



Научный журнал

ЭКОСИСТЕМЫ

Флора
и фауна

Биоценология

Биология
и экология
видов

Охрана
природы



ВЫПУСК

16 (46)

2018

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

ВЫПУСК 16 (46) • 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 № 5 от 28 ноября 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.

Бескаравайный М. М., к. б. н.

Болтачев А. Р., к. б. н.

Будашкин Ю. И., к. б. н.

Воронин Л. В., д. б. н., доц.

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

Назаров В. В. к. б. н.

Плугатарь Ю. В., д. б. н., профессор,

Фатерыга А. В., к. б. н., с. н. с.

Чуян Е. Н., д. б. н., профессор

Адрес редакции: Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского, кафедра ботаники и физиологии растений и биотехнологии, пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь, 295007.
E-mail: ekotm@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: Цветение *Iris notha* Vieb. Памятник природы «Урочище Куго-Ея», Краснодарский край, долина реки Ея. Фото С. А. Литвинской.

Подписано в печать 28.11.2018. Формат 60×84/8. Усл. п. л. 16,16. Печать цифровая. Тираж 50 экз. Бесплатно.
Заказ № НП/238. Дата выхода в свет 28.12.2018.
Отпечатано в управлении редакционно-издательской деятельности ФГАОУ ВО «КФУ имени В. И. Вернадского»
295051, г. Симферополь, бул. Ленина, 5/7.

УДК 502.3:330.112(=1-81)(1-17)7

Особо охраняемые природные территории и традиционные виды хозяйственной деятельности коренных народов севера

Петров С. А.¹, Мамаева Н. Л.^{1,2}

¹ Тюменский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук
Тюмень, Россия

² Тюменский индустриальный университет
Тюмень, Россия
tumiki@yandex.ru

В условиях современного техногенеза становится актуальным вопрос о состоянии экологической безопасности и гармоничном развитии взаимоотношений «человек – природа» в Арктической зоне РФ. В статье рассматриваются вопросы охраны суши и прибрежной части Карского моря и роль в этом особо охраняемых природных территорий, факторов коренных малочисленных народов Севера (КМНС), расположенных в границах государственного биологического заказника регионального значения «Ямальский». Были проанализированы следующие показатели: количество объектов, имеющих выбросы загрязняющих веществ и источников загрязнения атмосферы, объем валовых выбросов от стационарных источников по различным видам деятельности, количество автотранспорта, масса выбросов загрязняющих веществ. Показано, что консолидация административно-производственных ресурсов и академической науки по исследованию влияния естественных и антропогенных факторов на биогеоценоз Арктики и социогенез народов Севера позволит решать конкретные задачи по освоению и использованию Арктической зоны Российской Федерации и сохранению этнокультурного развития КМНС, защите их исконной среды обитания и традиционного образа жизни. В целях охраны окружающей среды и обеспечения экологической безопасности на территории Ямальского района ЯНАО предусматривается развитие и расширение сети особо охраняемых природных территорий и акваторий для охраны уникальных арктических экосистем.

Ключевые слова: экология, северные экосистемы, особо охраняемые природные территории, факторы, коренные народы.

ВВЕДЕНИЕ

Ямало-Ненецкий автономный округ (ЯНАО) – основной район газодобычи в России с суровыми климатическими условиями (Хайруллина, 2012), где проживают КМНС, занимающиеся традиционными видами деятельности. Как известно, освоение месторождений углеводородного сырья сопровождается комплексом геологоразведочных, буровых и строительных работ, прокладкой магистральных трубопроводов, ростом городов и поселков. Поэтому в пределах нефтегазодобывающих территорий существует значительное количество разнообразных по способу и характеру проявления источников и видов техногенного воздействия на окружающую природную среду (Дорожукова, Янин, 2004). В последние годы идет бурное освоение нефтегазоносных провинций Крайнего Севера, в том числе суши и прибрежной части Карского моря – окраинного моря Северного Ледовитого океана, которое омывает побережье ЯНАО с севера.

Безусловно, практически все технологические процессы нефтегазодобычи являются потенциальными источниками техногенного загрязнения окружающей среды, что негативно воздействует на природные северные ландшафты. Это проявляется в высоких уровнях загрязнения воздуха, почв, водных объектов, обуславливает критическое состояние экосистем, ухудшение и истощение природных ресурсов (Дорожукова, Янин, 2004).

Развитие инфраструктуры нефтегазового комплекса и усиление хозяйственной деятельности требует поддержания экологического равновесия и сохранения окружающей природной среды. Одним из направлений в области обеспечения экологической безопасности является создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ) –

участков земли, водной поверхности и воздушного пространства над ними, где располагаются природные комплексы и объекты, которые имеют особое природоохранное, научное, культурное, эстетическое, рекреационное и оздоровительное значение, которые изъяты решениями органов государственной власти полностью или частично из хозяйственного использования и для которых установлен режим особой охраны (Федеральный закон от 14.03.1995 № 33-ФЗ). С учетом особенностей режима особой охраны различают следующие категории ООПТ: государственные природные заповедники, национальные парки, природные парки, государственные природные заказники, памятники природы, дендрологические парки и ботанические сады (Федеральный закон от 14.03.1995 № 33-ФЗ).

На территории Ямальского района ЯНАО создан государственный биологический (ботанический и зоологический) заказник регионального (окружного) значения «Ямальский». Согласно нормативно-правовым документам (Постановление Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 20 мая 2013 года № 352-П; Постановление Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 1 сентября 2016 года № 832-П), площадь территории заказника «Ямальский» составляет 4 113 685,68 га и состоит из двух участков: Южно-Ямальского (расположен на территории Ямальского района ЯНАО, включая морскую акваторию вдоль береговой линии, и охватывает бассейны рек Надуйяха, Мордыяха, Ясавейяха, нижнего течения реки Юрибей и озерной системы Яррото) и Северо-Ямальский (расположен на севере Ямальского района ЯНАО на острове Белый и северо-восточной оконечности Ямальского полуострова, также к нему относится и часть акватории в проливе Малыгина). Заказник создан с целью сохранения характерной для подзон арктической и субарктической тундр биоты, воспроизводства рыбных запасов, восстановления наиболее ценных животных, охраны редких животных, занесенных в Красную книгу РФ, Красную книгу ЯНАО и в Списки Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП) (Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2015 году). Для достижения поставленной цели заказник решает следующие задачи: сохранение, восстановление и воспроизводство объектов животного мира, в том числе водных биологических ресурсов, поддержание экологического баланса; сохранение среды обитания и путей миграции объектов животного мира; проведение научных исследований; осуществление экологического мониторинга; экологическое просвещение и развитие познавательного туризма (Постановление Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 20 мая 2013 года № 352-П).

На территории Ямальского района ЯНАО для обеспечения систем жизнеобеспечения и социально-бытовых условий, направленных на поддержание жизнедеятельности лиц из числа КМНС, занимающихся традиционными видами хозяйственной деятельности, создаются фактории, которые играют немаловажную роль для населения, ведущего кочевой образ жизни, в обеспечении его необходимыми продовольственными и непродовольственными товарами, топливом, а также товарами национального спроса. Фактория является связующим звеном коренного кочующего населения с внешним миром (Портал Народов... 2018).

В условиях современного техногенеза приобретает особую актуальность о состоянии экологической безопасности и гармоничном развитии взаимоотношений «человек – природа» в Арктической зоне РФ. Тем не менее в литературе недостаточно внимания уделяется влиянию антропогенного фактора, связанного с промышленным освоением Арктической зоны Российской Федерации и хозяйственной деятельности малочисленных народов Севера, на устойчивость экологических систем северных территорий, определяющих биологическое равновесие и климат Земли, и их зависимость даже от незначительных антропогенных воздействий.

Целью настоящей работы явилась оценка влияния антропогенных факторов, связанных с промышленным освоением региона, на экосистемы Ямальского района ЯНАО.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

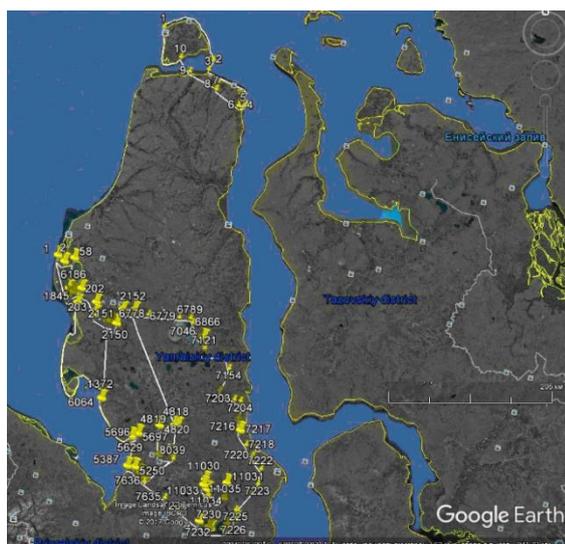
Данные о состоянии окружающей среды в Ямальском районе ЯНАО получены из ежегодных докладов об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе за 2013–2016 годы. (Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2013 году; Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2014 году; Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2015 году; Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2016 году). Были проанализированы следующие показатели: количество объектов, имеющих выбросы загрязняющих веществ и источников загрязнения атмосферы, объем валовых выбросов от стационарных источников по различным видам деятельности, количество автотранспорта, масса выбросов загрязняющих веществ. Демографические показатели по малочисленным народам Севера ЯНАО оценивались по итогам Всероссийской переписи населения 2010 года (Итоги Всероссийской..., 2012).

При составлении карт-схем использовалась программа Google Планета Земля (Google Earth). При обозначении месторождений углеводородного сырья использовали карту с сайта (Электронный журнал..., 2018).

Полученные количественные данные подвергали статистической обработке с использованием интегрированного пакета программного обеспечения «IBM SPSS Statistics 21». При нормальном распределении использовали следующие статистические параметры: среднее значение (среднее арифметическое значение), дисперсия и ее производное (среднее квадратическое отклонение).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В соответствии с Постановлением Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 20.05.2013 г. № 352-П, Постановлением Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 01.09.2016 года № 832-П и Кадастровым отчетом по ООПТ нами были составлены карты-схемы расположения заказника «Ямальский» и основных месторождений на Ямальском полуострове (рис. 1).



А

В

Рис. 1. Карта-схема расположения заказника «Ямальский» (А) и основных месторождений на Ямальском полуострове (В)

Как видно из рисунка 1, на Ямальском полуострове, который является местом проживания КМНС, сосредоточены основные месторождения углеводородного сырья. Согласно Всероссийской переписи населения (2010), из общей численности ненцев в России (44640 чел.) (Итоги Всероссийской..., 2012) около 67 % их проживают в ЯНАО с преимущественным проживанием в следующих муниципальных районах: Ямальском (33,5 %), Тазовском (29,8 %) и Пуровском (11,5 %). Как известно, важнейшей основой жизнеобеспечения коренных народов Севера являются их традиционные виды деятельности: оленеводство, охотничий и рыболовный промысел, собирательство дикорастущих растений и природных материалов. Правовые основы образования, охраны и использования территорий традиционного природопользования КМНС, Сибири и Дальнего Востока Российской Федерации для ведения ими на этих территориях традиционного природопользования и традиционного образа жизни регламентируются Федеральным законом от 07.05.2001 № 49-ФЗ «О территориях традиционного природопользования коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока Российской Федерации».

В связи с этим КМНС получают привилегии при пользовании биоресурсами данной рассматриваемой территории, в частности, им без оформления письменного разрешения разрешается (Постановление Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 20 мая 2013 года № 352-П): охота в целях обеспечения ведения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности; оленеводство; рыболовство в целях обеспечения ведения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности; заготовка пищевых лесных ресурсов; въезд (проезд) и стоянка автотранспорта, судов и иных механических транспортных средств, установка национальных традиционных жилищ (чумов), связанных с осуществлением разрешенных видов традиционной хозяйственной деятельности на территории заказника.

В целях содействия жизнедеятельности лиц из числа КМНС, проживающих в автономном округе и ведущих традиционный образ жизни, иным лицам, не относящимся к КМНС, постоянно проживающим в автономном округе и ведущим традиционный образ жизни, в последние годы создаются фактории – основанные юридическими лицами и (или) индивидуальными предпринимателями в местах традиционного проживания и традиционной хозяйственной деятельности КМНС пункты (имущественные комплексы) (Закон Ямало-Ненецкого автономного округа от 28.12.2005 № 113-ЗАО). По состоянию на 2015 год на территории ЯНАО находится 52 фактории, в том числе в Ямальском районе – 16 (Портал Народов..., 2018

Нами построена карта-схема (рис. 2), на которую мы нанесли фактории, расположенные в границах государственного биологического заказника регионального значения «Ямальский».

Согласно карте-схеме, на территории Южно-Ямальского участка заказника «Ямальский» находятся следующие фактории: Ярото-2, Лидино, Сосянго, Усть-Юрибей, Хута-Яха, Тарко-Сале, Нейто, Юдэ-то, Валерия. Так как количество факторий варьируется, то при поступлении новых данных по наличию (отсутствию) факторий можно оперативно вносить в карту-схему необходимые уточнения.

С целью определения доли традиционной хозяйственной деятельности КМНС на экологическую ситуацию заказника регионального (окружного) значения «Ямальский» было изучено качество атмосферного воздуха.

Атмосферный воздух является жизненно важным компонентом окружающей среды, неотъемлемой частью среды обитания человека, растений и животных. Наряду с экологическими атмосферный воздух выполняет важнейшие экономические функции, так как выступает незаменимым элементом производственных процессов, энергетической, транспортной и другой деятельности человека (Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2014 году). Загрязнение атмосферного воздуха на территории ЯНАО в результате деятельности человека характеризуется неравномерностью

его распределения, которая напрямую зависит от интенсивности хозяйственной и иной деятельности, связанной с добычей углеводородного сырья, а также обслуживанием такой деятельности (транспорт и прочее) (Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2016 году). В связи с этим нами рассмотрены количественные показатели выбросов загрязняющих веществ в атмосферу на территории Ямальского района ЯНАО (средние значения за 2013–2016 гг.) (табл. 1).



Рис. 2. Карта-схема Южно-Ямальского участка заказника «Ямальский» с расположением факторий на данной территории

Таблица 1

Количественные показатели выбросов загрязняющих веществ в атмосферу на территории Ямальского района ЯНАО (средние значения за 2013–2016 гг.)

№	Показатель	Значение
1	Количество объектов, имеющих выбросы загрязняющих веществ	25,75±3,42
2	Количество стационарных источников загрязнения атмосферы	2336±472,05
3	Объем валовых выбросов от стационарных источников, в том числе по видам деятельности, тыс. т:	35,99±13,35
3.1	сельское хозяйство, охота и лесное хозяйство	0,006±0,003
3.2	добыча полезных ископаемых	22,30±10,59
3.3	обрабатывающие производства	0
3.4	производство и распределение электроэнергии, газа и воды	5,17±2,57
3.5	транспорт и связь	5,37±1,74
3.6	операции с недвижимым имуществом	0,003±0,001
3.7	предоставление прочих услуг	0
3.8	прочие виды экономической деятельности	3,15±0,70

Данные таблицы 1 показывают, что за 2013–2016 годы в Ямальском районе ЯНАО доля традиционной хозяйственной деятельности КМНС в загрязнении атмосферного воздуха составляет менее 0,02 %. Наибольший вклад в уровень загрязнения атмосферного воздуха от стационарных источников вносят предприятия, осуществляющие добычу полезных ископаемых ($22,30 \pm 10,59$ тыс. т), транспорт и связь ($5,37 \pm 1,74$ тыс. т), а также производство и распределение электроэнергии, газа и воды ($5,17 \pm 2,57$ тыс. т). На полуострове Ямал и прилегающих акваториях сосредоточено около 30 месторождений углеводородов, из которых некоторые находятся в Обской губе и в Карском море (Дементьева и др., 2013) в том числе Бованенковское – крупное газовое месторождение на полуострове Ямал, которое расположено примерно в 40 километрах от побережья Карского моря. Шельф Карского моря является северным продолжением Западно-Сибирской нефтегазоносной провинции, в которую входит Южно-Карская нефтегазоносная область (расположена в южной части Карского моря). В данной области открыто 4 месторождения, из них 3 газовых (Русановское, Ленинградское, Харасавейское) и 1 нефтяное (Белоостровское). Ресурсы оцениваются в 10–50 трлн м³ природного газа и в 3–10 млрд тонн нефти. Перспективными нефтегазовыми структурами бассейна считаются Университетская, Нярмейская, Кропоткинская, Викуловская и др. (Южно-Карская..., 2018).

На полуострове Ямал активно идет строительство технологических линий по производству сжиженного природного газа (СПГ). «ЯМАЛ СПГ» – интегрированный проект по добыче, сжижению и поставкам природного газа. Проект предусматривает строительство завода по производству СПГ мощностью около 16,5 млн тонн в год на ресурсной базе Южно-Тамбейского месторождения. В рамках реализации Проекта создается транспортная инфраструктура, включающая морской порт и аэропорт Сабетта (Портал Народов..., 2018). (дата обращения: 21.04.2017).

Значительный вклад в загрязнение атмосферы вносит и автомобильный транспорт (рис. 3). Установлено, что количество автотранспортных средств с 2011 по 2014 год ежегодно увеличивалось в среднем на 200 автомашин и только в 2014–2015 годы стабилизировалось (1751 и 1736 соответственно).

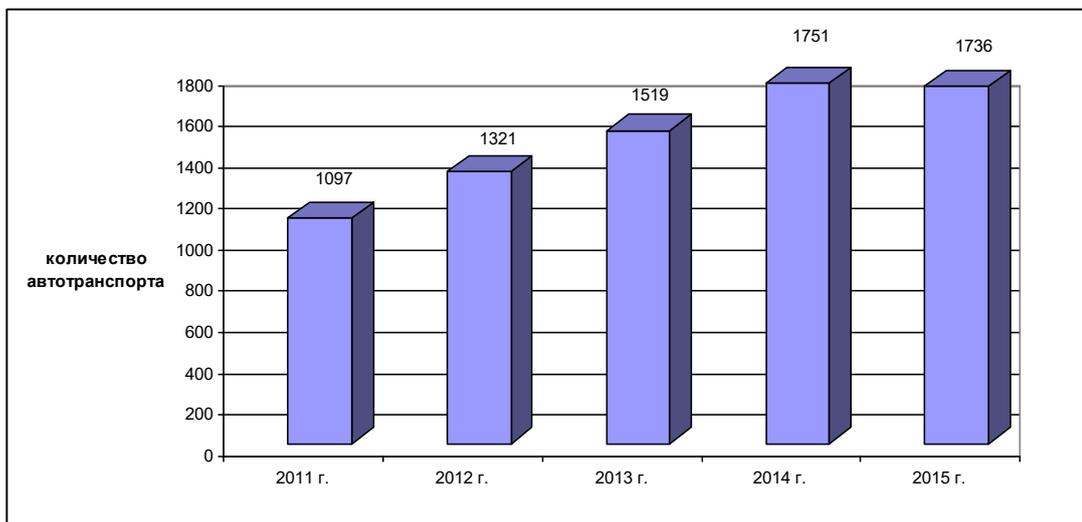


Рис. 3. Динамика количества автотранспорта, зарегистрированного в Ямальском районе ЯНАО (2011–2015 гг.)

Загрязнение атмосферного воздуха оказывает неблагоприятное влияние на сохранение и воспроизводство арктической флоры и фауны. Доминирующими загрязнителями атмосферы являются оксиды азота, диоксид серы, оксид углерода, взвешенные вещества. Приведем

данные по массе различных загрязняющих веществ, выброшенных в атмосферный воздух за 2013–2016 годы стационарными источниками в Ямальском районе ЯНАО (рис. 4).

Выявлено, что масса CO в 2015 году по сравнению с 2014 и в 2016 по сравнению с 2015 увеличилась примерно в 2 раза, масса NO_x в пересчете на NO₂ в 2015 году по сравнению с 2014 также увеличилась примерно в 2 раза. Основными источниками диоксида азота являются автотранспорт, тепловые электростанции и различные отопительные установки. В первую очередь это связано с увеличением количества автомобильного транспорта в городах автономного округа. К образованию крупных взвешенных частиц (летучая зола) приводит сжигание различных углеводородов, в том числе бензина. Что касается массы CH_x, то в 2014 и 2015 годах по сравнению с 2013 годом она уменьшилась в 3 и 1,5 раза соответственно, но в 2016 году возросла по сравнению с 2015 годом примерно в 2 раза. Увеличение массы выбросов загрязняющих веществ за 2013–2016 годы от стационарных источников, расположенных на территории Ямальского района ЯНАО, по нашему мнению, связано с освоением северных территорий, открытием новых нефтегазовых месторождений.

