морских <i>Bivalvia</i> (Черное море)	110
Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Экосистемная роль пространственно-временной неоднородности в питании планктонных ракообразных	120

CONTENT

Voronin A. A. The botanical garden as part of the scientific and educational cluster of the Voronezh State University	3
Afonina E. Yu., Tashlykova N. A. Plankton flora and fauna of the Torey lakes in the low water level season (2016)	9
Mironova N. V., Pankeeva T. V. The spatial distribution of macrophytobenthos taking into account the landscape structure of the south-western part of the region of Sevastopol	20
Saltykov A. N., Razumny V. V., Razumnaya A. M. Natural and artificial resumption <i>Pinus nigra</i> J.F. Arnold subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe in the conditions of foothill Crimea: features and differences	31
Vakhrusheva L. P., Zadneprovskaya E. V. Ontogenesis of <i>Salvia scabiosifolia</i> Lam. in the phytocoenoses of the Crimean Foothill	42
Kipkayeva A. V., Ivanov S. P., Svolynsky A. D. Features of antecology <i>Orhis simia</i> Lam. in the foothill zone of the Crimea. Message I. Spatial distribution, phyllotaxis of inflorescence, flowering phenology.....	51
Klimenko N. I., Potapenko I. L., Klimenko N. N., Klimenko O. E. Green plants of the urban-type settlement Gvardeyskoye of the Simferopol district of the Crimea and the prospects of their optimization	66
Brailko V. A. Some spetures of the water regime of deciduous and winter green <i>Lonicera</i> L. (Caprifoliaceae) species concerning their drought-resistance under introduction on Southern coast of Crimea	75
Tukach S. I. Klimenko Z. K. Biomorphological features of stems of species and sorts of the genus <i>Zinnia</i> in the conditions of the foothill zone of the Crimea.....	83
Shakhmatova O. A., Milchakova N. A., Kovardakov S. A. Catalase activity of some red gelling algae in the different environmental condition of the Sevastopol coastal zone (Black Sea)	91
Yablokov N. O. The ratio of red and white axial musculature in five freshwater Salmoniformes species	103
Shcherban S. A. Biochemical indicators of protein growth of marine Bivalvia (Black Sea)	110
Shadrin N. V., Anufriieva E. V. An ecosystem role of spatial and temporal inhomogeneity in feeding of planktonic crustaceans	120