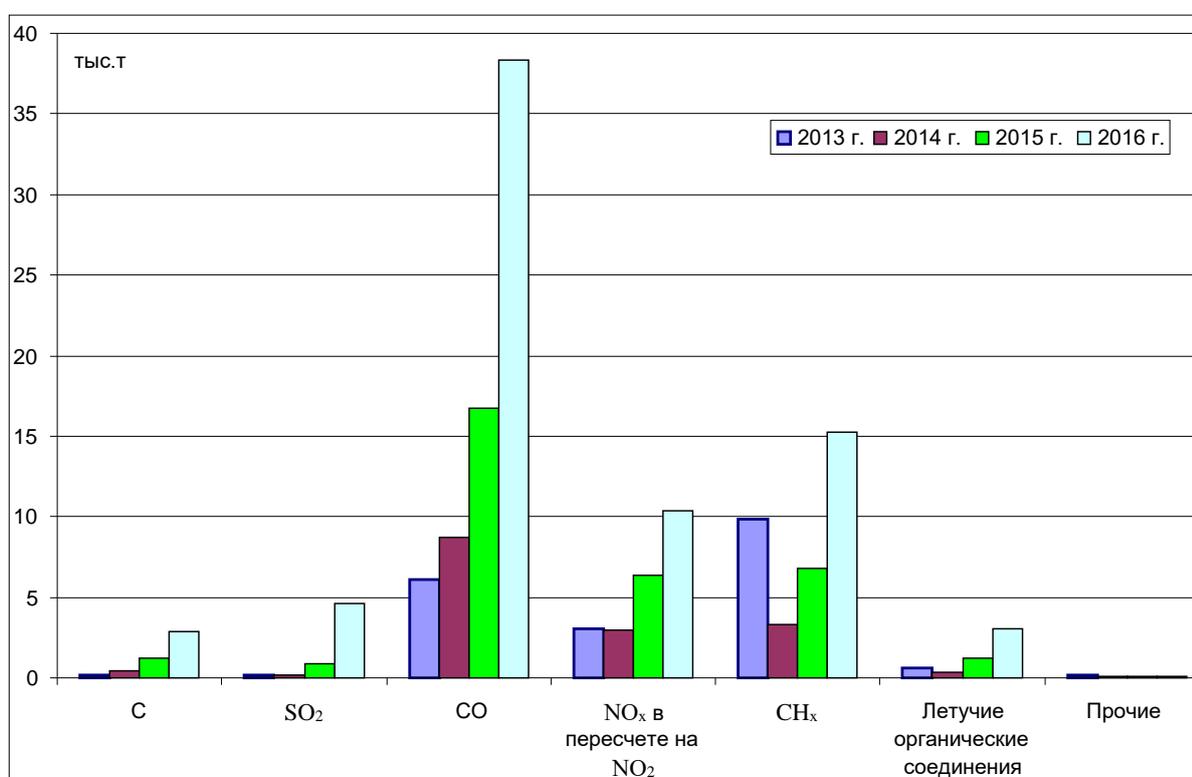


Рис. 4. Масса выбросов (тыс. т) загрязняющих веществ за 2013–2016 годы от стационарных источников, расположенных на территории Ямальского района ЯНАО

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бурное освоение природных ресурсов Арктики сопровождается антропогенным загрязнением ее территорий, что требует соответствующего обеспечения сохранения биологического разнообразия арктической флоры и фауны в условиях расширения экономической деятельности и глобальных изменений климата. Увеличение массы выбросов загрязняющих веществ за 2013–2016 годы от стационарных источников, расположенных на территории Ямальского района ЯНАО, по нашему мнению, связано с расширением хозяйственной деятельности в регионе, открытием новых нефтегазовых месторождений на суше и в прибрежной части Карского моря Арктической зоны РФ. При этом техногенное воздействие приобретает площадный характер, что негативно сказывается на биологическом

разнообразии арктической флоры и фауны, в том числе на оленьих пастбищах и путях миграции северных оленей.

В целях охраны окружающей среды и обеспечения экологической безопасности на территории Ямалского района ЯНАО предусматриваются развитие и расширение сети арктических особо охраняемых природных территорий и акваторий федерального значения для охраны уникальных арктических экосистем, в том числе флоры и фауны, находящихся под угрозой исчезновения, охраны сокращающихся северных популяций, а также для реаклиматизации некоторых живых организмов. При этом для улучшения качества жизни населения, проживающего и работающего в этом регионе, и в первую очередь коренных малочисленных народов, повышения уровня их социального и культурного обслуживания, а также обеспечения положительных демографических процессов и необходимых социальных условий хозяйственной деятельности, создание факторий является актуальной задачей. Фактории позволяют сохранить традиционные виды занятости населения, несмотря на то, что размещены на ООПТ, и не оказывают существенного влияния на качество атмосферного воздуха северных экосистем.

На сегодняшний день многие факторы среды в отношении оценки их влияния на экологическую безопасность автономного округа недостаточно изучены и нуждаются в дальнейшей комплексной оценке их влияния. Поэтому консолидация административно-производственных ресурсов и академической науки по исследованию влияния естественных и антропогенных факторов на биогеоценоз Арктики и социогенез народов Севера позволит решать конкретные задачи, направленные на сохранение этнокультурного развития КМНС, защиту их исконной среды обитания и традиционного образа жизни.

Работа выполнена по госзаданию, согласно Плану НИР ТюмНЦ СО РАН на 2018–2020 годы, протокол № 2 от 08.12.2017 (Приоритетное направление IX.133. Программа IX.133.1. Проект: IX.133.1.4. Криобиологические процессы на суше и в прибрежной части Карского моря в условиях повышения среднегодовых температур).

Список литературы

Дементьева Н. И., Голубчиков С. Н., Кошуриков А. В., Голубчиков М. Ю., Березенко С. И. Мегaproект «Ямал» и изменение климата // Энергия: экономика, техника, экология. – 2013. – № 7. – С. 29–37.

Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2013 году. – Режим доступа: <http://правительство.янао.рф/region/ecology/>.

Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2014 году. – Режим доступа: <http://правительство.янао.рф/region/ecology/>.

Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2015 году. – Режим доступа: <http://правительство.янао.рф/region/ecology/>.

Доклад об экологической ситуации в Ямало-Ненецком автономном округе в 2016 году. – Режим доступа: <http://правительство.янао.рф/region/ecology/>.

Дорожукoва С. Л., Янин Е. П. Экологические проблемы нефтегазодобывающих территорий Тюменской области. – М.: ИМГРЭ, 2004. – 56 с.

Закон Ямало-Ненецкого автономного округа от 28.12.2005 № 113-ЗАО «О факториях в Ямало-Ненецком автономном округе».

Итоги Всероссийской переписи населения 2010 года: В 11 т. Федеральная служба государственной статистики; рук. раб. группы Э. С. Набиуллина. – М.: ИИЦ «Статистика России», 2012. Т. 4: Национальный состав и владение языками, гражданство. Кн. 3. – 820 с.

Кадастровый отчет по ООПТ Государственный биологический (ботанический и зоологический) заказник регионального (окружного) значения «Ямальский». – Режим доступа: <http://www.obr-yanao.ru/gosudarstvennyj-biologicheskij-zakaznik-regionalnogo-znacheniya-yamalskiy1.html>. (дата обращения: 21.06.2018).

Постановление Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 20 мая 2013 года № 352-П «О государственном биологическом (ботаническом и зоологическом) заказнике регионального (окружного) значения "Ямальский"».

Портал Народов Севера. Департамент по делам коренных малочисленных народов Севера Ямало-Ненецкого автономного округа. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dkmns.ru>. (дата обращения: 21.06.2018).

Постановление Правительства Ямало-Ненецкого автономного округа от 1 сентября 2016 года № 832-П «О внесении изменений в некоторые нормативные правовые акты Ямало-Ненецкого автономного округа по вопросам особо охраняемых природных территорий регионального значения».

Федеральный закон от 14.03.1995 № 33-ФЗ «Об особо охраняемых природных территориях».

Федеральный закон от 07.05.2001 № 49-ФЗ «О территориях традиционного природопользования коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока Российской Федерации».

Хайруллина Н. Г. Коренные народы Тюменской области: взгляд социолога. – Тюмень: ТюмГНГУ, 2012. – 476 с.

Электронный журнал «Вокруг газа». – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://trubagaz.ru/gkm/kharasavejjskoe-gazokondensatnoe-zhdenie/>. (дата обращения: 21.06.2018).

Южно-Карская нефтегазоносная область. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://ru.wikipedia.org/wiki/> (дата обращения: 21.06.2018).

Ямал СПГ. – Режим доступа: <http://yamallng.ru/>.

Petrov S. A., Mamaeva N. L. Specially protected natural territories and traditional types of economic activity of the indigenous peoples of the North // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 16 (46). P. 3–11.

Under the conditions of modern technogenesis, the question of the state of ecological safety and harmonious development of the man-nature relationship in the Arctic zone of the Russian Federation is urgent. The article deals with the issue of the protection of the land and the coastal part of the Kara Sea and the role in this of specially protected natural territories, the factories of the small indigenous peoples of the north located within the state biological reserve of regional importance «Yamal». The following indicators were analyzed: the number of objects with emissions of pollutants and sources of air pollution, the volume of gross emissions from stationary sources for various activities, the number of vehicles, the mass emissions of pollutants. It is shown that the consolidation of administrative and production resources and academic science to study the influence of natural and anthropogenic factors on the biogeocenosis of the Arctic and the sociogenesis of the peoples of the North will allow solving specific tasks of developing and using the Arctic zone of the Russian Federation and preserving the ethnic and cultural development of the indigenous peoples and protecting their original habitat and traditional lifestyle. In order to protect the environment and ensure environmental safety on the territory of the Yamal district of the Yamal-Nenets Autonomous District, it is planned to develop and expand the network of specially protected natural territories and waters to protect unique Arctic ecosystems.

Key words: ecology, northern ecosystems, specially protected natural territories, trading posts, indigenous peoples.

Поступила в редакцию 14.08.18

УДК 58.006:631.529:502.75

Лесостепные ботанические сады: общая стратегия сохранения биоразнообразия региональных флор

Воронин А. А.

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

В работе представлены результаты анализа данных, отражающих значение ботанических садов в сохранении таксономического разнообразия региональных лесостепных флор, включая редкие и уязвимые виды. В качестве ключевых центров интродукции лесостепного Черноземья выступает 5 университетских ботанических садов общей площадью 215 га. В настоящее время ботанические сады лесостепного Черноземья сохраняют в условиях культуры генетическое разнообразие около 1200 видов растений местной флоры. В ботаническом саду Воронежского госуниверситета коллекция природной флоры включает около 600 видов, в ботаническом саду Пензенского госуниверситета – 530. Из них редких таксонов – 202 (33,7 %) и 78 видов (14,1 %) соответственно. Количество редких таксонов колеблется от 26 (Ботанический сад Мордовского госуниверситета) до 202 (Ботанический сад Воронежского госуниверситета), а в среднем составляет 96,4 видов. В целом площадь культивирования редких растений в лесостепных ботанических садах составляет порядка 9,9 га. По географии образцов семян и живых растений центры интродукции охватывают следующие территории: ботанический сад Белгородского госуниверситета – юго-запад Среднерусской возвышенности; ботанический сад Воронежского госуниверситета – Центральное Черноземье (Среднерусская лесостепь); ботанические сады Пензенского, Самарского и Мордовского госуниверситетов – Среднее Поволжье (Средневожжская лесостепь). Единая стратегия по сохранению биоразнообразия флоры лесостепного биотопа Восточной Европы связана с решением целого ряда поэтапных задач и может развиваться только в тесном сотрудничестве между центрами интродукции и другими природоохранными учреждениями.

Ключевые слова: региональная флора, биоразнообразие, редкие виды растений, ботанический сад, лесостепной биом, интродукция, стратегия.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие техногенных процессов и нерациональное природопользование ежегодно ведет к снижению разнообразия флоры нашей планеты. Особенно уязвимы растения, которые уже входят в разряд редких и исчезающих. По данным Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП, или IUCN), около 10 % сосудистых растений нуждается в охране. Особая роль в этом отводится ботаническим садам, которые являются важнейшими центрами сохранения биоразнообразия. Так, из 250 000 видов высших растений более 80 000 представлено в коллекциях ботанических садов (Глобальная стратегия..., 2002). До сих пор малоизученными являются эндемичные и реликтовые таксоны.

Угроза сохранению отдельных видов и экосистем еще никогда не была так велика, как сегодня. С нарушением экологии видов происходит сокращение генетического разнообразия. В настоящее время исчезновение грозит от 60 до 100 тысяч видам растений мировой флоры. Им угрожает целый комплекс факторов: нерациональное землепользование и лесоводство, нерегулируемый сбор, урбанизация, загрязнение среды, распространение чужеродных инвазионных видов и климатические изменения (Глобальная стратегия..., 2002).

На XVI Международном ботаническом конгрессе (1999 г.) подчеркивалось, что если не принять действенных мер по сохранению видового разнообразия растений, то к середине XXI века могут быть потеряны 2/3 из общего числа видов растений, обитающих на Земле. Отсюда очевидна необходимость тесного сотрудничества по сохранению редчайших видов различных биомов Земли. Среди них лесостепной биом Восточной Европы, расположенный в высокоосвоенном регионе со многими центрами интродукции растений.

Цель работы – дать оценку роли ботанических садов в сохранении видового разнообразия региональных лесостепных флор, включая редкие и исчезающие виды, а также сформулировать ключевые задачи для выработки общей стратегии их охраны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве ключевых центров интродукции в пределах лесостепного Черноземья выступает 5 ботанических садов общей площадью 215 га: ботанический сад Белгородского государственного университета (БС БелГУ), ботанический сад Воронежского государственного университета (БС ВГУ), ботанический сад Самарского государственного аэрокосмического университета (БС СамГАУ), ботанический сад Пензенского государственного университета (ПГУ) и ботанический сад Мордовского государственного университета (БС МорГУ).

К лесостепному Черноземью относится территория площадью около 635 тыс. км², которая включает Среднерусскую лесостепную провинцию, лесостепь Окско-Донской равнины, лесостепные районы Приволжской возвышенности, Высокого и Низменного Заволжья в пределах лесостепной ландшафтной зоны Русской равнины. Здесь типичными являются лесные и лугово-степные сообщества на серых оподзоленных почвах, оподзоленных и выщелоченных черноземах, дерново-карбонатных почвах (Мильков, 1950). Другими словами, лесостепное Черноземье – это восточноевропейская лесостепь в пределах Российской Федерации.

В пределах данного региона представлены крупные орографические объекты: две возвышенности – Среднерусская (150–290 м н.у.м.) и Приволжская (от 100 до 381 м н.у.м.), а также Окско-Донская низменность (до 180 м н.у.м.) и низменные районы водораздельной равнины (часть Низкого Заволжья, высоты от 25 до 125 м н.у.м.), где сформировались зональные, а зональные и интразональные сообщества с эндемичными и реликтовыми элементами во флоре.

Представленность уязвимых и редких видов региональных флор в лесостепных ботанических садах выявлена по доступным источникам литературы (Мамонтова и др., 2007; Ботанический сад..., 2012; Мартынова и др., 2013; Мазей и др., 2014) и базе данных (Информационно-аналитическая..., 2007). Для БС ВГУ количественные данные приводятся по состоянию на 2017 год, согласно журналам наблюдений. В анализе также использовались материалы региональных красных книг (Красные книги..., 2018). Латинские названия растений даны по С. В. Черепанову (1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в коллекциях рассматриваемых лесостепных ботанических садов насчитывается 3669 видов из 611 родов, 140 семейств, 76 порядков, 6 классов отделов *Gymnospermae* и *Angiospermae* (Информационно-аналитическая..., 2007). Из них 1200 видов – представители региональных флор. Коллекции природной флоры насчитывают от 530 (БС ПГУ) до 600 видов (БС ВГУ). Количество редких таксонов колеблется от 26 (БС МорГУ) до 202 (БС ВГУ), а в среднем составляет 96,4 видов (табл. 1).

В Красные книги рассматриваемого региона включено от 189 (Республика Мордовия) до 349 (Воронежская область) редких таксонов. По доле раритетных таксонов местной флоры лесостепные ботанические сады формируют следующую последовательность в порядке убывания: БС ВГУ – 57,9 % от общего числа «краснокнижных» видов во флоре региона, БС ПГУ – 39,0 %; БС СамГАУ – 37,0 %; БС БелГУ – 36,4 %; БС МорГУ – 13,8 %. Причем данный показатель не зависит от общей площади культивирования этих растений.

Опыт выращивания местных видов растений в ботанических садах насчитывает более 80 лет. Например, в БС СамГАУ редкие представители флоры Среднего Поволжья вводились в состав коллекции с 1932 года, а в БС ВГУ в 1940 году на площади в 1,0 га был заложен участок «Наша флора», где культивировалось более 400 видов (Коллекции и экспозиции..., 2017).

Таблица 1

Представленность редких видов растений в региональных Красных книгах и в лесостепных ботанических садах

Название центра интродукции	Число видов растений в региональной Красной книге*	Число редких видов в культуре БС	Доля от общего числа видов в региональной Красной книге, %	Общая площадь культивирования растений местной флоры в БС
БС ВГУ	349	202	57,9	0,5
БС БелГУ	209	76	36,4	1,0
БС СамГАУ	270	100	37,0	3,0
БС ПГУ	200	78	39,0	0,4
БС МорГУ	189	26	13,8	5,0
Среднее	243,4	96,4	36,8	2,0

* (Красные книги..., 2018)

Современный состав коллекций и экспозиций местной флоры и растительности в лесостепных ботанических садах представлен систематикумами, альпинариями, степными, лесными, болотными и прибрежно-водными участками. Формирование таких коллекций и экспозиций основано на длительных ландшафтно-экологических, биогеографических, геоботанических, агротехнических, лабораторных и мониторинговых исследованиях. На базе ботанического сада ВГУ для успешного сохранения видового разнообразия флоры Центрального Черноземья с 2002 года формируется система специализированных коллекций и экспозиций: «Систематикум», «Сниженные Альпы Среднерусской возвышенности», «Степи Центрального Черноземья», «Папоротники», «Широколиственный лес», «Сосновый лес», «Черноольшанник», «Красная книга» (Коллекции и экспозиции..., 2017).

В БС ВГУ на экспозиции «Сниженные Альпы Среднерусской возвышенности» собран генофонд более 30 редких видов снижено-альпийского флорокомплекса памятников природы Воронежской области: степные склоны у с. Писаревка, урочище «Кругленькое» Кантемировского р-на; проломниковая степь у с. Михнево Нижнедевицкого р-на; урочище «Майдан» Репьевского р-на и пр. (Лепешкина и др., 2009). Живыми растениями и семенами были трансплантированы: *Clausia aprica* (Stephan) Korn.-Tr., *Matthiola fragrans* Bunge, *Hyssopus ncarate* Dubjan., *Ephedra distachya* L., *Artemisia hololeuca* Bieb. Ex Bess., *Thymus calcareous* Klok. & Shost., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Carex humilis* Leyss., *Gypsophila altissima* L., *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Thymelaea passerine* (L.) Coss. Et Germ., *Sideritis ncarna* L., *Asperula cynanchica* L., *Alyssum lenense* Adams, *Scrophularia cretacea* Fisch. Ex Spreng., *Festuca cretacea* T. I. Popov & Proskor., *Androsace koso-poljanskii* Ovcz., *Plantago maritima* L., *Helianthemum canum* (L.) Hornem., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., *Schivereckia podolica*, *Crambe tatarica* Sebeok, *Onosma simplicissima* L., *Scutellaria ncarna* L., *Campanula sibirica* L., *Peucedanum ruthenicum* Bieb., *Cephalaria uralensis* (Murray) Schard. Ex Roem. & Schult. и др.

Экспозиция «Степи Центрального Черноземья» представляет собой уже сложившийся 9-летний лугово-степной фитоценоз площадью 300 м², в составе которого насчитывается 237 видов сосудистых растений (Воронин, Лепешкина, 2017а). Среди них более 100 редких и уязвимых видов флоры региона: *Bellevia sarmatica* (Georgi) Woronow, *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng., *Ornithogalum fischerianum* Krasch., *Serratula erucifolia* (L.) Boriss, *Ferula tatarica* Fisch. Ex Spreng., *Tulipa schrenkii* Regel, *Potentilla pimpinelloides* L., *Iris aphylla*, *Adonis vernalis* L., *Clematis integrifolia* L., *Stipa pennata* L., *S. pulcherrima* C. Koch. и др.

В условиях БС БелГУ культивируется 76 редких видов флоры юго-запада Среднерусской возвышенности: *Adonis vernalis* L., *Anemone sylvestris* L., *Ajuga laxmannii* (L.) Benth., *Hyssopus cretaceus* Dubj., *Primula veris* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Iris aphylla* L., *Iris pumila* L., *Iris sibirica* L., *Sedum maximum* (L.) Hoffm., *Sempervivum ruthenicum* (W.D.J. Koch) Schnittsp. &

C. B. Lehm., *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr., *Stipa pennata* L., *Stipa zalesskii* Wilensky (Мартынова и др., 2013).

В коллекции БС СамГАУ успешно интродуцированы редчайшие эндемики и представители флоры Жигулевских гор, которые встречаются в пределах Жигулевского государственного природного заповедника и национального парка «Самарская Лука» Самарской области: *Cerastium zhiguliensis* S. Saksonov, *Thymus zheguliensis* Klok., *Lilium martagon* L., *Globularia punctata* Lapeyr., *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz., *Pulmonaria angustifolia* L., *Inula helenium* L., *Centaurea ruthenica* Lam., *Asparagus officinalis* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Bupleurum longifolium* L., *Trollius europaeus* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Polygonum bistorta* L. и др. (Мамонтова и др., 2007).

Пензенский ботанический сад сохраняет генофонд редчайших видов местной флоры: *Juniperus communis* L., *Ephedra distachya* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Gratiola officinalis* L., *Dactylorhiza incarnata* L. Soo, *Minuartia setacea* (Thuill.) Hauek s.l. и др. (Мазей и др., 2014).

Зонально-региональная локация рассматриваемых 5-ти ботанических садов охватывает северную, типичную и южную подзоны лесостепи, что потенциально позволяет им привлекать в интродукцию широкий диапазон лесостепных таксонов. При интродукции вид рассматривают как сложную динамичную систему внутривидовых единиц, которые находятся в постоянном взаимодействии между собой, со средой обитания и продолжают свою эволюцию. Поэтому для формирования устойчивых интродукционных популяций трансплантируются растения из различных частей их естественного ареала.

Генетические банки семян (семенные лаборатории) также играют ключевую роль в сохранении диаспор растений региональной флоры. Например, в БС ВГУ в составе базовой части карпологической коллекции представлены диаспоры 130 редчайших видов природной флоры Центрального Черноземья: *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Paeonia tenuifolia* L., *Macroselinum latifolium* (M. Bieb.) Schur, *Chartolepis intermedia* Boiss., *Inula oculus-christi* L., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Daphne cneorum* L. и другие.

Ботанические сады имеют большой объем многолетних фенологических данных по растениям, которые позволяют оценивать интродукционную устойчивость уязвимых видов, их динамику в коллекционных фондах, а также внедрять хозяйственно ценные таксоны в широкую культуру.

Следует учитывать, что интродукция растений местной флоры рассматривается в качестве дополнения к наиболее естественному способу сохранения видов в их природных местообитаниях – *in situ*, а не как альтернатива. Она создает резервный фонд для работ по реинтродукции растений в естественные экосистемы. Ботанические сады ставят перед собой главную задачу – сформировать в условиях культуры крупные популяционные группы исчезающих видов, что обеспечит необходимый уровень их охраны при интродукции. В 2017 году на базе БС ВГУ разработан проект моделирования зонально-региональных фитоценозов общей площадью 15353 м², что позволит не только сохранять отдельные виды растений и их небольшие группировки, а и формировать устойчивые сообщества в условиях культуры (Воронин, 2018). Состав проектируемых участков формируют северные разнотравно-злаковые и южные разнотравно-злаковые степи (6300 м²), кальцефитно-петрофитные экотопы со сниженно-альпийской флорой (2652 м²), сообщество черноольхового леса (720 м²), сосновый лес (2300 м²) и широколиственный лес (3381 м²).

Общее количество видов растений, нуждающихся в охране, слишком велико, и сады не могут охватить их все. Для этого необходимы оптимальное распределение ресурсов, четкая координация работ между ботаническими садами одной природной зоны, а также национальными парками, заказниками, заповедниками и памятниками природы.

Для реализации общей стратегии сохранения биоразнообразия региональных флор на базе лесостепных ботанических садов должны быть решены следующие 10 задач (Воронин, Лепешкина, 2017б):

1. Разработка научно-исследовательских программ с использованием современных методов для изучения биологического разнообразия, репродуктивной биологии и экологии сохранения видов лесостепного биома, находящихся под угрозой исчезновения, содействие их сохранению *in situ*.

2. Использование значительной часть исследовательского потенциала ботанического сада на изучение эндемичных и реликтовых растений лесостепного региона.
3. Укрепление исследовательских связей с лесостепными ботаническими садами (научными работниками) восточноевропейских стран: Венгрии, Румынии, Сербии, Словакии, Хорватии, Боснии и Герцеговины (Среднедунайская лесостепь), Украины (лесостепная часть) в рамках КБР (Кабардино-Балкарская Республика).
4. Участие в подготовке и оценке научной информации, необходимой в рамках КБР для сохранения разнообразия растений лесостепного биома *ex situ*.
5. Укрепление своих позиции в качестве основных центров для сохранения зародышевой плазмы аборигенных видов растений; всестороннее содействие проведению исследований по биологии и хранению семян, микроразмножению, распространению и культивированию растений.
6. Поощрение и продвижение программ исследований методов и технологий культивирования по редким и находящимся под угрозой исчезновения видам лесостепного биома.
7. Создание сети справочных коллекций для научного изучения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений.
8. Создание сети банков гермоплазмы дикорастущих видов местных флор, находящихся под угрозой исчезновения в условиях восточноевропейской лесостепи, для охвата как можно более широкого диапазона их генетического разнообразия.
9. Сотрудничество с местными природоохранными учреждениями, университетами и другими заинтересованными сторонами для создания научно обоснованных программ восстановления находящихся под угрозой исчезновения видов растений.
10. Создание эффективных способов публикации и обмена научной информацией между лесостепными ботаническими садами по проблемам интродукции редких аборигенных таксонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время ботанические сады лесостепного Черноземья сохраняют в условиях культуры генетическое разнообразие около 1200 видов растений местной флоры, в состав списка которых входят и «краснокнижные» виды – 37 % от их общего числа в регионе. Наибольшее разнообразие редких таксонов представлено в БС ВГУ (202 вида), наименьшее – в БС МорГУ (26 видов). В целом площадь культивирования раритетных растений в лесостепных ботанических садах составляет 9,9 га.

По географии образцов семян и живых растений центры интродукции охватывают следующие территории: БС БелГУ – юго-запад Среднерусской возвышенности; БС ВГУ – Центральное Черноземье (Среднерусская лесостепь); БС СамГАУ, БС ПГУ и БС МорГУ – Среднее Поволжье (Средневожская лесостепь).

В результате переноса растений из природных местообитаний в культуру БС формируются коллекции, экспозиции, питомники размножения, семенные банки растений региональной флоры, отрабатывается агротехника. Изучение экологии и биологии уязвимых видов растений позволяет создавать в культуре необходимые для них условия: состав и плодородие почв, рельеф, влагообеспеченность, освещенность, совершенствовать способы размножения редких таксонов, отрабатывать методы создания соответствующих коллекций и экспозиций.

Единая стратегия по сохранению биоразнообразия флоры лесостепного биома Восточной Европы связана с решением целого ряда поэтапных задач и должна реализовываться в тесном сотрудничестве между центрами интродукции и другими природоохранными учреждениями.

Список литературы

Ботанический сад Мордовского университета / [А. С. Лукаткин, В. К. Левин, И. В. Кирюхин и др.] – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2012. – 240 с.

Воронин А. А. Моделирование фитоценозов в системе ландшафтов ботанического сада Воронежского госуниверситета // Проблемы региональной экологии. – 2018. – № 1. – С. 6–10.

Воронин А. А., Лепешкина Л. А. Возможности контроля и управления фитоценозом экспозиции «Степи Центрального Черноземья» // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2017: материалы Межрегиональной научной конференции, посвященной году особо охраняемых природных территорий. Курск, 2017а. – С. 136–138.

Воронин А. А., Лепешкина Л. А. Стратегия устойчивого развития ботанических садов лесостепного Черноземья. – Воронеж: Научная книга, 2017б. – 62 с.

Глобальная стратегия сохранения растений. Текст на русском языке. – Richmond: BGCI, 2002. – 16 с.

Информационно-аналитическая система «Ботанические коллекции России». Коллекции регионов России: [Электронный ресурс] / 2007 г. Ред.: Прохоров А. А., Андриусенко В. В., Приз Ю. В., Обухова Е. Л. Web-мастер: Андриусенко В. В. – Режим доступа: <http://garden.karelia.ru/look/ru/region/index.htm>.

Коллекции и экспозиции природной флоры и растительности Центрального Черноземья в Ботаническом саду им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета (путеводитель) / [А. А. Воронин, Л. А. Лепешкина, В. И. Серикова и др.]. – Воронеж: Научная книга, 2017. – 98 с.

Красные книги (Перечень публикуемых списков охраняемых видов растений и лишайников) [электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.plantarium.ru/page/redbooks.html> (дата обращения: 7 ноября 2018 г.).

Лепешкина Л. А., Прохорова О. В., Дендебер А. В. К стратегии создания искусственных степных сообществ в условиях лесостепи на базе Ботанического сада Воронежского государственного университета // Степи Северной Евразии: Материалы международного симпозиума. – Оренбург, 2009. – С. 434–437.

Мамонтова Е. Н., Васильева Е. И., Рузаева И. В. Сохранение редких растений в ботаническом саду Самарского государственного университета // Бюллетень Самарская Лука. – 2007. – Т. 16, № 1–2 (19–20). – С. 58–75.

Лепешкина Л. А., Муковнина З. П., Комова А. В., Воронин А. А. Микрорезерваты ботанического сада как ценные ботанические объекты // Флора и растительность Центрального Черноземья – 2012: материалы научной конференции, г. Курск, 6 апреля 2012 г. – Курск, 2012. – С. 127–131.

Мильков Ф. Н. Лесостепь Русской равнины. Опыт ландшафтной характеристики. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – 296 с.

Мазей Н. Г., Можяева Г. Ф., Рытикова О. В., Вяль Ю. А., Ростовцева М. В. Редкие виды растений местной флоры в коллекции Пензенского ботанического сада им. И. И. Спрыгина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Биология. – 2014. – № 1 (5). – С. 35–44.

Мартынова Н. А., Тохтарь В. К., Жиликова Е. Т., Новиков О. О. Редкие растения юго-запада среднерусской возвышенности в коллекции ботанического сада НИУ «БелГУ» и возможности их применения // Современные проблемы науки и образования. – 2013. – № 5. – С. 1–9.

Voronin A. A. Forest-steppe botanical gardens: the general strategy for the conservation of regional flora biodiversity // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 16 (46). P. 12–17.

This paper considers the results of evaluation of the role of Botanical gardens in the conservation of taxonomic diversity of regional forest-steppe flora, including rare and vulnerable species. 5 University Botanical gardens with a total area of 215 hectares serve as the key centers of introduction of forest-steppe Black Soil Region. At present, the Botanical gardens of the forest-steppe Black Soil Region preserve the genetic diversity of about 1200 species of plants of local flora in the conditions of culture. In the Botanical garden of Voronezh state University the collection of natural flora includes about 600 species, in the Botanical garden of Penza state University – 530. Of these rare taxa 202 (33.7 %) and 78 species (14.1 %) respectively. The number of rare taxa ranges from 26 (Republic of Mordovia) to 202 (Botanical garden of Voronezh State University), and the average is 96,4 species. In General, the area of cultivation of rare plants in forest-steppe Botanical gardens is about 9,9 hectares. According to the geography of samples of seeds and living plants in the centers of introduction cover the following areas: Botanical garden of Belgorod State University – southwest of Middle Russian upland; Botanical garden of Voronezh State University – Central Black Soil Region (Central Russian forest-steppe); Botanical garden of Penza State University, Botanical garden of Samara State University, Botanical garden Mordovia State University – the Middle Volga Region (Middle Volga forest-steppe). A common strategy for the conservation of biodiversity in the forest-steppe biome of Eastern Europe is associated with a number of step-by-step tasks and can only be developed in close cooperation between the introduction centers and other environmental institutions.

Key words: regional flora, biodiversity, rare plant species, Botanical garden, forest-steppe biome, introduction, strategy.

Поступила в редакцию 12.09.18

УДК 58.006(520):39(=521)

Японская этноботаника как ключ к разработке ассортимента японских садов

Голосова Е. В., Будилова И. Ю., Рынди́н Д. С., Николаева А. А.

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
Москва, Россия
eastgardens@mail.ru

Целью настоящего исследования является выявление закономерностей в выборе растений для японских садов и поиск связи ассортимента с культурными традициями региона. В период 1988–2012 годов проведены натурные обследования 134 садов Японии и Китая и проанализировано более 700 видов растений, встречающихся в садах. Основными критериями выбора растений для сада были не их природные эстетические качества и систематическая информация, а информация символическая, часто мистического характера, которой наделяли эти растения многие поколения людей, живущих в данной местности. Растительная символика присутствует в синтоистских и буддийских религиозных обрядах, геральдике, сельском хозяйстве, медицине, кулинарии, живописи и предметном искусстве. Традиционно в растениях ценились те их свойства, которые вызывали поэтическое чувство, переходящее в эмоциональное возбуждение, через аромат, цвет, форму. Именно поэтому 70 % видов растений в японских садах представляет местную флору, это объясняет малую потребность в интродуцентах, которые для японцев не имеют значения с точки зрения многовекового единства человека и окружающего его растительного мира.

Ключевые слова: японские сады, флора, растения, символика, культура, Китай, традиции.

ВВЕДЕНИЕ

Японское государство расположено на островах, занимающих в сумме более 370 тысяч квадратных километров в зонах умеренного, субтропического и тропического климата северного полушария. Население страны составляет 127 миллионов человек, из которых этническими японцами является 98,4 %, то есть абсолютное большинство населения является носителями национальной культуры. На Японском архипелаге выделяется четыре растительных зоны: альпийские и субальпийские луга, зоны хвойных и листопадных лесов, а также зона широколиственных вечнозеленых лесов.

Деятельность человека сильно повлияла на естественную растительность Японии, тем не менее благодатные лесорастительные условия сохранились на 60 % площади Японии, 11 % занимают сельскохозяйственные угодья (Alpine Flora of Japan, 1994).

Целью исследования был поиск и выявление закономерностей в выборе растений для японских садов через анализ происхождения растений, используемых в садах Японии, изучение историко-культурных и хозяйственных аспектов использования растений, использование растительной символики в геральдике японских родов и кланов.

По данным фонда Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF, 2018), в настоящее время на Японских островах выявлено 5629 видов сосудистых растений. Около 30 % из них является эндемиками Японии (Wild Flora of Japan, 1989).

Ассортимент растений традиционного японского сада, как и в Китае, опирается на местную флору, но принципы подбора имеют свои собственные отличительные черты. Форма растения имела для японского садовника всегда большее значение, чем цвет. Человек и окружающие его растения в различных локальных областях веками были тесно связаны. На основе этих взаимосвязей формировались экологическое мировоззрение, культурные традиции, пищевые предпочтения и традиционная медицина (Голосова, 2017).

В культуре Японии растительные образы часто использовались в повседневной жизни, цветы, листья, побеги изображали на керамике, тканях, лаковых миниатюрах. Любовь к

растениям и умение передавать их естественную форму легли в основу целого ряда японских искусств. Заимствованные когда-то из Китая, они прошли путь национальной адаптации и совершенствования в условиях японской культуры и национальных эстетических предпочтений. На протяжении длительного периода истории японской культуры японцы пытались интегрировать природу в свою повседневную жизнь, формировать ее духовное наполнение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На основании натурных обследований 134 садов в Японии и Китае в период с 1988–2012 года, изучения литературных источников по растительности японских островов, культуре этноса и истории государства было проанализировано более 700 видов растений, в основном древесных, произрастающих в садах Японии и Китая. Визуальная оценка исторических и современных садов Японии проводилась в разных городах страны (Токио, Йогогама, Киото, Нара, Канадзава, Осака, Кобе, Окаяма, Химэдзи, Курасики, Мацуяма, Фукуока, Дазайфу и другие).

Были применены следующие методы исследования:

- метод системного анализа позволил увидеть историю развития декоративного садоводства Японии как целостный процесс, в котором отражены разнообразные отрасли знания;
- исторический метод исследования позволил выявить общие закономерности развития японского классического садоводства, периоды и причины заимствований из китайской культуры;
- метод сравнительного анализа позволил выявить общие закономерности во флористических особенностях японских садов и парков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Традиционно в растениях, культивируемых в японских садах, ценились не только декоративные качества, а те их свойства, которые вызвали поэтическое чувство и эмоциональное удовлетворение через аромат, цвет, форму и фактуру отдельных частей. В японском синтоизме, как и в языческих верованиях других народов, обожествляли природу, придавая ее элементам мистическое значение. В религиозных праздниках вечнозеленые растения почитались особенно, так как считалось, что именно эти растения являются порталами между миром людей и миром божеств. В первую очередь к ним относятся эндемичные сосны (*мацу*), клейера японская (*сакаки*), кипарисовик туполистный (*хиноки*) и криптомерия японская (*кансуги*). Синтоистское обожествление вечнозеленых растений как обиталищ духов органично слилось с китайской буддийской и даосской символикой.

Древние японцы верили, что сосны, кедры, кипарисовики и камфорные деревья населены божествами, которые передают их друг другу по наследству. Практика обожествления растений с наименьшими сезонными изменениями органично перешла в буддизм из синтоистского поклонения деревьям как одному из проявлений божественных сил природы, поэтому в ранних буддийских садах в основном использовались вечнозеленые растения.

С приходом буддизма, запрещавшего любые жертвоприношения живых существ, практика использования в обрядах растений еще более упрочилась.

Поскольку ключевой тезис буддийской религии утверждает, что все предметы существуют через гармоничное взаимодействие причин и условий, то поиск гармонии и явился основной движущей силой в развитии японской садовой культуры, где красота природы обожествлялась, ей подражали, ее воспевали.

Например, из четырех с половиной тысяч поэм антологии японской поэзии VII века «Манъёсю» примерно треть содержит рассказы о растениях или об отношении человека к ним, поскольку частое использование деревьев и других растений в сравнениях – одна из характерных особенностей японской литературы. На основе упомянутых в этом

произведении растений возле синтоистского храма Касуга в Наре создан целый сад, называемый Садам Маньёсю, или «Садам десяти тысяч листьев» (Маньёсю..., 1987).

В период правления китайской династии Тан (618–907) японцами из Китая был заимствован цветочный календарь, который имел широкое распространение и популярность в эпоху Хэйан (794–1185). Календарем пользовались при выборе орнамента для кимоно: рисунок весеннего кимоно содержал глицинии, пионы, «семь цветов весны», летнего – ирисы, гортензии, гвоздику, осеннего – колокольчик и хризантемы, а камелии, бамбук или нарциссы использовались для зимнего кимоно.

Для каждого японца знакомы понятия «семь растений весны» и «семь цветов осени», появление которых относят примерно к IV веку. Все они в разной степени нашли место в традиционном японском саду, демонстрируя неразрывную связь повседневной жизни японцев с оформлением пространства вокруг собственного жилища.

«Семь весенних растений» собирали по традиции на седьмой день нового года. Их листья добавляли в рис в качестве витаминных и лекарственных добавок. До сих пор они пользуются популярностью, особенно в канун новогодних праздников, и их можно купить в магазинах как в наборе, так и по отдельности: это японская водяная петрушка, или омежник *Oenanthe decumbens* (Thunb.) Koso-Pol.), сушеница (*Gnaphalium uliginosum* L.), мокричник (*Stellaria media* (L.) Vill., красавка (*Atropa belladonna* L.), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik), белая репа (*Brassica rapa* L.) и японская белая редька, или дайкон (*Raphanus sativus* L.)

«Семь цветов осени» не имеют такого ярко выраженного утилитарного значения, источники указывают, что они были выбраны как антитеза весенним цветам и должны были выражать меланхолию осени. Этот набор осенних цветов имеет гораздо более позднее происхождение, даже в определении его назначения улавливается буддийское влияние. Это клевер (*Trifolium rubens* L.), мискантус (*Miscanthus sinensis* Andersson), вьюнок (*Convōlvulus arvensis* L.), гвоздика (*Dianthus superbis* L.), леспедеца (*Lespedeza bicolor* Turcz), посконник и валериана (*Valeriana officinalis* L.).

Подобные цветочные символы использовали для керамики, подарков и писем. Известные поэты в своих произведениях тоже часто обращались к растениям как к сезонным символам. Так, наставник в поэзии третьего сегуна сегуната Камакура, поэт и филолог XII–XIII веков Фудзивара-но Тэйка в произведении «Стихи о цветах и птицах. Тех и других по двенадцать» (в переводе В. Сановича) (Фудзивара-но Тэйка, 2012) предлагал такие растительные образы месяцам календаря, как «ива» (начало года), «вишня», «фудзи» (глициния), «цветы унохана» (дейция зубчатая), «цветы татибана» (мандарин уншиу), «гвоздика», «оминаэси» (патриния скабиозолистная), «хаги» (леспедеца), «сусуки» (мискантус), «последние хризантемы», «дерево бива» (мушмула японская), «ранняя слива». Некоторые названия растений, особенно взятые из древних поэтических произведений, до сих пор ботанически не идентифицированы, поэтому из 4,5 тысяч растений, упомянутых в «Маньёсю», в коллекции Сада Маньёсю в Наре представлено только около 300.

Поскольку заимствованный из Китая цветочный (растительный) календарь был основан на лунных циклах, то год начинался в период с 12 января по 19 февраля, и это был в понимании народов востока не Новый год (как середина зимы), а Праздник Весны – Чуньцзе (кит.). В связи с этим становится понятно, почему иву поэт отнес к первому месяцу года: именно ива на центральных и южных японских островах одной из первых начинает распускать листья.

Сосна почиталась как символ долголетия и начала года, японцы верили, что в сосне останавливалось божество, приносящее удачу в начале года (рис. 1). В сочетании с сосной часто использовали глицинию – символ достигнутого успеха, здоровья, выносливости, гостеприимства.

Бамбук воспринимался как символ стойкости, особенно зимой, когда он гнется, но не ломается под сильным ветром (рис. 2 и 3). Бамбуковые рощи включались в территорию монастырей и святилищ не только по символическому или эстетическому признаку. Проростки и корневища бамбука всегда были ценным пищевым ресурсом, помогавшим монахам выжить в любые, даже самые неурожайные годы.



Рис. 1. Сосны в саду императорского дворца, Киото

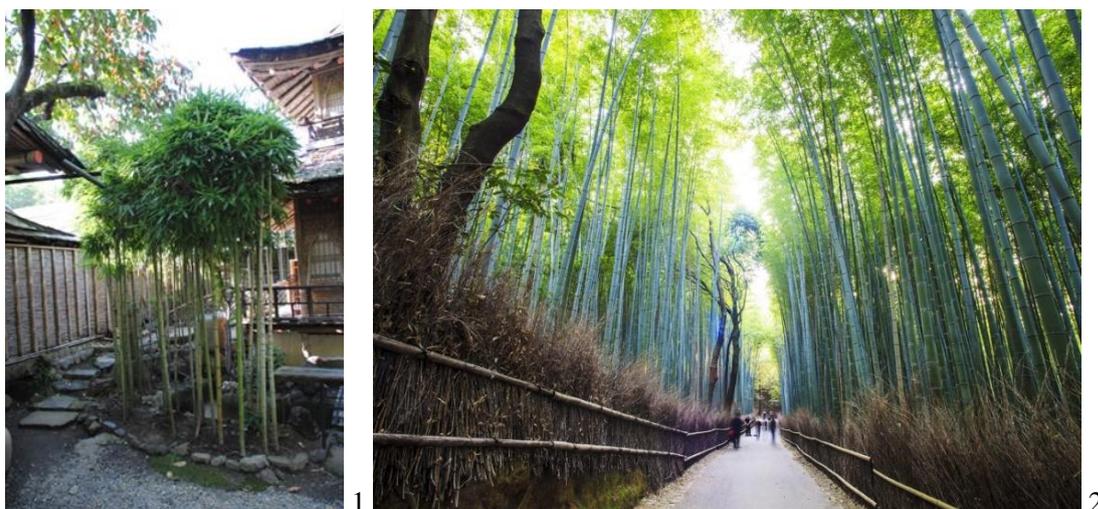


Рис. 2–3. Бамбук в Катуюхиметакэ-готъен – частном синтоистском святилище в Киото (2) и бамбуковый лес на склоне горы Аросияма, около храма Тэнрю-дзи, Киото (3)

Азалия почиталась как символ любви, верности, дружбы. Стриженные кусты азалий в саду также символизировали китайские «круглые» горы, покрытые лесом, что было характерно, в первую очередь, для храмов.

Ядовитые или колючие растения в садах всегда были менее популярны, поскольку вред наносимый колючками или ядом, считался более весомым аргументом при выборе, даже если растение обладало прекрасными цветами или запахом, как роза. Например, ликорис лучистый из семейства амариллисовых, в луковицах которого содержится яд, редко можно увидеть в садах – его чаще сажают на кладбищах (рис. 4). Он был завезен в Японию из Китая еще в эпоху Чжоу, то есть около 3 тысяч лет назад. Цветение ликориса приходится на период осеннего равноденствия, а для японцев это дни поминовения усопших. Поэтому он и

ассоциируется со смертью через целый ряд народных названий: сибито-бана – «цветок умерших», дзигоку-бана – «адский цветок», юрэй-бана – «цветок призраков» (Ерышов, 2018). Использование ликорисов на кладбищах обосновано и чисто практически: его ядовитые луковицы не повреждают мыши, поэтому яркое цветение, преподносимое духам предков, гарантировано.

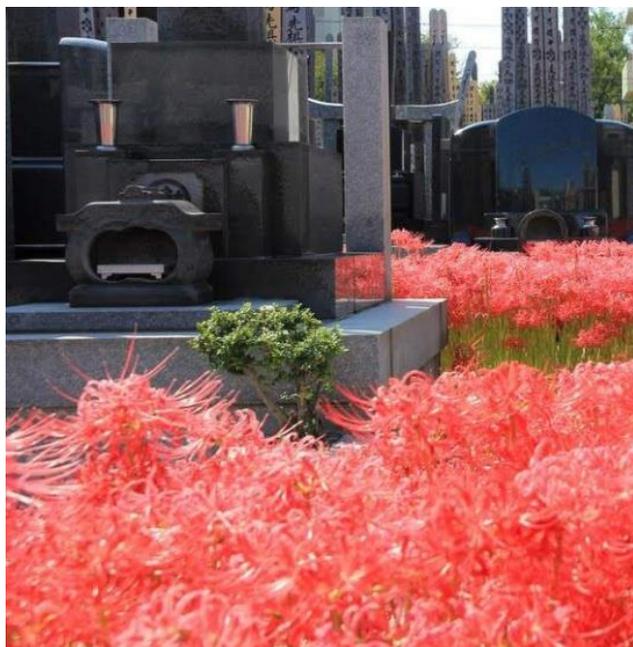


Рис. 4. Ликорис лучистый на японском кладбище

В связи с распространением буддизма главной достопримечательностью садовых водоемов стал лотос – символ буддийской чистоты (Будда часто изображается сидящим в цветке лотоса) (рис. 5 и 6). В северных садах или в очень маленьких водоемах лотос заменялся нимфеями, но в этом случае опускался главный символический аспект – вознесение чистого цветка на высоком цветоносе над поверхностью воды (часто грязной), как Будда вознесся над грязью и бренностью мира. Как и в предыдущем примере, использование лотоса в садах имело еще и чисто практический смысл: корень лотоса традиционно используется в японской, китайской, тайской и других кухнях и имеет высокую пищевую ценность.

Многие растения стали популярны в садах в связи с национальными традициями и древними обрядами. Жители Японии верили, что распускающиеся цветы обладают способностью отгонять злых духов, болезни и эпидемии. Лепестки цветов, бутонов, соцветий сакуры, камелии, керрии японской, а также ивы использовались при изготовлении небольших зонтиков, под которыми люди ходили, полагая, что этим они приобретут иммунитет от многих болезней (обряд «успокоения цветами»). Соответственно, с развитием декоративного садоводства такие растения в первую очередь попадали в перечень наиболее популярных.

С развитием сельского хозяйства и введением новых интродуцированных (в основном из Китая) культур обряды, связанные с растениями, приобретали еще и выраженное сельскохозяйственное значение, что было основано на более длительных и детальных наблюдениях за растениями.

По обилию цветения деревьев и кустарников пытались предсказать, обильный или скудный урожай ждет крестьянина в наступившем году: обильное и продолжительное цветение вишни, дейции, азалии и пиериса предвещало богатый урожай, а раннее осыпание цветков – скудный.



Рис. 5–6. Цветок лотоса (5) и лотосы в парке Уэно, Токио (6)

В качестве индикатора состояния среды при производстве сельскохозяйственных работ была сакура (рис. 7– 8). Начало ее цветения считалось сигналом к посадке риса, а географическая протяженность японских островов с севера на юг объединила под одним понятием «сакура» различные виды слив, вишен, черемух, произрастающих в разных регионах страны. В настоящее время в Японии сакурой принято называть 11 видов эндемичных косточковых во время цветения: *Prunus jamasakura* Sieboldex Koidz., *P.sargentii* Rehder., *P.incisa* Thunb., *P.vericunda* (Koidz.) Koehne, *Prunus lannesiana* Wils.(Carr.) var. *speciosa* (Ohshimazakura), *P. maximowiczii* (Rupr.), *P. nipponica* Matsum., *P. Pendula* (Lieg.) K. Koch, *P. Apetala* Franch. & Sav., *P. Buergeriana* Miq., *P. Grayana* Maxim. (Kashioka, Ogisu, 1997; Hamadaandets, 1988).

Цветущая сакура – наиболее часто упоминаемое растение в японской литературе, его краткое цветение стало символом мимолетной красоты в японской эстетике, а чисто биологическая особенность цветка опадать не увядшим, была взята самураями как почетный символ чести умереть молодым, не увядшим. Впервые слово упомянуто в крупнейшем памятнике древней японской литературы «Кодзики», а «Манъёсю» содержит уже около сорока поэм, посвященных сакуре (Манъёсю..., 1987). Это во многом связано с физиологией и фенологией самих видов сакуры и с местными традициями. Цветение косточковых видов деревьев (сакуры) в Японии всегда обильное, но кратковременное: максимально растения цветут всего 7 дней, а цветение от северных до южных провинций растянуто по времени на 16 дней. Таким образом, при путешествии с юга на север от Кюсю до Хоккайдо в течение чуть более двух недель можно повсеместно любоваться цветением.

В период Нара и начале периода Хэйан влияние китайских культурных традиций привело к тому, что слива стала чаще упоминаться в литературе и приобрела значительную популярность в садах (Chang Luo, Xiao-Ming Liu, 2015). Это связано с тесными контактами с Китаем и использованием китайской письменности. Однако к X–XI векам сакура вновь стала одним из самых популярных садовых растений. Это побудило уже современных японских ботаников заниматься тщательным изучением этого ботанического явления. К концу эпохи Эдо японскими ботаниками и селекционерами было выведено около 600 сортов сакур. Однако в период после реставрации императорской власти (революция Мэйдзи, 1868 г.) огромное число сортов было утрачено, и сейчас смогли восстановить и обновить только около 200.



Рис. 7–8. Цветки сакуры *Prunus sargentii* Rehder (7) и цветение сакуры в японском саду ГБС РАН (8)

Воспетая в народных эпосах, старинных и современных песнях и танцах, изображаемая на свитках тушью, позолоченных раздвижных перегородках фусума и ширмах, в буддийских храмах и синтоистских святилищах, сакура стала символом целой страны, одним из тех слов, которые одинаково звучат на всех языках мира, подобно всем известным словам «самурай», «сумо» или «икебана».

До наступления периода Эдо и начала самоизоляции Японии в 1603 году множество японцев направлялись для обучения в Китай, так же, как и много китайских и корейских священников и торговцев прибывало на острова. Кроме священных книг, бронзы, зеркал и шелка, они часто привозили с собой растения. Первыми такими растениями стали слива, пионы и хризантемы. В большинстве своем новые растения находили свое место в садах аристократов, поскольку их наличие считалось признаком образованности, высокой культуры и власти.

Иеасу Токугава, первый сегун правительства эпохи Эдо (1603–1868), был большим любителем цветов и ввел моду на коллекционирование растений (Kahioka, Ogisu, 1997). Его потомки долгое время продолжали собирать растения в своих садах. Особенно популярным растением в тот период была камелия – символ самурайского сословия, поэтому храмы и святилища эпохи Эдо собирали обширные коллекции камелий на своих территориях. При значительной поддержке правительства садоводство развивалось очень интенсивно. Среди феодалов эпохи Эдо и имущих представителей других сословий было весьма популярным заниматься своими садами собственноручно. Разведение растений стало одним из выражений культуры этого периода и широко распространилось среди различных классов.

Растительные символы использовали в своих гербах древние японские роды, сегуны и императоры. Так символом императорского дома был цветок хризантемы, у сегунов рода Токугава – мальва, а символ Токетоми Хидэеси – тыква-горлянка. В японской геральдике можно найти изображения сливы, павловнии, орхидеи, бамбука и многих других растений Японии. Поэтому геральдические растения в обязательном порядке использовались в многочисленных садах родовых имений. Осенью в синтоистских святинях (синто – религия императорского дома) и множестве исторических садов, где желают выказать свое уважение императору или как-то связанных с императорским домом, устраиваются великолепные выставки хризантем, где демонстрируются не только японские достижения селекционной науки, но и мастерство садовников по формированию этих растений и составлению композиций.

Наиболее популярными, кроме упомянутых выше растений, в японских садах являются ирисы, глицинии, все эндемичные сосны, клейера японская, кипарисовик туполистный, гинкго, виды бамбука, заимствованный из Китая древовидный пион и многие другие (Katsuhiko, 2009; Ohmura, 2016).

Значение растений в культурной жизни жителей японских островов повысилось, когда были разработаны определенные эстетические правила оценки растений. Это привело к развитию производств сопутствующих предметов, таких как керамические контейнеры под бонсай, специальные керамические вазы под цветочные композиции, подставки под них, декоративные полки, на которые ставились эти предметы, которые тоже, в свою очередь, рассматривались как произведения искусства, но должны были находиться в полной гармонии с посаженными и поставленными в них растениями. Связь человека и растений вокруг него еще более укрепилась в период Эдо, когда понятие «садовник» стало устойчивой профессией, которая сделала возможным передачу методик и знаний систематически и по наследству (Сенсом, 1999), а в сельскохозяйственных университетах ввели программы подготовки специалистов в области садоводства.

Для японского сада важен не столько ботанический вид используемого растения, сколько заключенная в нем символика, образ, рождаемый запахом, цветом и формой, причастность к историческим событиям, связанная с ним, национальными традициями и обрядами. Поэтому растения наряду с камнем, гравием, архитектурными элементами являются материалом, которым пользуется садовник в зависимости от своего мастерства. Чем выше мастерство, тем меньше материала требуется художнику для создания нужного образа и тем сильнее производимое впечатление от сада, тем большая духовная подготовка требуется от зрителя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современных садах используются самые разные растения, но большинство из них – это местные виды или виды, завезенные много веков назад из Китая и Кореи и уже наделенные символическими значениями. В общей сложности доля местных видов в садах Японии значительна – 67,1 %, еще 20,1 % – представители китайской флоры. На долю остальных интродуцентов приходится около 13 % всех видов. Сдерживает спрос на инородные виды в современных японских садах исключительно традиционный подход к формированию ассортимента: каждое используемое растение должно обладать рядом свойств и характеристик, доказывающих его многовековую связь с человеком, живущим в конкретной местности, и эту духовную, почти генетическую связь невозможно заменить ни новой формой, ни цветом, ни запахом.

Список литературы

- Голосова Е. В. Сады восходящего солнца. Ландшафтное искусство Японии. – М.: Памятники исторической мысли, 2017. – 600 с.
- Ерышов А. В. Символика цветка осеннего равноденствия Хиганбана в традиционной и современной японской культуре [Электронный ресурс]. – Режим доступа: hagakure.by/articles/article?id=70 (дата обращения 18.04.2018).
- Маньёсю. Избранное. – М.: Наука, 1987. – 308 с.
- Сенсом Дж. Б. Япония. Краткая история культуры / [науч. ред. А. Никитин]. – СПб.: Евразия, 1999. – 576 с.
- Фудзивара-но Тэйка. Стихи о цветах и птицах. Тех и других по двенадцать (в переводе В. Сановича) // Новый мир. – 2012. – № 2. – С. 66–75.
- A Preliminary Study of the Flora of Chirpoi, Kuril Islands. The Japanese society for Plant systematics/ ActaPhytotax. Geobot. 48 (1): – P. 31–42 (1997).
- Alpine Flora of Japan. YAMA-KEI Publishers. ISBN4-635-09019-1. – 1994. – 720 с.
- Anime and Manga Symbolism [Electronic resource] Access mode: <https://aminoapps.com/c/anime/page/blog/anime-and-manga-symbolism/rmt2Gzrq1XYoV8eP161m772Kn> (date of the application: 24.01.2018).
- Aspects of continuity of historic Japanese traditions in Lithuanian landscape design / [Petras Grecevičius, Romas Marčius, Laura Popkytė, Jonas Abromas, Jonas Genys, Eglė Dučinskienė, Inga Urbonaitė] // HISTORY OF THE FUTURE: 52nd World Congress of the International Federation of Landscape Architects Congress proceedings 10–12 June 2015 Saint-Petersburg, Russia. – S.Petersburg, 2015. – P. 519–526.
- Chang Luo, Xiao-Ming Liu. Exploration on National Archaeological Site Parks – a case study of Liangchengzhen Archaeological Site Park // HISTORY OF THE FUTURE: 52nd World Congress of the International Federation of Landscape Architects Congress proceedings 10–12 June 2015 Saint-Petersburg, Russia. – S.Petersburg, 2015. – P. 588–597.

Coenogonium moniliforme (Coenogoniaceae, Lichenized Ascomycota) New to Japan, with Taxonomic Notes of the Photobiont in Culture / [Yoshihito Ohmura, Aya Mizobuchi, Shinji Handa and Robert Lücking] // *The Journal of Japanese Botany* – N 91. – 2016. – P. 74–78.

Critical Ecosystem Partnership Fund [Electronic resource] Access mode: <https://www.cepf.net/our-work/biodiversity-hotspots/japan/species> (date of the application: 10.07.2018).

Effects Of Low Temperature And Storage Periods For Seed Dormancy Release On *Prunus Lannesiana* Wils. (Carr.) Var. *Speciosa*. / [Y. Hamada, T. Ogawa, H. Tanaka] [Electronic resource] Access mode: http://www.actahort.org/books/226/226_68.htm (date of the application: 16.03.2018).

Estimation of Floral and Vegetation Differences on the Southern and Northern Slopes of Baer's Hills / [Golub V. B., Bondareva V. V., Stepanova N. Yu.] // *ARID ECOSYSTEMS* – Vol. 5, N 2. – 2015. – P. 88–94.

Hideaki Ohbaa, Shinobu Akiyamab. *Iris minutoaurea* (Iridaceae) in the Siebold Collection of Botanical Illustrations // *The Journal of Japanese Botany*. – N 93 (3) – 2018. – P. 202–207.

Japanese Flora and Fauna [Electronic resource] Access mode: <http://www.nationsencyclopedia.com/Asia-and-Oceania/Japan-FLORA-AND-FAUNA.htm> (date of the application: 24.01.2018).

Kashioka S., Ogisu M. History and Principle of the Traditional Floreculture in Japan. – Osaka, 1997. – P. 64–69.

Korznikov Kirill A. Naturalization of *Pinus mugo* Turra (Pinaceae) in Southeast Sakhalin, Russia [Electronic resource] Access mode: http://botsad.ru/media/aux/bp/BP_2016_5_1_korznikov.pdf (date of the application: 16.01.2017).

Korznikov Kirill A. Vegetation Dynamics At Two Mud Volcanoes Of Sakhalin Island (Russia): Comparison Of Chronosequences // *Botanica Pacifica. A Journal Of Plant Science And Conservation*. – 2017. – Vol. 6, N 2. – P. 13–20, P. 63–68.

List of Plants. – Fukuoka Municipal Botanical Garden, 2001.

Mizuno Katsuhiko. Flowering Gardens of Kyoto. – Kyoto, 2009.

Okitsu S. Vegetation Comparison Between The Russian Far East And The Taisetsu Mountains, Central Hokkaido, Northern Japan // *Botanica Pacifica. A Journal Of Plant Science And Conservation*. – 2016. – Vol. 5, N 1, – P. 3–18.

Pshennikova Lyudmila M. Achene morphology of the Far Eastern species of the genus *Dasiphora* Raf. (Rosaceae): systematic implications [Electronic resource] Access mode: http://botsad.ru/media/aux/bp/BP_2016_5_1_pshennikova.pdf 2016 (date of the application: 17.01.2017).

Space and Place: Humanistic Perspective / [Tuan Y., Agnew, J., N. Livingstone, D & Rogers, A.] // *Human Geography an essential anthology*. – Oxford: Blackwell Publishing Ltd. – 1996.

The International Plant Names Index [Electronic resource] Access mode: <http://www.ipni.org/ipni/plantnamesearchpage.do> (date of the application: 24.01.2018).

UNESCO (1992) Report of the Expert Group on Cultural Landscapes [Electronic resource] Access mode: <http://whc.unesco.org/archive/pierre92.htm> (date of the application: 11.03.2015).

Wild Flora of Japan. Plains, Seaside and Hills. / YAMA-KEI Publishers. ISBN4-635-097001-8. – 1989. – 624 p.

Yuting Xie, Sören Schöbel-Rutschmann. Identifying and Reactivating Historic Cultural Landscape Elements as Green-Blue Infrastructure for Polder Urbanization. A Case Study of Suzhou, Yangtze River Delta Region // *HISTORY OF THE FUTURE: 52nd World Congress of the International Federation of Landscape Architects Congress proceedings 10–12 June 2015 Saint-Petersburg, Russia*. – S. Petersburg, 2015. – P. 695–701.

Golosova E. V., Budilova I. U., Ryndin D. S., Nikolaeva A. A. Japanese ethnobotany as the key to the selection of plants for japanese gardens // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 16 (46). P. 18–26.

The Purpose of this study is to identify patterns in the choice of plants for Japanese gardens and the search range of the cultural traditions of the region. In the period 1988–2012 conducted field surveys of 134 gardens in Japan and China and analyzed more than 700 species of plants found in gardens. The main criteria for the selection of plants for the garden were not their natural aesthetic qualities and systematic affiliation and symbolic information, often mystical, which gave these plants many generations of people living in the area. Plant symbolism is present in Shinto and Buddhist religious rites, heraldry, agriculture, medicine, cooking, painting and subject art. Traditionally, the plants valued those properties that evoked a poetic feeling through the aroma, color, shape, turning into emotional arousal. That is why 70 % of plant species in Japanese gardens represent the local flora, this explains the small need for introducents, which for the Japanese do not matter from the point of view of the centuries-old unity of man and the surrounding flora.

Key words: Japanese gardens, plants, flora, symbolism, culture, China, traditions.

Поступила в редакцию 22.10.18

УДК 582.091-043.5:712.4(292.471)

Оценка биоэкологического взаимодействия древесных растений в парках Южного берега Крыма

Коба В. П., Сахно Т. М., Хромов А. Ф.

*Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
kobavp@mail.ru*

В парках Южного берега Крыма проведены исследования биоэкологических характеристик и особенностей взаимодействия декоративных древесных растений. В качестве объектов были выбраны виды интродуцированных и аборигенных растений, наиболее широко используемые в формировании парковых ландшафтов ЮБК. Дано описание и приведены примеры различных типов взаимодействия древесных растений. Как наиболее редкие взаимодействия выделены: срастание стволов отдельных деревьев одного вида и жесткий контакт с формированием тканей механической фиксации в точках соприкосновения стволов и ветвей растений разных видов. Для некоторых декоративных древесных растений проведена оценка изменения состояния вегетативных органов в различных частях кроны в связи с динамикой уровня освещенности. Показано, что отсутствие эволюционно выработанных механизмов оптимизации синэкологического взаимодействия у видов разного флоро-географического происхождения может определить снижение жизненного состояния и декоративных свойств растений парковых сообществ.

Ключевые слова: парковые сообщества, древесные растения, биоэкологическое взаимодействие, вегетативные органы, жизненное состояние.

ВВЕДЕНИЕ

Декоративные древесные растения являются основным структурным элементом парковых сообществ (Петрик и др., 2015). Проектирование и формирование объектов садово-паркового строительства осуществляется главным образом на основе использования декоративно-эстетических свойств различных видов, при этом биоэкологические характеристики, особенности взаимодействия растений в составе парковых композиций не всегда учитываются в полной мере (Колесников, 1974; Карпун, 2010). Проблема биоэкологического несоответствия различных видов растений не столь очевидна в сравнении с влиянием абиотических факторов, например климатических, ее проявление имеет более скрытый и часто косвенный характер пролонгирующего действия, когда недостатки проведения работ по закладке и формированию парковых комплексов проявляются в снижении декоративности, устойчивости и жизненного состояния растений, при этом достаточно сложно однозначно определить причинно-следственную связь этих явлений. Современные представления в области экологии растений определяют необходимость разработки новых подходов в системе зеленого строительства, которые обеспечивали бы формирование оптимальной структуры и состава парковых сообществ с точки зрения не только высокой декоративности, но и биоэкологического соответствия используемых видов растений. Расширение исследований в этом направлении позволит разработать новые принципы проектирования и организации ландшафтного фитодизайна при решении задач повышения устойчивости, долговечности, декоративности растений садово-парковых групп, снижения затрат на их содержание и уход.

Целью исследований являлось изучение биоэкологических характеристик интродуцированных и аборигенных видов древесных растений, особенностей их взаимодействия в составе парковых сообществ в условиях Южного берега Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в наиболее крупных парках Южного берега Крыма (ЮБК): Форосском, Алушкинском, Массандровском, парках арборетума Никитского ботанического сада. Изучали биоэкологические характеристики, особенности взаимодействия декоративных древесных растений. В качестве объектов были выбраны виды интродуцированных и аборигенных растений, наиболее широко используемые в формировании парковых ландшафтов ЮБК: *Cedrus deodara* (Roxb. ex D.Don) G.Don, *C. atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière, *C. libani* A. Rich., *C. libani* var. *brevifolia* Hook. f., *Abies cephalonica* Loudon, *Cupressus sempervirens* L., *C. sempervirens* var. *stricta* Aiton, *Taxus baccata* L., *Ulmus laevis* Pall., *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa* (Willd.), *Pinus pinea* L., *P. sabiniana* Douglas, *P. coulteri* D. Don, *Quercus ilex* L., *Q. pubescens* Willd., *Q. suber* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K. Koch), *Aesculus hippocastanum* L., *Platycladus orientalis* (L.) Franco, *Pistacia atlantica* Desf., *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin. На отдельных куртинах оценивали орографические условия произрастания, анализировали структуру и видовой состав парковых композиций, описывали дендрометрические характеристики изучаемых растений (Булыгин, 1991; Методика..., 1997). С использованием классификации М. В. Колесниченко (1968) анализировали различные типы взаимодействия растений (Колесниченко, 1968). Оценку уровня освещенности в кронах изучаемых растений проводили применяя люксметр «ТКА-Люкс». Измерение освещенности проводили при ясной погоде в астрономический полдень. Латинские названия видов приведены согласно The Plant List (2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При обследовании парков наиболее часто встречался, согласно классификации М. В. Колесниченко (1968), биофизический тип взаимодействия деревьев, который связан с изменением доступности света, почвенной влаги, других факторов среды при совместном произрастании растений в составе растительных сообществ (рис. 1). Характер данного типа взаимодействия зависит от плотности посадки и расположения растений в группе, скорости роста и их требовательности к факторам абиотической среды, которые определяют внутривидовые и межвидовые конкурентные отношения. В результате биофизического взаимодействия происходит дифференциация растений по уровню реализации их жизненных характеристик и декоративных свойств. В парковых сообществах, при функционировании системы управления условиями произрастания по влажности и обеспеченности питательными веществами почвенной среды, наиболее важным фактором является освещенность и отношение растений к свету.

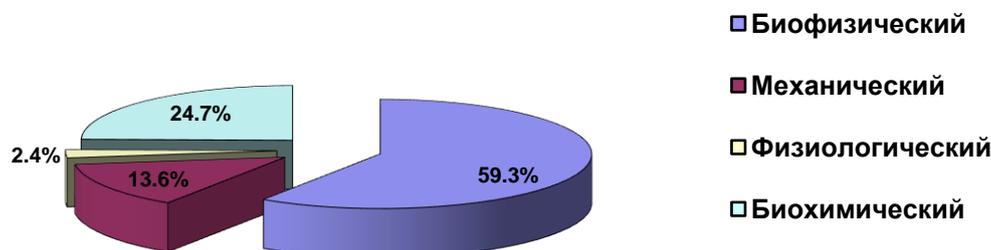


Рис. 1. Дифференциация типов взаимодействия древесных растений в парковых сообществах ЮБК

Растения, находящиеся на периферии территориального распределения группы, имеют более благоприятные условия по использованию солнечного света, при продвижении к центру группы эта ситуация меняется. Большое значение имеет также скорость роста. Растения интенсивного развития более активно осваивают объем окружающего пространства, перекрывая в составе группы доступ света медленно растущим растениям. Все это в той или иной степени учитывается в современных методах ландшафтного фитодизайна. Однако при создании и формировании парковых композиций не всегда имеется возможность в полном объеме учесть возрастные изменения габитуса отдельных растений и пространственно-структурного объема всей группы, вследствие чего может происходить снижение ее эстетических и декоративных характеристик.

В группах растений, изначально высаженных без учета возрастных изменений размеров и габитуса, на определенном этапе их развития наблюдалось усиление взаимодействия в связи с изменением возможности использования солнечного света. В наибольшей степени лимитирующее действие затенения проявлялось у светолюбивых растений. Например, у *C. deodara* и *C. sempervirens* var. *stricta* по мере увеличения затененности той или иной части кроны на первых этапах снижается интенсивность развития хвои, в последующем прекращается рост побегов и происходит полное отмирание ветвей, изначально сформировавшихся в условиях достаточной освещенности. Измерения, проведенные в парках арборетума Никитского ботанического сада в середине вегетационного периода, показали, что отмирание ветвей *C. deodara* происходит в режиме освещенности 1500–1800 люкс солнечного светового потока. В целом градиент освещенности между верхними участками кроны относительно нормального развития вегетативных органов и нижними, где наблюдалось полное отмирание хвои и побегов в результате затенения, составил в среднем 350 люкс. У *C. sempervirens* var. *stricta* эти показатели имели несколько иное значение. Зона нормального роста хвои и побегов по высоте ствола в условиях затенения соседними растениями отмечалась с уровня освещенности 1000–1200 люкс и выше, зона видимых признаков угнетения развития вегетативных органов имела показатели по уровню освещенности 800–900 люкс и зона прогрессирующего их отмирания – менее 600 люкс. Безусловно, данные показатели дают только относительную характеристику взаимодействия растений по фактору освещенности, так как при совместном произрастании действует целый комплекс факторов, связанный с жизнедеятельностью индивидов, например, влияние на процессы роста и развития фитонцидов, насыщающих воздух вблизи кроны растений (Коба и др., 2018).

Представители теневыносливых видов успешно развиваются, пребывая под пологом крон растений верхнего яруса. При неоднородном затенении развитие вегетативных органов и формирование их кроны может происходить в связи с особенностями мозаичности светового режима, что в той или иной степени отражается на их габитусе. В случае равномерного затенения развитие теневыносливых древесных растений часто происходит без каких-либо внешних признаков угнетения и изменения видовой специфики габитуса, уменьшается лишь плотность пространственной организации вегетативных органов. В Массандровском парке *T. baccata*, произрастая вблизи *U. laevis*, достаточно успешно развивался, войдя верхней частью кроны в полог ветвей последнего, при этом габитус затененного растения имел симметричную пирамидальную форму, характерную для данного вида.

Другой наиболее распространенный тип взаимодействия – механический – связан с близким расположением растений в группах. Он проявляется в трении при непосредственном контакте и охлестывании ветвями различных частей дерева, что оказывает негативное воздействие на жизненное состояние и декоративные свойства растений. В Массандровском парке был выявлен уникальный случай, когда ствол *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa*, развивающегося в наклонном состоянии – 45° от вертикального положения, при механическом взаимодействии со стволом *C. sempervirens* пирамидального обогнул его в полуохвате на 180°. Ориентировочный возраст данного контакта – 20–25 лет, каких-либо существенных признаков ухудшения жизненного состояния растений не наблюдалось, однако их декоративное качество от такого

взаимодействия, безусловно, снизилось. Наиболее негативные последствия механического воздействия связаны с ситуацией, когда ветви или стволы деревьев трутся друг о друга. При этом в некоторых случаях происходит повреждение не только коры, но и периферических проводящих тканей, что может вызвать усыхание ветвей и даже гибель растения, если механическому воздействию подвержен его ствол. В Нижнем парке арборетума Никитского ботанического сада при совместном произрастании *P. pinea*, возраст которой составил 140 лет, диаметр ствола 57 см, высота 17 м, и *Q. ilex* возрастом 120 лет с диаметром ствола 42 см, высотой 15 м произошло плотное взаимопереплетение их крон, при этом некоторые ветви дуба каменного, соприкасаясь с более крупными ветвями *P. pinea*, в результате трения в местах контакта в значительной степени повредили кору, в некоторых местах и ткани луба. Не исключается, что такое воздействие вызовет усыхание отдельных ветвей *P. pinea*.

Негативным последствием механического взаимодействия также является повышение вероятности повреждения растений вредителями и болезнями, в наибольшей степени связанных с деятельностью фитопатогенных организмов, которые проникают в различные структуры растений через травмированные ткани вегетативных органов. В частности, механическое повреждение ветвей хвойных растений способствует распространению различных видов стволовой гнили.

Физиологическое взаимодействие относится к достаточно редким явлениям, оно происходит при сращивании корневых систем или надземных частей деревьев. В парках ЮБК данный тип взаимодействия встречался у лиственных древесных растений и в основном проявлялся в срастании стволов многоствольных деревьев, которое может происходить в нескольких местах по их высоте. Более редким является срастание стволов отдельных деревьев, а также формирование перемычки между стволами в результате срастания ветви дерева со стволом рядом стоящего другого дерева. В обследованных парках наиболее часто отмечались случаи сращивания стволов у *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa*, *Q. ilex* и *Z. carpinifolia*. В Массандровском парке при близком расположении деревьев *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa* наблюдались случаи спирального закручивания их стволов, что, очевидно, связано с фототропической реакцией верхушечных побегов, определяющей приоритет роста растений в направлении зоны наиболее благоприятного освещения. Изменение режима взаимного затенения в процессе развития двух близкорасположенных деревьев определило специфику формирования стволов, при этом в отдельных местах произошло их точечное срастание. У деревьев *Q. ilex*, который формирует плотную крону с простыми листьями (что характеризует его как более теневыносливый вид в сравнении с *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa*, имеющим ажурную крону и сложные листья), были отмечены в основном явления срастания отдельных крупных ветвей.

В арборетуме Никитского сада в группе растений, сформированной в виде монопосадки *Z. carpinifolia*, ветвь одного из деревьев, диаметр и высота ствола которого на момент проведения наблюдений имели размеры 30 см и 16 м соответственно, расположенная на высоте 5 м с углом наклона 40° к вертикали, полностью вросла в ствол (на высоте 8 м от основания) соседнего дерева, находящегося выше по склону. Образовавшаяся надземная часть конструкции стволов двух деревьев внешне имела вид геометрической фигуры, приближающейся по своей форме к трапеции. Можно предположить, что одним из важнейших биоэкологических значений срастания стволов деревьев является увеличение жесткости образовавшихся дендроструктур, что повышает их ветроустойчивость. Не исключаются также и генетические последствия, когда срастание двух растений можно рассматривать как природный вариант прививки (Кружилин, 1968).

Явления срастания ветвей или стволов деревьев в основном связаны с взаимодействием растений одного вида, в результате чего в той или иной степени происходит функциональное объединение отдельных частей растений. Возможности межвидового сращивания на физиологической основе крайне ограничены. Взаимодействие при близком контакте и внешние признаки срастания проявляются главным образом за счет обрастания тканями стволов деревьев предметов внешнего механического воздействия, которые могут также относиться к объектам неживой природы, например камень в комлевой части ствола, выступ скалы и так далее. В Нижнем парке арборетума Никитского ботанического сада выявлена достаточно редкая биоэкологическая связка двух видов растений, принадлежащих

к разным таксономическим отделам: *Q. petraea* и *T. baccata*. Дерево *Q. petraea* с вертикальным без каких-либо искривлений стволом, имеющим диаметр 27 см и высоту 14 м, расположено в центре объема пространства, формируемого многоствольным *T. baccata*. Нижние части растений находятся в непосредственной близости друг от друга, в зоне прямого механического контакта. Одна из ветвей *T. baccata* проросла через комлевую часть ствола *Q. petraea*, другая образовала плотное механическое соединение со стволом *Q. petraea* на высоте 60 см от его основания. По внешним признакам структуры тканей обрастания и диаметра ветви *T. baccata*, вросшей в ствол *Q. petraea*, возраст данного механического взаимодействия ориентировочно составляет 30–40 лет. При этом каких-либо негативных явлений в состоянии данной пары растений не наблюдается. Это характеризует определенный уровень биоэкологической толерантности *Q. petraea* и *T. baccata*, когда в процессе роста и развития конкурентные отношения не оказывают значительного негативного воздействия на жизненное состояние растений. Очевидно, виды растений единых флоро-географических зон эволюционно адаптировались к совместному произрастанию. В результате дивергенции их экологические ниши по факторам трофики и световому режиму в значительной степени дифференцированы, что и обеспечивает успешный рост даже в ситуации плотного пересечения их биоэкологического пространства (Одум, 1986).

В парковых сообществах конкурентные отношения реализуются не только в процессе физического взаимодействия, они также связаны с биохимическими или аллелопатическими видами воздействия, обусловленными влиянием фитонцидов и различных других выделений древесных растений. Фитонциды одних растений могут вступать в реакцию с веществами других растений, влиять на обмен веществ, интенсивность физиологических процессов (Токин, 1960; Новицкая, 1966; Горелов, 2012; Еременко, 2012). Внешне это может проявляться в угнетении растений, подавлении процессов жизнедеятельности, ухудшении их декоративных свойств. В надземной части растений аллелопатическое воздействие может привести к снижению активности процессов фотосинтеза, угнетению роста листовых пластинок, изменению формы кроны, искривлению ветвей и стволов (Коба и др., 2017).

Исследования, проведенные на территории парков ЮБК, показали, что достаточно четко выраженные признаки негативного воздействия, связанные с изменением состояния вегетативных органов, формы и размеров кроны, общего жизненного состояния, наблюдались при совместном произрастании следующих видов растений: *A. hippocastanum* – *Q. ilex*, *Q. pubescens* – *C. sempervirens*; *Q. pubescens* – *P. orientalis*; *Q. pubescens* – *C. libani*; *Q. pubescens* – *C. atlantica*; *Q. suber* – *C. libani*; *C. libani* var. *brevifolia* – *Cupressus sempervirens*; *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa* – *C. libani*; *F. angustifolia* subsp. *oxycarpa* – *A. cephalonica*; *P. atlantica* – *C. deodara*; *P. atlantica* – *C. sempervirens*; *P. pinea* – *C. sempervirens*; *P. sabiniana* – *C. sempervirens* var. *stricta*; *P. sabiniana* – *P. pinea*; *P. pinea* – *C. deodara*; *T. baccata* – *J. excels*; *C. decurrens* – *A. cephalonica*; *C. decurrens* – *C. sempervirens*; *C. sempervirens* var. *stricta* – *P. coulteri*.

Общий анализ растений, проявивших в условиях совместного произрастания определенный уровень антагонистического взаимодействия, показывает, что более 61 % из них относится к видам разного флоро-географического происхождения. Таким образом, отсутствие эволюционно выработанных механизмов оптимизации синэкологического взаимодействия у видов разного флоро-географического происхождения может определить снижение жизненного состояния и декоративно-эстетических характеристик растений парковых сообществ. Поэтому при проектировании и формировании садово-парковых композиций с использованием разных видов растений необходимо проводить оценку их соответствия не только условиям произрастания, но и по характеристикам типов биоэкологического взаимодействия, прежде всего аллелопатического.

ВЫВОДЫ

1. В результате изучения особенностей формирования парковых сообществ в условиях ЮБК выявлено и описано четыре типа взаимодействия декоративных древесных растений: биофизический, механический, физиологический и биохимический.

2. Наиболее часто встречается биофизический тип взаимодействия, в результате которого происходит дифференциация растений по характеристикам реализации жизненных функций и декоративных свойств. Усиление биофизического взаимодействия происходит в группах растений, изначально высаженных без учета возрастных изменений их размеров и габитуса.

3. К наиболее редким типам взаимодействия древесных растений относятся: срастание стволов деревьев одного вида и жесткий контакт с формированием тканей механической фиксации в точках соприкосновения стволов и ветвей растений разных видов.

4. Отсутствие эволюционно выработанных механизмов оптимизации синэкологического взаимодействия у видов разного флоро-географического происхождения может определить снижение жизненного состояния и декоративных свойств растений парковых сообществ. При проектировании и формировании садово-парковых композиций с использованием растений различных видов необходимо проводить оценку их соответствия не только условиям произрастания, но и по типам биоэкологического взаимодействия.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 15-29-02596.

Список литературы

- Бульгин Н. Е. Дендрология. – Л.: Агропромиздат. Ленинградское отделение, 1991. – 352 с.
- Горелов А. М. Роль фитогенного поля в формировании пространственных структур древесного растения // *Modern Phytomorphology*. – 2012. – Vol. 1. – P. 137–141.
- Еременко Ю. А. Аллелопатические свойства адвентивных видов древесно-кустарниковых растений // *Промышленная ботаника*. – 2012. – Вып. 12. – С. 121–126.
- Карпун Ю. Н. Субтропическая декоративная дендрология. – СПб.: ВВМ, 2010. – 580 с.
- Коба В. П., Браилко В. А., Коренькова О. О. Фотосинтетическая активность листьев некоторых декоративных растений в синэкологических группах // *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки*. – 2017. – Т. 40, № 18 (267). – С. 27–35.
- Коба В. П., Сахно Т. М., Спотарь Е. Н. Оценка фитогенной активности тканей листьев и корней некоторых декоративных древесно-кустарниковых растений // *Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология*. – 2018. – № 1. – С. 123–130.
- Колесников А. И. Декоративная дендрология. – М.: Лесная промышленность, 1974. – 632 с.
- Колесниченко М. В. Биохимические взаимодействия древесных растений. – М.: Лесн. пром., 1968. – 150 с.
- Кружилин А. С. Физиология срастания и взаимовлияния привоя и подвоя растений. – В кн.: *Физиология сельскохозяйственных растений*. – М.: Изд. МГУ, 1968. – С. 82–99.
- Методика инвентаризации городских зеленых насаждений. Академия коммунального хозяйства им. К. Д. Памфилова. – М., 1997. – 14 с.
- Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – 328 с.
- Петрик В. В., Грязькин А. В., Смертин В. Н. Динамика структуры и состояния парковых фитоценозов в условиях интенсивной рекреации. – Архангельск: ИД САФУ, 2015. – 96 с.
- Соколова Т. А. Декоративное растениеводство. Древоводство: Учебник для студ. высш. учеб. заведений. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 352 с.
- Токин Б. П. Губители микробов фитонциды. – М.: Сов. Россия, 1960. – 198 с.
- The Plant List [Электронный ресурс]. – 2017. Режим доступа: <http://www.theplantlist.org>.

Koba V. P., Sakhno T. M., Khromov A. F. Assessment of the environmental interactions of woody plants in the parks of the Southern coast of the Crimea // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 16 (46). P. 27–32.

In the parks of the Southern Coast of the Crimea the researches of bioecological characteristics, features of the interaction of ornamental woody plants have been conducted. As objects the species of introduced and native plants, the most widely used in the formation of park landscapes of the Southern Coast, have been selected. The description and examples of different types of interaction of woody plants are given. As the rarest ones the following examples have been specified: an inoculation of the trunks of trees of the same species and hard contact with the tissue formation and mechanical fixation in the points of contact of the trunks and branches of plants of various species. For some ornamental woody plants, the assessment of the changes in the state of vegetative organs in different parts of the crown due to the dynamics of the light regime have been evaluated. It is shown that the absence of evolutionary developed mechanisms of optimization of the synecological interaction of the different species of flora-geographic origin may determine the decrease of vitality and decorative properties of plant park communities.

Key words: park communities, woody plants, interaction, vegetative organs, state.

Поступила в редакцию 28.08.18

УДК 502.75:581.526.323(262.5)

Долговременные изменения пространственного распределения запасов макрофитов в бухте Ласпи (Черное море)

Миронова Н. В., Панкеева Т. В.

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

На основе ландшафтного подхода выполнен сравнительный анализ пространственно-временных изменений запасов макрофитобентоса в бухте Ласпи за период с 1983 по 2016 год. Составлены ландшафтные карты дна бухты, показано распространение донных природных комплексов (ДПК) с ключевыми черноморскими видами макрофитов. Выявлено, что в бухте за 33-х летний промежуток времени запасы макрофитобентоса сократились примерно в 1,5 раза, филлофоры – в 35 раз, zostеры – в 4 раза. За исследуемый период наиболее выраженная существенная перестройка и деградация растительной компоненты ДПК произошла в нижней сублиторальной зоне бухты, где отмечено снижение ресурсного потенциала макрофитобентоса, что характерно для всего крымского побережья начиная с конца 80-х годов прошлого века. Для центральной части бухты на слабонаклонной аккумулятивной равнине, сложенной илисто-песчаными и песчаными с битой ракушкой отложениями, также характерны негативные пространственно-временные изменения, где ДПК с преобладанием zostеры морской и филлофоры курчавой (1983–1998 гг.) заменились сначала на ДПК с разреженным сообществом макрофитов и господством видов кладофоры (2008 г.), а затем на глубине 3–10 м был зарегистрирован ДПК, лишенный донной растительности с выраженными рифелями (2016 г.). Изменение конфигурации границ и запасов макрофитобентоса ДПК, вероятно, связано с нарушением гидродинамического режима в бухте, который вызван разрушением берегового склона в результате активной застройки побережья, что привело к размыванию береговых наносов, дополнительному поступлению терригенного материала, заилению центральной части бухты. Для сохранения и восстановления особо ценных ландшафтов, в состав которых входят ключевые средообразующие виды черноморских макрофитов, необходим комплексный подход к охране морских акваторий с включением в их состав прибрежных территорий.

Ключевые слова: цистозира, филлофора, zostера, запас фитомассы макрофитов, ландшафт, донные природные комплексы, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Морские макрофиты являются важнейшим продукционным звеном прибрежных экосистем и играют в них стабилизационную роль, участвуют в самоочищении и аэрации водных масс. Известно, что донная растительность выступает ландшафтообразующим фактором, при этом макрофитобентос считается одним из основных компонентов донных природных комплексов (ДПК) (Петров, 1989). 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 (Папунов, 2008). В условиях увеличения антропогенной нагрузки и возросшей эвтрофикации отмечена негативная трансформация ДПК не только на хозяйственно освоенных, но и на относительно чистых участках акватории (Мильчакова, 2003; Миронова и др., 2007). Общеизвестно, что состав, структура и запасы макрофитобентоса уязвимы и реагируют на изменения качества морской среды, что позволяет использовать его при изучении многолетней динамики ДПК (Мильчакова, Петров, 2003; Мильчакова и др., 2011). Таким образом, исследование растительной компоненты ДПК приобретает высокую научно-практическую значимость, становится основой рационального природопользования прибрежной зоны.

Цель исследований – изучение пространственно-временного распределения запасов макрофитобентоса и ключевых видов макрофитов (цистозира, филлофора, zostера) в ДПК бухты Ласпи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бухта Ласпи – это наиболее крупная открытая бухта юго-западного побережья г. Севастополя. Протяженность ее береговой линии составляет около 4 км. Подводный береговой склон приглубый, на большей части выражен глыбовый бенч. Наиболее обширная центральная часть бухты занята слабонаклонной равниной, сложенной алевроитопсаммитовыми отложениями. Гидродинамический режим ее акватории обусловлен влиянием циркуляционных систем антициклонического типа, поступлением глубинных вод в поверхностные слои в результате сгонно-нагонных явлений и водообменом с открытым морем, что способствует динамической активности и аэрации вод. В летнее время преобладают вдольбереговые течения, преимущественно восточного направления (Ациховская, Чекменева, 2002).

Бухта характеризуется обилием уникальных местообитаний макрофитобентоса. В настоящее время ее береговая зона является привлекательной для развития рекреационной деятельности. С целью охраны морской акватории бухты созданы государственный природный ландшафтный заказник регионального значения «Мыс Айя» и гидрологический памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Сарыч». Наблюдения за состоянием донной растительности и ресурсным потенциалом макрофитобентоса в бухте проводятся с 1964 года (Калугина-Гутник, 1975, 1989; Мильчакова, 2003; Мильчакова, Петров, 2003).

Исследования ДПК бухты проводили на основе общих положений программы подводных ландшафтных работ с использованием легководолазной техники с борта маломерного судна (Петров, 1989; Игнатов и др., 1982) Для изучения пространственно-временных изменений запасов макрофитобентоса с учетом ландшафтной структуры дна использовали материалы четырех экспедиций, проведенных в бухте Ласпи в летние периоды 1983, 1998, 2008 и 2016 годов, при этом отбор проб осуществляли по одной и той же методике и на тех же выбранных участках бухты. В эти года в бухте закладывали по четыре трансекты, которые располагали перпендикулярно к берегу и охватывали все типы ландшафтов (рис. 1). Их длина варьировала в зависимости от особенностей геолого-геоморфологического строения подводного рельефа и нижней границы обитания донной растительности (табл. 1). На каждой трансекте дайвер, снабженный дайв-компьютером, отмечал глубину смены ландшафта, нижнюю границу фитали, при этом выполняя фото- (1983 г.) и видеосъемку (1998, 2008, 2016 гг.).

Затем на ключевых точках, расположенных на стандартных глубинах (0,5; 1; 3; 5; 10; 15; 20 и 25 м), которые используются при гидробиотических исследованиях, дайвер визуально описывал донные отложения, пользуясь классификацией морских обломочных осадков по гранулометрическому составу, разработанной П. Л. Безруковым и А. П. Лисициным (1960). Кроме этого, учитывали данные по гранулометрическому составу донных осадков в бухте Ласпи, которые были опубликованы в работе Ю. М. Петухова с соавторами (1991). На этих глубинах для изучения состава и структуры макрофитобентоса закладывали по четыре учетные площадки размером 25×25, при этом определяли проективное покрытие дна макрофитами. Всего заложено 95 станций, собрано и обработано 380 количественных и качественных проб по стандартной методике, применяемой в морской гидробиотике (Калугина-Гутник, 1975). Выделение фитоценозов проводили согласно доминантной классификации по А. А. Калугиной-Гутник (1975). Оценку ресурсов донной растительности выполняли по стандартной методике, используемой в морских фитоценологических исследованиях (Левин, 1994).

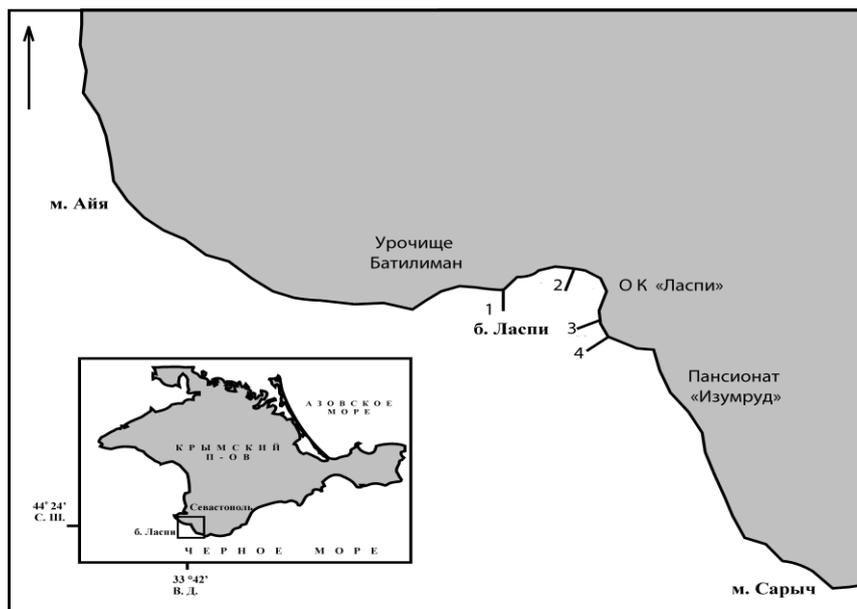


Рис. 1. Картограмма района исследований: 1–4 – номера трансект

Таблица 1

Диапазон глубин исследования и изменение ширины фитали в районе трансект в бухте Ласпи по годам

№ трансект	Диапазон глубин, м				Ширина фитали, м			
	1983	1998	2008	2016	1983	1998	2008	2016
1	0,5–20	0,5–20	0,5–15	0,5–15	261	261	143	143
2	3,0–20	1,0–20	1,0–10	0,5–10	575	650	125	125
3	0,5–20	0,5–20	0,5–15	0,5–5	530	530	355	80
4	0,5–25	0,5–25	0,5–15	0,5–10	330	330	180	105

Картирование акватории осуществляли на основе составленных ландшафтных профилей и интерпретационных таблиц. Для создания ландшафтной карты использовали программный пакет QGIS 2.14.18 и электронную основу навигационной карты бухты Ласпи. Географическую привязку границ ДПК и определение их площади осуществляли с помощью программы QGIS. Сопряженный анализ батиграфии, карт литологического состава и данных водолазных съемок позволили провести экстраполяцию участков дна со сходными параметрами для выделения границ ДПК. Результаты обобщения исследований ДПК бухты Ласпи отражены на четырех ландшафтных картах за 1983, 1998, 2008 и 2016 годы, где на их основе изучены пространственные изменения состава и структуры донной растительности и проведена оценка запасов макрофитобентоса и доминирующих видов макрофитов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Своеобразие геолого-геоморфологического строения и гидродинамического режима бухты обусловило разнообразие сообществ макрофитов, где представлены фитоценозы как морских трав, так и водорослей. В 2016 году в ландшафтной структуре прибрежной зоны бухты Ласпи выделено пять типов ДПК с участием ключевых видов макрофитов: цистозир (*Cystoseira barbata* C. Ag. и *C. crinita* (Desf.) Bory), филлофоры (*Phyllophora crispa* (Huds.) P. S. Dixon = *Ph. nervosa* (DC) Grev.) и zostеры (*Zostera marina* L.) (рис. 2). Характерно, что *Ph. crispa* входит в списки Красной книги РФ (2008) и Красной книги Крыма (2016), *C. crinita*, *C. barbata* – Красной книги Крыма (2016), а zostера – единственный вид черноморских макрофитов, который охраняется по Бернской конвенции.

Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозиры. ДПК имеет широтное простираие вдоль всей береговой линии на глубине от 0,5 до 5 м, при этом нижняя граница его распространения варьирует в разных частях бухты: в северо-западной, восточной и юго-восточной части доходит до глубины 5 м, а в центральной (вершина бухты) – до глубины 3 м (рис. 2). Подводный склон приглубый, выражен глыбово-валунный бенч, характерно чередование участков с различной крутизной, отличающихся литологией и особенностями микрорельефа. Площадь этого ДПК наибольшая и достигает 30 % общей площади акватории бухты (табл. 2). Здесь представлен фитоценоз *Cystoseira crinita*+*C. barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata* [= *Corallina mediterranea*]. На ДПК отмечены максимальные запасы макрофитов и цистозиры (69 и 76 % соответственно общих запасов макрофитобентоса бухты) (табл. 2). Запас их фитомассы достигает 44,2 и 35,0 т·га⁻¹ соответственно.

Этот тип ДПК выделяли в течение прошедших 33 лет (1983–2016 гг.), его глубина распространения и площадь колебались на протяжении этого срока, при этом наибольшие изменения произошли в вершине бухты. Здесь ширина галечного бенча, где донная растительность отсутствовала, за исследуемый период уменьшилась до глубины 0,5 м, тогда как в 1983 году доходила до глубины 3 м.

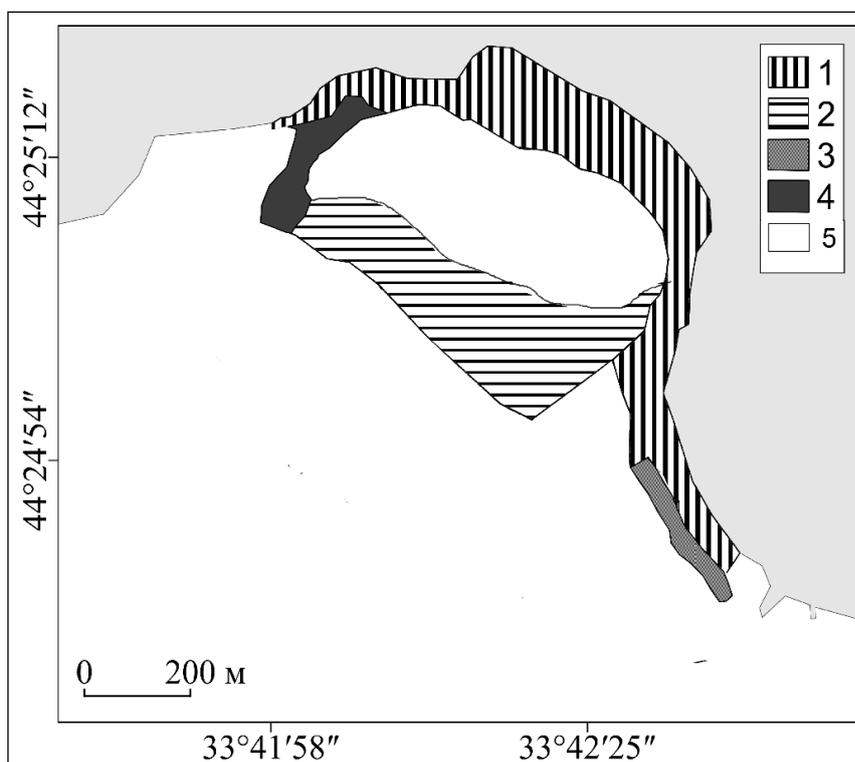


Рис. 2. Картограмма ландшафтной структуры дна бухты Ласпи (2016 г.)

Условные обозначения: 1 - подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозиры; 2 - слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями, с преобладанием zostеры морской; 3 - подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозиры и с чередованием галечно-гравийных с битой ракушкой донных осадков, где преобладает филофора курчавая; 4 - подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозиры, а на алеврито-псаммитовых донных осадках доминирует zostера морская; 5 - слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с выраженными рифелями, лишенная донной растительности.

В 2008 году глубина простираения ДПК также существенно варьировала. В северо-западной и восточной части бухты он был распространен до глубины 10 м, в юго-восточной – до глубины 15 м, а в вершине бухты – на глубине 1–3 м. Площадь ДПК была в 1,5 раза больше, чем в 2016 году (рис. 3, табл. 3). Однако запас фитомассы макрофитов и цистозир был в 4 и 5 раз соответственно ниже, чем эти показатели в 2016 году (табл. 3).

Таблица 2

Распределение запасов макрофитобентоса и доминирующих видов макрофитов в ДПК прибрежной зоны бухты Ласпи в 2016 году

ДПК	Глубина, м	Площадь, га	Запас фитомассы (т/га ⁻¹)			
			макрофитов	видов цистозир	филлофоры курчавой	зостеры морской
1	0,5–5	16,1	44,2	35,0	0,1	0
2	10–15	13,6	4,0	0,8	0	1,9
3	5–10	10,0	11,4	7,9	0,8	0
4	5–10	3,1	48,5	26,5	0	4,2
5	3–10	11,6	0	0	0	0

Примечание. Нумерация и описание ДПК соответствуют сведениям, представленным на рисунке 2.

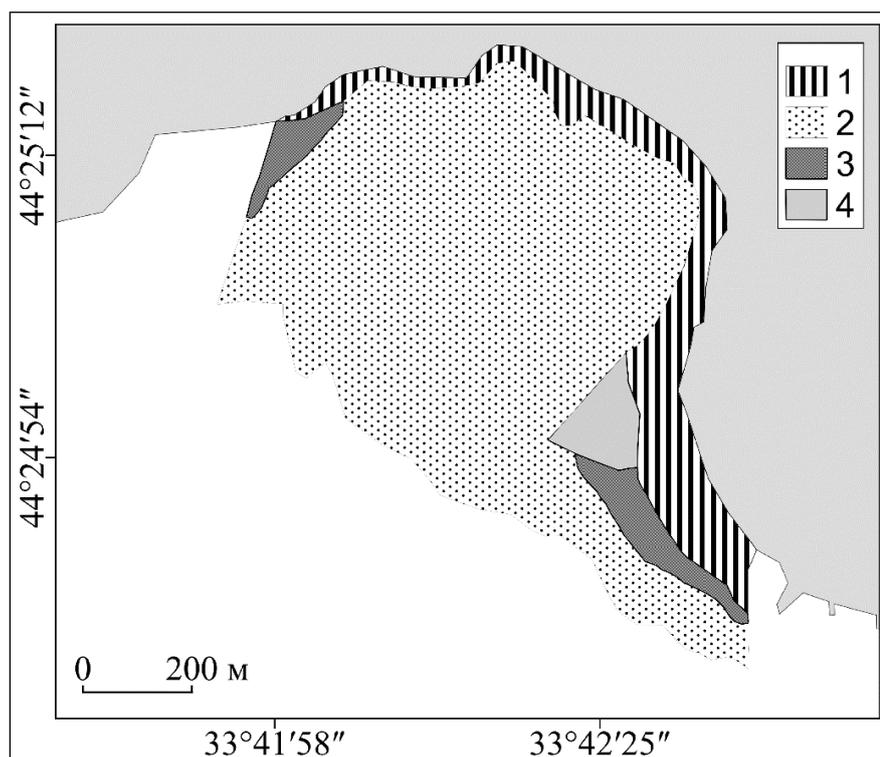


Рис. 3. Картограмма ландшафтной структуры дна бухты Ласпи (2008 г.)

Условные обозначения: 1 – подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозир; 2 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями, с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры; 3 – подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозир и с чередованием галечно-гравийных с битой ракушей донных осадков, где преобладает филлофора курчавая; 4 – абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями, с преобладанием кодидума червеобразного и стилофоры нежной.

В 1998 году этот ДПК простирался вдоль береговой линии на глубине 0,5–10 м, за исключением центральной части бухты, где занимал глубины от 1 до 10 м (рис. 4). В этом году площадь ДПК была максимальной за весь период изучения, что связано с расширением ареала цистозирового фитоценоза в вершине бухты (табл. 3). В тот период запас фитомассы макрофитов и цистозеры был вдвое ниже, чем эти величины в 2016 году, но вдвое и втрое соответственно выше, чем эти показатели в 2008 году (табл. 3).

Таблица 3

Изменение площади, диапазона глубин, запаса фитомассы макрофитов и ключевых видов водорослей в ДПК с преобладанием видов цистозеры по годам

Год	Площадь, га	Диапазон глубин, м	Запас фитомассы, т га ⁻¹		
			макрофитов	видов цистозеры	филлофоры курчавой
2016	16,1	0,5–5	44,2	35,0	0,1
2008	23,5	0,5–15	11,3	7,3	0,3
1998	35,5	0,5–10	27,1	20,6	1,5
1983	28,6	0,5–10	27,8	16,2	2,0

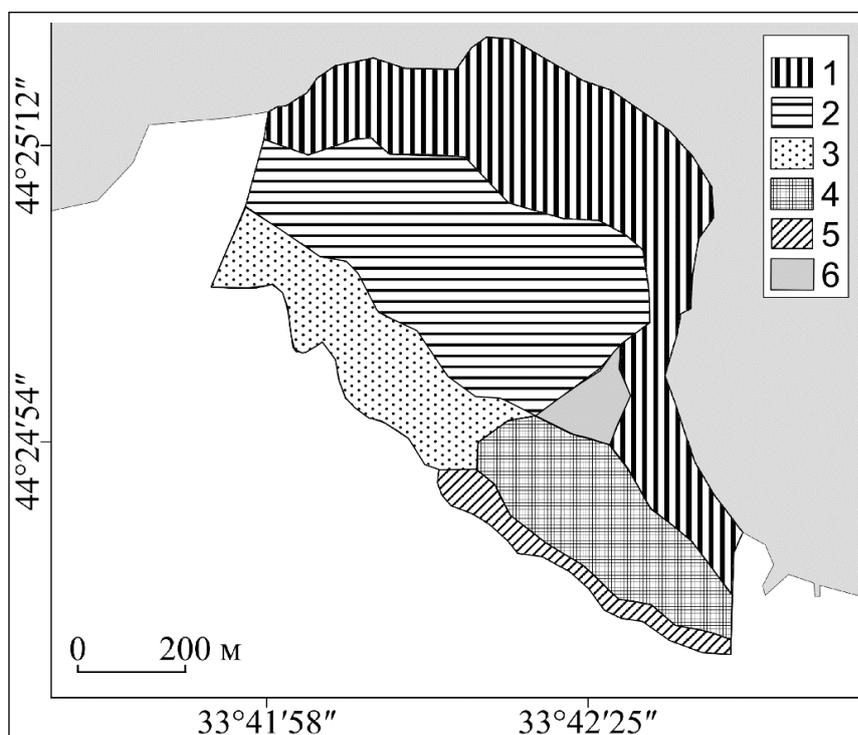


Рис. 4. Картограмма ландшафтной структуры дна бухты Ласпи (1998 г.)

Условные обозначения: 1 – подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозеры; 2 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями с доминированием зостеры морской; 3 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями, с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры; 4 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями, с доминированием филлофоры курчавой; 5 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями, с преобладанием кодиума червеобразного, ульвы жесткой и видов церамиума; 6 – абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями, с преобладанием хондрии волосовидной и стилофоры нежной.

В 1983 году ДПК доходил до глубины 10 м в северо-западной и восточной частях бухты, в юго-восточной – до глубины 5 м, а в центральной отмечен на глубине от 3 до 5 м (рис. 5). Его площадь была в 1,2 раза меньше, чем эта величина в 1998 году, в связи с тем, что в верхней части бухты макрофитобентос встречался только с глубины 3 м. Запас фитомассы макрофитов был соизмеримым, цистозиры – в 1,3 раза ниже, чем эти показатели в 1998 году, при этом запас фитомассы филлофоры был наиболее высоким за весь период наблюдений (табл. 3).

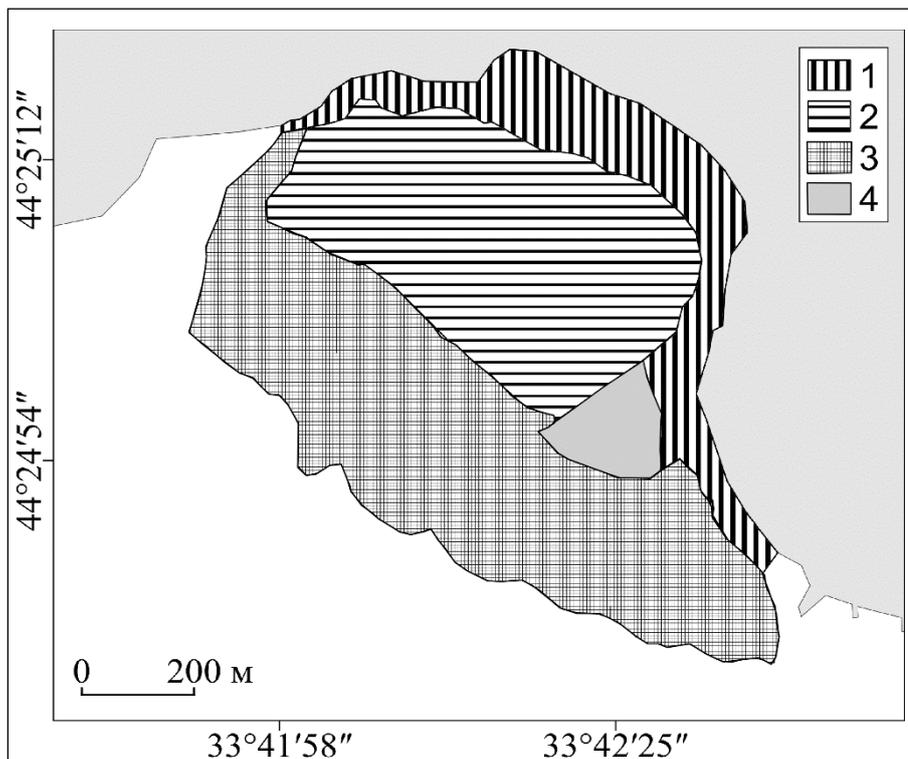


Рис. 5. Картограмма ландшафтной структуры дна бухты Ласпи (1983 г.)

Условные обозначения: 1 – подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозиры; 2 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями, с доминированием зостеры морской; 3 – слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с примесью битой ракушки, с преобладанием филлофоры курчавой; 4 – абразионно-аккумулятивная терраса, сложенная псефито-псаммитовыми отложениями, с преобладанием цистозиры бородастой и филлофоры курчавой.

Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная алеврито-псаммитовыми отложениями, с преобладанием зостеры морской. ДПК расположен в северо-западной и центральной части бухты на глубине от 10 до 15 м (рис. 2). Рельеф представляет выровненную поверхность с илито-песчаными донными осадками, характерны слабо выраженные знаки ряби (рифелей). Его площадь составляет 25 % общей площади бухты (табл. 2). Здесь зарегистрирован фитоценоз морской травы – *Zostera marina*. Между растениями зостеры на грубообломочном субстрате и битой ракушке мозаично располагаются группировки водорослей, в составе которых доминируют виды цистозиры. Доля макрофитов, цистозиры и зостеры составляет 5, 1,5 и 67 % общих запасов макрофитобентоса бухты (табл. 2). Запас фитомассы макрофитов и видов цистозиры – наименьший по сравнению с этими же показателями на других ДПК (табл. 2).

В 2008 году в северо-западной части бухты на этих глубинах был представлен ДПК, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозиры и с

чередованием галечно-гравийных с битой ракушей донных осадков, где преобладала филлофора курчавая (рис. 3). Единично на илисто-песчаных отложениях встречалась *Z. marina*. Запас фитомассы макрофитов, цистозеры и филлофоры достигал 2,9; 0,4 и 0,5 т га⁻¹. Центральную часть бухты на слабонаклоненной аккумулятивной равнине занимал ДПК, сложенный алеврито-псаммитовыми отложениями, с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры (рис. 3). В составе сообщества изредка встречалась zostера морская, доля участия которой была незначительной. Запас фитомассы макрофитов не превышал 0,2 т га⁻¹.

В 1998 году в северо-западной и центральной части бухты на глубине 10–15 м был расположен ДПК, сложенный алеврито-псаммитовыми отложениями, с преобладанием zostеры морской (рис. 4). На отдельно расположенных глыбах и грубообломочном субстрате отмечены группировки водорослей, опутанных нитями кладофор. Запас фитомассы макрофитов и zostеры не превышал 3,5 и 1,3 т га⁻¹.

В 1983 году в центральной и северо-западной части бухты на этих глубинах располагался ДПК, сложенный псаммитовыми отложениями с примесью битой ракуши, где доминировала филлофора курчавая (рис. 5).

Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозеры и с чередованием галечно-гравийных с битой ракушей донных осадков, где преобладает филлофора курчавая. ДПК занимает юго-восточную часть бухты на глубине от 5 до 10 м (рис. 2). Для рельефа дна характерны крутые склоны с участками относительно выровненных абразионно-аккумулятивных террас. Литологический состав разнороден, отмечены хаотично расположенные отдельные глыбы и валуны. Площадь ДПК не превышает 18 % общей площади бухты (табл. 2). На глыбовом субстрате представлен фитоценоз *Cystoseira crinita*+*C. barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata*, на галечно-гравийных с битой ракушей отложениях – фитоценоз *Phyllophora crispa*. Вклад макрофитов, видов цистозеры и филлофоры составляет 11; 11 и 82 % соответственно общих запасов макрофитобентоса бухты. Здесь зарегистрирован максимальный запас фитомассы филлофоры курчавой (табл. 2).

В 2008 и 1998 годах в этой части бухты на этих глубинах был зарегистрирован ДПК, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозеры (рис. 3–4), а в 1983 году здесь располагался ДПК с преобладанием филлофоры курчавой (рис. 5).

Подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозеры, а на алеврито-псаммитовых донных осадках доминирует zostера морская. ДПК занимает северо-западную часть бухты на глубине от 5 до 10 м (рис. 2). Подводный склон приглубый, характерен глыбовый навал. Нижняя часть подводного склона относительно выровнена, сложена илисто-песчаными отложениями с отдельно расположенными глыбами. Его площадь – наименьшая по сравнению с этими же показателями на других ДПК (табл. 2). На глыбовом субстрате зарегистрирован фитоценоз *Cystoseira crinita*+*C. barbata* – *Cladostephus spongiosus* – *Ellisolandia elongata*. Сообщество морской травы *Zostera marina* представлено фрагментарно. Этот фитоценоз характерен для нижней части склона, который представляет переходную зону от подводного склона к равнине. Вклад макрофитов, видов цистозеры и zostеры составляет 15, 11 и 33 % соответственно общих запасов макрофитобентоса бухты (табл. 2). Здесь отмечен максимальный запас фитомассы макрофитов и zostеры морской по сравнению с этими же величинами на других ДПК (табл. 2).

Этот тип ДПК был описан впервые за весь срок наблюдений. В 2008, 1998 и 1983 годы на этих глубинах был представлен ДПК, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозеры (рис. 3–5). Характерно, что запас фитомассы видов цистозеры снижался более чем в пять раз за период с 1983 по 2008 год, при этом он был максимальным в 2016 году, а минимальным – в 2008 году (табл. 4). Ранее в расщелинах между глыбами и валунами были отмечены галечно-гравийные с битой ракушей донные осадки, где встречалась филлофора курчавая, запас фитомассы которой снизился почти на порядок за период с 1983 по 2008 год (табл. 4).

Таблица 4

Изменение запаса фитомассы макрофитобентоса и ключевых видов макрофитов в ДПК, расположенном в северо-западной части бухты на глубине 5–10 м по годам

Год	ДПК	Запас фитомассы, т га ⁻¹			
		макрофитов	видов цистозир	филлофоры	зостеры морской
2016	с преобладанием видов цистозир и зостеры	48,5	26,5	0	4,2
2008	с доминированием видов цистозир	18,4	3,8	1,4	0
1998	с доминированием видов цистозир	31,7	14,0	5,1	0
1983	с доминированием видов цистозир и высокой долей филлофоры	61,0	21,6	12,2	0

Слабонаклоненная аккумулятивная равнина, сложенная псаммитовыми отложениями с выраженными рифелями, лишенная донной растительности. ДПК занимает центральную часть бухты на глубине 3–10 м (рис. 2). Рельеф представляет выровненную поверхность с илито-песчаными донными осадками и хорошо выраженными крупными знаками ряби (рифелей). Площадь ДПК составляет 11,6 га.

В 2008 году в этой части бухты на этих глубинах располагался ДПК, сложенный алеврито-псаммитовыми отложениями, с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры (рис. 3). Запас фитомассы макрофитов не превышал 0,2 т га⁻¹. В 1998 году здесь был зарегистрирован ДПК, сложенный псефитовыми отложениями, с доминированием видов цистозир (рис. 4). В 1983 году глубины 3–5 м занимал ДПК с господством видов цистозир, а на глубине от 5 до 10 м – ДПК, сложенный алеврито-псаммитовыми отложениями с преобладанием зостеры морской (рис. 5). Запас фитомассы макрофитов и зостеры морской достигал 9,3 и 8,4 т га⁻¹ соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали результаты наблюдений, за более чем 30-летний период (1983–2016 гг.) в бухте не только отмечены изменения в конфигурации границ и глубины распространения контуров ДПК, но и зарегистрирована существенная структурная трансформация их растительной компоненты. Анализ направленности многолетних изменений макрофитобентоса не только показал значительные негативные перестройки в его структуре и составе, но и выявил сужение границ фитали, а также подъем нижней границы произрастания многих глубоководных видов водорослей. Так, в прибрежной зоне бухты глубина распространения донной растительности уменьшилась в 1,3–4 раза, а ширина фитали – в 2–7 раз (табл. 1). Вдоль всего ее побережья отмечено увеличение плотности зарослей цистозир на глубине от 0,5 до 3 м, что, соответственно, привело к возрастанию запаса ее фитомассы на этих глубинах (табл. 3). Такие изменения свидетельствуют о смещении эколого-фитоценологического оптимума цистозир, который ранее был приурочен к глубине 3–5 м (Калугина-Гутник, 1975). Однако увеличение запасов цистозир характерно только для верхней сублиторальной зоны, тогда как в нижней, вплоть до границы фитали, они резко снижаются. Сходные изменения зафиксированы на многих участках крымского и кавказского побережья (Блинова, Сабури, 1999; Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2003; Миронова и др., 2007; Мильчакова и др., 2011). Так, если в 60–70-х годах прошлого

столетия нижняя граница произрастания цистозиры у берегов Крыма и в регионе Севастополя была зафиксирована на глубине 18–20 м, то к настоящему времени на этих глубинах она почти полностью исчезла, при этом ширина цистозирового пояса сократилась от 1 км до 300–500 м (Калугина-Гутник, 1975; Мильчакова, 2003; Миронова и др., 2007; Мильчакова и др., 2011).

В 1983 году для прибрежной зоны бухты Ласпи было характерно широкое простирание ДПК, где доминировали ключевые виды макрофитов (рис. 5). Известно, что поясной тип распространения донной растительности является типичным для крымского шельфа (Калугина-Гутник, 1975). В бухте вдоль всего побережья за ДПК, расположенным на подводном береговом абразионном склоне, сложенном псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозиры на глубине 0,5–5(10) м следовал в ее центральной части ДПК слабонаклоненной аккумулятивной равнины, сложенной алеврито-псаммитовыми отложениями, с господством zostеры морской, распространенный на глубине от 5 до 10 м. Затем опять вдоль прибрежной зоны бухты на глубине свыше 5–15 м и до глубины 20–30 м располагался ДПК, сложенный псаммитовыми отложениями с примесью битой ракушки, где доминировала филлофора курчавая, который характеризовался максимальным запасом фитомассы макрофитов и филлофоры (19,5 и 15,1 т га⁻¹ соответственно) за весь период наблюдений (рис. 5). Его площадь превышала 34,1 га. В 1998 году ДПК с преобладанием филлофоры курчавой был зарегистрирован лишь в восточной и юго-восточной части бухты на глубине 10(15)–20 м (рис. 4). За прошедшие 15 лет его площадь снизилась почти в 5 раз. Запас фитомассы макрофитов и филлофоры уменьшился примерно в 3 раза и составлял 7,5 и 5,9 т га⁻¹ соответственно. Глубже (глубина 20–25 м) на этих участках бухты располагался ДПК, сложенный псаммитовыми отложениями, с преобладанием кодиума червеобразного, ульвы жесткой и видов церамиума (рис. 4). Его площадь – 3,8 га. Запас фитомассы макрофитов не превышал 3,3 т га⁻¹. За последние годы известны многочисленные сведения о поднятии нижней границы произрастания филлофоры вдоль кавказского и крымского шельфа до глубин 15–18 м вместо характерных 25–30 м, снижении плотности популяций в 1,5–2 раза, запасов – более чем втрое (Калугина-Гутник, 1975; Блинова, Сабулин, 1999; Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2003; Миронова и др., 2007; Мильчакова и др., 2011). В 2008 и 2016 годах в бухте ДПК с преобладанием филлофоры курчавой не был зарегистрирован (рис. 2–3).

В 1998 году в центральной и северо-западной части бухты на глубине от 15 до 20 м на слабонаклоненной аккумулятивной равнине, сложенной алеврито-псаммитовыми отложениями, был отмечен ДПК с сильно деградированным разреженным сообществом макрофитов и преобладанием видов кладофоры, который сформировался на месте ДПК с доминированием филлофоры курчавой (рис. 4). Запас фитомассы макрофитов составлял лишь 1,8 т га⁻¹. Характерно, что на многих участках черноморского побережья, считавшихся ранее условно чистыми, также произошла частичная замена фитоценозов многолетних видов группировками эфемероидных зеленых водорослей, среди которых преобладают сезонные или однолетние, зачастую неприкрепленные формы (Максимова, Лучина, 2002; Болтачев, Мильчакова, 2004).

В настоящее время в восточной части бухты донная растительность распространена только до глубины 5 м (рис. 2). В 1983 году в этой части бухты на глубине от 10 до 15 м на абразионно-аккумулятивной террасе, сложенной псефито-псаммитовыми отложениями был зарегистрирован ДПК с преобладанием цистозиры бородатой и филлофоры курчавой, площадью 2,3 га (рис. 5). Запас фитомассы макрофитов, цистозиры и филлофоры составлял 21,8; 7,8 и 0,2 т га⁻¹ соответственно. В 1998 году на этом участке был выделен ДПК с доминированием хондрии волосовидной и стилофоры нежной (рис. 4). Запас фитомассы макрофитов уменьшился в 7 раз по сравнению с этим же показателем за 1983 год и не превышал 3,3 т га⁻¹. В 2008 году здесь располагался ДПК с господством кодиума червеобразного и стилофоры нежной (рис. 3). Запас фитомассы макрофитов снизился на два порядка по сравнению с этой же величиной в 1983 году и составил всего 0,1 т га⁻¹. Подобная деградация донных фитоценозов в нижней сублиторальной зоне описана в регионе Черного

моря почти повсеместно (Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2003; Миронова и др., 2007, Мильчакова и др., 2011).

Большинство исследователей связывают трансформацию и негативные изменения донной растительности с ухудшением качества среды, снижением прозрачности, что, в свою очередь, обусловлено эвтрофикацией, а также увеличением рекреационной нагрузки и слабо регламентируемым освоением биологических ресурсов (Блинова, Сабуринов, 1999; Максимова, Лучина, 2002; Мильчакова, 2003, Болтачев, Мильчакова, 2004; Миронова и др., 2007; Мильчакова и др., 2011). Ряд авторов, помимо вышеперечисленных факторов, добавляют изменение климата, приводящее к изменениям температуры воды и режима ее циркуляции, усилению волновой активности и колебаний уровня моря (Горячкин, Иванов, 2008).

В 1983 году бухта Ласпи представляла эталон природной экосистемы Черного моря, находящейся в естественном или близком к нему состоянии, где поддерживалось экологическое равновесие береговой зоны, а ДПК отличались высокой степенью сохранности и характеризовались максимальными величинами запаса фитомассы ключевых видов макрофитов.

В начале 80-х годов прошлого века хозяйственная деятельность в береговой зоне бухты была представлена несколькими объектами рекреационной инфраструктуры. В это время воды бухты были хорошо аэрированы от поверхности до дна, выявлена высокая степень их обновления с водами открытого моря, а незначительные суточные колебания кислорода отражали сбалансированность продукционно-деструкционных процессов (Куфтаркова и др., 1990, Ациховская, Чекменева, 2002).

В конце 80-х годов прошлого столетия в восточной части бухты Ласпи было построено гидротехническое сооружение, которое частично перекрыло ее вершину. В 1998 году в вершине бухты, начиная с глубины 3 м, зарегистрированы илисто-песчаные донные отложения. Размывание галечного бенча, обнажение выходов коренных пород и смещение береговых наносов, вероятно, вызвано нарушением гидродинамического режима бухты. Известно, что строительство гидротехнических и берегозащитных сооружений приводит к перестройке гидродинамических процессов, снижению уровня волновой динамики, затуханию вдольбереговых течений, при этом значительно уменьшается степень их включенности в систему прибрежной циркуляции, вследствие чего происходит перераспределение участков абразии и аккумуляции (Преображенский и др., 2000, Пешков, 2003).

В 2008 году в бухте отмечена дальнейшая негативная трансформация ДПК. За период с 1983 по 2008 год наиболее выраженные отрицательные изменения произошли в центральной части бухты на илисто-песчаных и песчаных с примесью битой ракушки донных отложениях, где к этому времени не были обнаружены ДПК с доминированием зостеры морской и филлофоры курчавой. К 2008 году площадь мозаично расположенных группировок водорослей с преобладанием видов кладофор возросла в 3 раза по сравнению с таковой в 1998 году. В этом году отмечены минимальные значения запаса фитомассы ключевых видов макрофитов за весь период наблюдений (табл. 3–4). К существенным изменениям в ДПК мягких грунтов, по мнению В. В. Преображенского с соавторами (2000), приводит, в первую очередь, перестройка гидродинамического режима акватории. Так, в заливе Петра Великого отмечено значительное сокращение площадей зостеры, вызванное проведением берегозащитных мероприятий в приустьевой зоне, строительством молов, причалов и других гидротехнических сооружений (Преображенский и др., 2000).

Деградация и разрушению прибрежных ДПК, отмеченных в 2008 году, вероятно, способствовал экстремальный шторм, который произошел в ноябре 2007 года, когда на акваторию Черного моря вторгся южный циклон, вызвав резкое усиление ветра до 27–32 м/с, при этом высота волн достигала 4 м (Доценко, Иванов, 2013). В пользу этого предположения свидетельствует полное уничтожение донной растительности на глубине 0–10 м после сильнейшего шторма, зарегистрированного в районе Карадага в 1992 году (Костенко и др., 2008).

За период с 1998 по 2008 год антропогенная нагрузка на береговую зону бухты значительно возросла. В это время в приморской зоне активно развивался палаточный кемпинг с пешеходным туризмом, а акватория стала интенсивно использоваться для морских экскурсий, каякинга и дайвинга. Однако наибольшее негативное влияние на экологическое состояние побережья и прибрежья оказывает строительство стационарных объектов рекреационной инфраструктуры в береговой зоне. Так, в юго-восточной части бухты, непосредственно у уреза воды, появился новый гостиничный комплекс «Бухта Мечты». При его строительстве выполнены масштабные берегоукрепительные работы, что привело к изменению конфигурации берега и подводного берегового склона. Усиление хозяйственной деятельности привело к дополнительному поступлению терригенного материала и активизации гравитационных процессов в прибрежье. Проведенный в 2007–2009 годах гидролого-гидрохимический мониторинг бухты Ласпи показал слабое вертикальное перемешивание вод акватории, преобладание нагонной циркуляции и практически отсутствие, типичных для района Южного берега Крыма, летних апвеллингов (Куфтаркова и др., 2010). Развитие в бухте рекреационной инфраструктуры вызвало возрастание объемов береговых стоков, что способствовало увеличению степени эвтрофирования водной среды. В настоящее время в бухте имеется пять выпусков сточных вод с биологической очисткой, которые вынесены от берега на расстояние 90–150 м. Их суммарный объем превышает 210 тыс. м³·год⁻¹.

Исследование бухты в 2016 году показало, что произошло дальнейшее изменение конфигурации и площадей ДПК. В центральной части бухты на глубине от 3 до 10 м, на площади, занимающей пятую часть акватории, сформировался ДПК, лишенный донной растительности, с ярко выраженными крупными знаками ряби (рифелей). Нижняя граница ДПК, где преобладали виды цистозиры, поднялась до глубины 5 м. В этом году вновь зарегистрировали ДПК с доминированием zostеры морской. Заросли морской травы, вероятно, восстановились после разрушительного шторма в 2007 году. В то же время в северо-западной части бухты на глубине от 5 до 10 м образовался новый ДПК, сложенный псефитовыми отложениями, с преобладанием видов цистозиры, а на алевроито-псаммитовых донных осадках доминирует zostера морская. На формирование этого ДПК, вероятно, оказало влияние наличие на глубине глыбовых навалов, которые появились в результате активизации гравитационных процессов в береговой зоне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За более чем 30 лет (с 1983 по 2016 год) в бухте Ласпи обнаружена существенная перестройка и деградация ДПК, при этом наиболее выраженная негативная трансформация отмечена в их растительной компоненте, что, возможно, связано с комплексным воздействием как природных факторов, так и возросшей антропогенной деятельности на побережье. За исследуемый период наибольшие отрицательные пространственно-временные изменения произошли в центральной части бухты на слабонаклоненной аккумулятивной равнине, сложенной илесто-песчаными и песчаными с битой ракушей отложениями, где ДПК с преобладанием zostеры морской и филофоры курчавой (1983–1998 гг.) заменились сначала на ДПК с разреженным сообществом макрофитов и господством видов кладофоры (2008 г.), а затем на глубине 3–10 м был зарегистрирован ДПК, лишенный донной растительности с выраженными рифелями (2016 г.). В этой части бухты негативная перестройка ДПК шла по нарастающей, так как первоначально (в 1998 году) деградация макрофитобентоса была зарегистрирована лишь на глубине свыше 15 м, где в 80-х годах прошлого столетия отмечены значительные скопления филофоры курчавой с высокими значениями запаса фитомассы. К 2016 году в бухте нарушено поясное простираие ДПК, которое было типично для ее акватории в 1983 году.

В целом, за 33-х летний промежуток времени в бухте запасы макрофитобентоса сократились примерно в 1,5 раза, филофоры – в 35 раз, zostеры – в 4 раза. В то же время запасы цистозиры за счет уплотнения ее зарослей в верхней сублиторальной зоне возросли в 1,2 раза по сравнению с этим же показателем в 1983 году и остались на уровне величины,

зарегистрированной в 1998 году. В нижней сублиторальной зоне бухты выявлено снижение ресурсного потенциала макрофитобентоса, что характерно для всего крымского побережья начиная с конца 80-х годов прошлого века. Так, запасы филлофоры курчавой уменьшились в 4 раза уже за период с 1983 по 1998 год.

В ходе изучения ДПК было установлено негативное воздействие экстремальных штормов на состояние донной растительности. На следующий год (2008 г.) после сильнейшего шторма запасы макрофитов сократились в 3 раза, цистозеры и филлофоры – в 4 и 5 раз соответственно, а zostеры – более чем в 30 раз по сравнению с аналогичными показателями в 1998 году. К 2016 году наблюдалось частичное восстановление зарослей макрофитов. Так, величина общих запасов макрофитов и цистозеры оказалась соизмеримой, при этом запасы zostеры морской возросли в 2 раза, а филлофоры курчавой – снизились в 9 раз по сравнению с показателями, зарегистрированными в 1998 году.

Изменение конфигурации границ ДПК, вероятно, связано с нарушением гидродинамического режима в бухте, который вызван разрушением берегового склона в результате активной застройки побережья, что привело к размыванию береговых наносов, дополнительному поступлению терригенного материала, заилению центральной части бухты. Для сохранения и восстановления особо ценных ландшафтов, в состав которых входят ключевые средообразующие виды черноморских макрофитов, необходим комплексный подход к охране морских акваторий с включением в их состав прибрежных территорий.

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 «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (гос. рег. № АААА-А18-118021350003-6).

Список литературы

- Ациховская Ж. М., Чекменева Н. И. Оценка динамической активности вод района бухты Ласпи (Черное море) // Экология моря. – 2002. – Вып. 59. – С. 5–8.
- Безруков П. Л., Лисицин А. П. Классификация осадков современных морских водоемов // Ин-т океанологии АН СССР. – 1960. – Т. 32. – С. 3–14.
- Блинова Е. И., Сабурин М. Ю. Сезонная и многолетняя динамика и скорость восстановления климаксовых фитоценозов цистозеры Черного моря // Прибрежные гидробиологические исследования. – М.: Изд-во ВНИРО, 1999. – С. 46–59.
- Болтачев А. Р., Мильчакова Н. А. О причинах и возможных последствиях вспышки обилия зеленой водоросли кладофоры (*Cladophora sericea*) на шельфе Юго-западного Крыма весной 2004 г. // Рыб. хоз-во Украины. – 2004. – № 5. – С. 4–7.
- Горячкин Ю. Н., Иванов В. А. Изменения климата и динамика берегов Украины // Доп. НАН України. – 2008. – № 10. – С. 118–122.
- Доценко С. Ф., Иванов В. А. Катастрофические природные явления Азово-Черноморского региона. – Севастополь: Морской гидрофизический ин-т., 2013. – 193 с.
- Игнатов Е. И., Митина Н. П., Папунов В. Г. Методика исследований донных комплексов мелководной части шельфа / Подводные гидробиологические исследования. – 1982. – С. 80–83.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря – К.: Наук. думка, 1975. – 248 с.
- Калугина-Гутник А. А. Изменение видового состава фитобентоса в бухте Ласпи за период 1964–1983 гг. // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 7–12.
- Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А. Тенденции многолетних изменений фитоценозов «цистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Черное море) // Морской экологический журнал. – 2008. – Т. VII, № 3. – С. 25–36.
- 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. Фатерьяга]. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2016. – 408 с.
- Куфтаркова Е. А., Ковригина Н. П., Бобко Н. И. Оценка гидрохимических условий б. Ласпи – района культивирования мидий // Экология моря. – 1990. – Вып. 36. – С. 1–6.
- Куфтаркова Е. А., Щуров С. В., Родионова Н. Ю. Результаты гидролого-гидрохимического мониторинга мидийной фермы в прибрежной зоне южного берега Крыма (бухта Ласпи) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Биол. – 2010. – № 3 (44). – С. 133–136.
- Левин В. С. Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей – СПб.: ПКФ «ОЮ-92», 1994. – 240 с.
- Максимова О. В., Лучина Н. П. Современное состояние макрофитобентоса у побережья северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. – М.: Наука, 2002. – С. 297–308.
- Милячакова Н. А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / [ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская]. Ин-т биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152–208.
- Милячакова Н. А., Миронова Н. В., Рябогина В. Г. Морские растительные ресурсы / [ред. В. Н. Еремеев и др.]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – Гл. 4. – С. 117–139.
- Милячакова Н. А., Петров А. Н. Морфофункциональный анализ многолетних изменений структуры цистозировых фитоценозов (бухта Ласпи, Черное море) // Альгология. – 2003. – Т. 13, № 4. – С. 355–370.
- Миронова Н. В., Милячакова 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.
- Папунов Д. В. Межгодовая динамика донных природных комплексов береговой зоны Черного моря на полуострове Абрау // Сборник трудов Второй научной конференции 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.
- Петухов Ю. М., Шаловенков Н. Н., Ревков Н. К., Петров А. Н., Анализ пространственного распределения макрозообентоса в черноморской бухте Ласпи с использованием методов многомерной статистики // Океанология. – 1991. – Вып. 5. – С. 72–78.
- Пешков В. М. Береговая зона моря. – Краснодар: Лакопт, 2003. – 350 с.
- Преображенский Б. В., Жариков В. В., Дубейковский Л. В. Основы подводного ландшафтоведения: (Управление морскими экосистемами). – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 352 с.

Mironova N. V., Pankeeva T. V. Long time changes of spatial distribution of phytomasses stock of seaweeds in the Laspi bay (the Black Sea) // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 33–46.

Comparative analysis of spatial-temporal changes of seaweed phytomass stock of in the Laspi Bay over the period from 1983 to 2016 was performed on the basis of landscape approach. Landscape maps of the Laspi Bay were created, the distribution of the bottom natural complexes (BNC) with key Black Sea seaweed species was shown. It is revealed that over the 33-year period the stock of macrophytobenthos reduced by about 1.5 times, of *Phyllophora* – by 35 times, of *Zostera* – by 4 times. During the study period, the most pronounced significant restructuring and degradation of the BNC plant component occurred in the lower sublittoral zone of the bay, where a decrease in the resource potential of macrophytobenthos was observed, which is typical for the entire Crimean coastal zone, starting from the late 80-ies of the last century. The central part of the bay on the slightly inclined accumulative plain, composed of silty sand and of sand and broken shell deposits, is also characterized by negative spatio-temporal changes, where the BNC with the predominance *Zostera marina* *Phyllophora crispera* (1983–1998) is first replaced with BNC with the sparse macrophyte community and the domination of the *Cladophora* species (2008), and then at a depth of 3–10 m the BNC devoid of bottom vegetation with pronounced riffles was registered (2016). The change in the configuration of the BNC boundaries is probably caused by an alteration of the bay hydrodynamic regime due to the destruction of the coastal slope as a result of active coastal development, which led to erosion of coastal sediments, additional influx of terrigenous material, siltation of the central part of the bay. To preserve and restore the most valuable landscapes which include key environment-forming species of the Black Sea macrophytes, an integrated approach to the conservation of marine areas is necessary coupled with land coastal areas protection.

Key words: cystoseira, phyllophora, zostera, phytomasses stock of seaweeds, landscape, bottom natural complexes, Black Sea.

Поступила в редакцию 04.09.18

УДК 574.5:546.49 (285.32)(292.471)

Ртуть в абиотических и биотических компонентах экосистем соленых озер Крыма

Стецюк А. П., Поповичев В. Н., Мирзоева Н. Ю., Родионова Н. Ю., Богданова Т. А.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского
Севастополь, Россия
Alex-ra-777@mail.ru

Выполнено исследование по распределению концентрации ртути в различных компонентах 10 соленых озер Крыма в зависимости от гидрохимических показателей и значений первичной продукции в воде исследуемых водоемов. Определено, что в соленых озерах Керченской группы, находящихся в районах грязевого вулканизма, ртуть была представлена преимущественно растворенной формой, тогда как в воде озер Перекопской, Тарханкутской и Евпаторийской групп преобладала взвешенная форма ртути. Отмечена слабая связь различных форм ртути с такими гидрохимическими показателями, как рН, S (‰) и T (°C). Выявлена опосредованная связь биогенных элементов с содержанием ртути в воде исследуемых водоемов. Минеральные формы фосфора, азота и кремния обуславливали развитие взвешенного вещества (зоо- и фитопланктона), которое накапливало ртуть, способствуя в последующем ее элиминации в донные отложения водоемов. Получено, что основным биогенным элементом, лимитировавшим первичную продукцию летом 2017 года в большинстве озер Крыма, являлся фосфор. Определена достоверная зависимость между суммой минеральных форм азота (NO_2^- , NO_3^{2-} , NH_4^+) и коэффициентом накопления ртути цистами и взрослыми особями *Artemia*. Общее содержание ртути (суммарно растворенная и взвешенная формы) в воде водоемов превышало ПДК ($500 \text{ нг} \times \text{л}^{-1}$ – для водоемов хозяйственно-питьевого и культурного водопользования) только в воде озер Тобечикского и Красного. Это было обусловлено использованием озера Красного Крымским содовым заводом в качестве накопителя-испарителя, тогда как превышение концентрации ртути в озере Тобечикском связываем с природным фактором его расположения в местах грязевого вулканизма.

Ключевые слова: ртуть, взвесь, донные осадки, соленые озера Крыма.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее опасных загрязнителей природных вод является ртуть, которая относится к высокотоксичным тяжелым металлам. В ряду молярной токсичности тяжелых металлов для водных организмов ртуть занимает первое место: $\text{Hg} > \text{Cu} > \text{Cd} > \text{Fe} > \text{Cr} > \text{Zn} > \text{Co} > \text{Mn}$ (Холопов, 2003). Все соединения ртути высокотоксичны для водных растений. Концентрация хлорида ртути, равная $0,002\text{--}0,250 \text{ мг} \times \text{л}^{-1}$, вызывает у растений задержку роста (Мур, Рамамурти, 1987). Многими гидробионтами ртуть аккумулируется до концентраций, превышающих предельно допустимые уровни (ПДК). Также известно, что в природных водах ртуть интенсивно связывается с твердыми взвешенными частицами и независимо от природы взвешенного вещества при размере частиц от 0,45 до 20 мкм с взвесью связывается примерно в 10^5 раз больше ртути по сравнению с ее количеством, остающимся в растворе (Мур, Рамамурти, 1987). За счет седиментации взвесей происходит накопление ртути в донных осадках. Сброс промышленных отходов в водоемы может вызвать увеличение уровня содержания ртути в донных отложениях на 2–4 порядка. Период полного выведения ртути из глинистой фракции донных отложений оценивается десятками тысяч лет (Лапердина, 2000), поэтому послойное исследование керн донных осадков позволяет оценить хроническое поступление ртути в водные объекты, в том числе и в соленые озера Крыма.

Цель работы состояла в изучении особенностей распределения концентрации ртути в абиотических и биотических компонентах соленых озер Крыма, выявлении наличия зависимостей между концентрациями различных форм ртути и гидрохимическими

параметрами воды исследуемых водоемов, а также величиной первичной продукции (ПП) фитопланктона.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

– определить концентрацию ртути в абиотических (вода, донные отложения, взвешенное вещество) и биотических (водные растения, *Artemia* sp.) компонентах соленых озер Крыма;

– установить значения гидрохимических параметров и ПП в воде исследуемых водоемов;

– найти математическое выражение возможных связей между различными формами ртути, гидрохимическими параметрами, ПП в воде соленых озер Крыма;

– получить величины коэффициентов детерминации (R^2) как показателей достоверности полученных аппроксимаций, по которым в регрессионных моделях возможно оценить тесноту связи между рассматриваемыми параметрами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объекты исследования и координаты станций отбора проб в соленых озерах Крыма представлены на рисунке 1 и в таблице 1. Для исследования содержания ртути в озерах было отобрано 9 проб воды, разделенной на фильтрат и взвесь, 4 колонки донных отложений, разрезанных на слои по два сантиметра, 4 вида гидробионтов. Для исследования гидрохимических параметров и первичной продукции было отобрано по 9 проб воды.

Для разделения форм ртути отобранные пробы воды фиксировали на месте отбора концентрированной азотной кислотой (10 мл HNO_3 на 1 л воды) и уже в лаборатории пробы воды фильтровали через предварительно взвешенные нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 0,45 мкм. В фильтрате анализировали растворенную форму ртути, а на фильтрах – взвешенную.



Рис. 1. Карта-схема отбора проб в соленых озерах Крыма

Пробы донных осадков, взвеси и гидробионтов обрабатывали в лабораторных условиях в соответствии с ГОСТ 26927-86. Анализ проб на содержание ртути проводили методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии с помощью ртутного анализатора «Хиранума-1» в ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН, г. Севастополь. Для калибровки прибора и контроля качества анализа использовали аттестационные стандартные образцы ртути. Ошибка измерения не превышала 2 %.

Степень загрязнения озер ртутью оценивали согласно соответствующим инструкциям (Перечень..., 1995; СаНПиН ..., 2001; Neue Niederlandische Liste, 3/95). При отборе проб воды непосредственно определяли ее соленость, температуру и рН. Остальные гидрохимические параметры воды определяли в сертифицированной гидрохимической лаборатории отдела аквакультуры и морской фармакологии ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН, руководствуясь соответствующими методиками (Руководство..., 1977).

Таблица 1

Станции отбора проб и объекты исследования в соленых озерах Крыма

Место отбора проб и объекты исследования	Дата отбора проб	Координаты	
Озеро Киятское (вода, донные осадки)	23.06.2017	45°58.684'N	33°54.572'E
Озеро Кирлеутское (вода, донные осадки, цисты <i>Artemia</i>)	22.06.2017	45°55.479'N	34°02.730'E
Озеро Красное (вода)	23.06.2017	45°59.275'N	33°53.110'E
Озеро Бакальское (вода, <i>Polysiphonia</i> sp.)	14.07.2017	45°44.004'N	33°10.246'E
Озеро Джарылгач (вода, взрослые особи <i>Artemia</i>)	14.07.2017	45°26.296'N	33°11.773'E
Озеро Кызыл-Яр (вода, донные осадки)	28.07.2017	45°03.982'N	33°37.782'E
Озеро Сасык-Сиваш (вода)	28.07.2017	45°09.280'N	33°30.680'E
Озеро Тобечикское (вода, донные осадки)	16.08.2017	45°09.238'N	36°22.623'E
Озеро Акташское (вода, донные осадки, взрослые особи <i>Artemia</i>)	16.08.2017	42°23.144'N	35°50.036'E

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Воды озер, как и другие природные воды, характеризуются различным химическим составом и разной степенью минерализации. По составу солей озера подразделяются на три типа: карбонатные, сульфатные и хлоридные. По количеству растворенных веществ (по степени минерализации) выделяют четыре типа озер: пресные, солоноватые, соленые и минеральные. Пресные озера – соленость не превышает 1 ‰, солоноватые – от 1 до 24 ‰, соленые – от 25 до 47 ‰, минеральные – свыше 47 ‰. Примером пресного озера может служить Байкал, соленость которого составляет 0,1 ‰, солоноватого – Каспийское море (12–13 ‰), а минеральных (или пересоленных) – Большое Соленое озеро (137–300 ‰) и Мертвое море с соленостью 260–270 ‰, а в отдельные годы – до 310 ‰ (Озеро ..., 2018).

В таблице 2 представлены гидрохимические показатели и значения первичной продукции фитопланктона соленых озер Крыма. Практически все исследованные нами озера являются гиперсолеными, за исключением оз. Кызыл-Яр, опресненного в результате длительного воздействия Северо-Крымского канала (до 2014 года). Из девяти исследованных озер большинство обладает слабощелочной средой (рН=7,2–8,2): Бакальское, Джарылгач, Кызыл-Яр, Сасык-Сиваш, Акташское. Сильнощелочная среда (рН=9,6)

характерна для озера Красного, служащего отстойником для сточных вод Крымского содового завода.

Таблица 2

Гидрохимические показатели воды соленых озер и первичная продукция (ПП)

Название озера	Соленость, ‰	рН	Т, °С воды	ПП, мгС/м ³ /сутки
Киятское	262,9	7,4	31,3	6,1
Кирлеутское	187,9	7,2	30,1	4,6
Красное	341,1	9,6	30,2	0,0
Бакальское	65,0	8,2	26,3	227,8
Джарылгач	137,0	8,0	27,9	3,4
Кызыл-Яр	1,9	7,8	29,8	894,9
Сасык-Сиваш	309,0	7,5	33,3	58,9
Тобечикское	364,0	7,2	29,7	30,7
Акташское	217,0	7,7	28,8	30,0

В ходе работы было исследовано содержание в воде минеральных форм азота и фосфора (табл. 3), являющихся основными биогенными элементами, влияющими на биопродуктивность вод. Соединения азота могут попадать в озера со сточными водами, с дождевой водой, вследствие выщелачивания из почвы. Нитриты находятся в водах в виде нитрит-анионов (NO_2^-) и являются промежуточным звеном биологического окисления аммиака до нитрат-анионов (NO_3^{2-}). Аммоний-ион (NH_4^+) образуется при биохимическом распаде азотсодержащих органических соединений. Повышенное содержание аммония в озерах Акташском ($7847,0 \text{ мкг} \times \text{л}^{-1}$) и Тобечикском ($6431,0 \text{ мкг} \times \text{л}^{-1}$), возможно, связано с расположением их на площадях грязевого вулканизма Керченского полуострова. Соединения фосфора содержатся во всех живых организмах, влияя на процессы метаболизма. Увеличение концентрации фосфатов может привести к эвтрофикации озер. Нами зафиксировано повышенное содержание фосфат-ионов (PO_4^{3-}) в воде озера Тобечикского ($4941,2 \text{ мкг} \times \text{л}^{-1}$). Интересно отметить, что линия тренда ($R^2=0,43$), полученная в регрессионном анализе, показывающего взаимосвязь между летними значениями концентраций фосфатов и всего азотного минерального комплекса в исследуемых озерах (табл. 3), дает качественную оценку силы связи по шкале Чеддока (Шкала Чеддока, 2018), что косвенно указывает на общность источников поступления этих биогенов в воду.

Кремний, тоже относящийся к биогенам, имеет также важное значение для развития водных организмов, особенно диатомовых водорослей, которые используют его для построения своего скелета, и во время их массового развития содержание кремния в воде может резко падать. После же их отмирания часть кремния минерализуется и вновь используется, другая часть (более грубые панцири) оседает на дне водоемов. Содержание кремния в разных водах неодинаково: в реках его больше, чем в озерах, а в придонных горизонтах больше, чем в поверхностных. В пресных водах оно колеблется от десятых долей до 2–6, достигая иногда $10 \text{ мг} \times \text{л}^{-1}$ (Химические показатели..., 2018). Во всех исследованных нами озерах концентрация кремния была приурочена к диапазону от 0,7 до $6,2 \text{ мг} \times \text{л}^{-1}$ (табл. 3). При этом содержание его в Перекопской группе озер было ниже, чем в озерах Тарханкутской, Евпаторийской и Керченской групп. Наименьшее содержание кремния ($681,5 \text{ мкг} \times \text{л}^{-1}$) было отмечено в озере Красном, имеющем при этом сильнощелочную среду и полное отсутствие первичной продукции фитопланктона (табл. 2).

Таблица 3

Содержание и соотношение биогенных элементов в воде озер Крыма

Название озера	NO_2^- , мкг×л ⁻¹	NO_3^{2-} , мкг×л ⁻¹	NH_4^+ , мкг×л ⁻¹	PO_4^{3-} , мкг×л ⁻¹	Si, мкг×л ⁻¹	Соотношение $\Sigma\text{N}:\text{PO}_4^{3-}$ по массе (в мкМ)	Атомарное соотношение N:P
Киятское	9,8	174,3	86,7	75,3	1364,4	8,0	9,9
Кирлеутское	6,1	26,6	165,8	43,1	753,4	10,2	21,5
Красное	800,7	28824,9	251,9	837,6	681,5	79,0	56,2
Бакальское	18,0	290,2	660,8	42,1	2995,3	51,0	94,0
Джарылгач	3,8	1084,3	1675,0	14,7	5458,1	415,7	713,1
Кызыл-Яр	5,8	125,1	578,2	28,0	6155,5	56,0	115,9
Сасык-Сиваш	18,7	248,1	371,7	52,6	1939,7	26,9	45,1
Тобечикское	122,4	673,0	6431,0	4941,2	5871,8	3,2	7,1
Акташское	0,0	596,5	7847,0	210,3	4420,3	88,9	200,7

В результате накопления в воде биогенных элементов происходит повышение биологической продуктивности вод (эвтрофирование), в котором определяющий вклад обуславливают два главных биогенных элемента: азот и фосфор. Если N:P (отношение содержания минерального азота к содержанию минерального фосфора, выраженных в микромолях) меньше 10, то первичная продукция лимитируется азотом, при N:P>17 – фосфором, при N:P=10–17 азотом и фосфором одновременно (Батян и др., 2009). Также критерием, позволяющим выявить лимитирующий фактор, является атомарное соотношение Редфилда (106C:16N:1P), согласно которому воды делятся на азот-лимитированные (N:P<16) и фосфор-лимитированные (N:P>16) (Redfield, 1958). Оценка лимитации биогенными элементами первичной продукции, проведенная нами на основе гидрохимических наблюдений за содержанием совокупности аммонийного, нитритного и нитратного азота по отношению к минеральному фосфору, показала, что основным биогенным, лимитирующим первичное продуцирование, в большинстве озер Крыма является фосфор (табл. 3), так как для них и атомарное и весовое соотношение N:P более 16. Полученные результаты соответствуют закону минимума Либиха, в соответствии с которым, определяющим является тот экологический фактор, который в наибольшей степени отклоняется от своего оптимального значения.

Статистическая обработка результатов экспедиционных съемок включала определение линейных и степенных зависимостей в регрессионных уравнениях между исследованными параметрами и величины достоверности их аппроксимации (R^2). При этом наблюдалась слабая взаимосвязь различных форм ртути с такими гидрохимическими показателями, как pH, S (‰) и T (°C). При степенном характере взаимосвязи наибольшая величина достоверности аппроксимации ($R^2=0,906$) была выявлена между суммой минеральных форм азота (NO_2^- , NO_3^{2-} , NH_4^+) и коэффициентом накопления ртути *Artemia* (табл. 4). Также установлена высокая достоверность аппроксимации степенной функцией взаимосвязи между взвешенной формой ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$) и PO_4^{3-} ($R^2=0,710$). Линейный характер взаимосвязи с высоким значением ($R^2=0,858$) наблюдался между растворенной формой

ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$) и PO_4^{3-} , и, согласно литературным данным, токсичность часто коррелирует с содержанием фосфатов (Мур, Рамамурти, 1987).

Таблица 4

Результаты корреляционного анализа абиотических и биотических компонентов соленых озер Крыма

Анализируемые параметры, между которыми устанавливалась взаимосвязь	Величина достоверности аппроксимации	
	линейная	степенная
1	2	3
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), растворенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -0,141x + 316,7$ $R^2=0,054$	$y = 388,7x^{-0,05}$ $R^2=0,018$
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -1,506x + 579,8$ $R^2=0,081$	-
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$)	$y = 0,069x - 94,56$ $R^2=0,822$	-
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), коэффициент накопления (K_n) ртути взвесью	$y = 0,009x - 94,56$ $R^2=0,822$	-
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), рН	$y = -1\text{E}-05x - 7,846$ $R^2=2\text{E}-05$	-
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), NO_2^- , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$	$y = -0,180x - 134,6$ $R^2=0,04$	-
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), NO_3^{2-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$	$y = -6,206x + 4426$ $R^2=0,036$	-
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), NH_4^+ , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$	$y = -2,039x + 2292$ $R^2=0,04$	$y = 66,88x^{1,656}$ $R^2=0,584$
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), PO_4^{3-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$	$y = -0,989x + 831,9$ $R^2=0,032$	-
Первичная продукция ($\text{мгС}/\text{м}^3/\text{сут}$), Si, $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$	$y = 3,677x - 2780$ $R^2=0,232$	$y = 637,0x^{0,955}$ $R^2=0,622$
рН, растворенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -0,002x + 8,222$ $R^2=0,071$	$y = 9,687x^{-0,04}$ $R^2=0,038$
рН, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = 0,009x - 5,143$ $R^2=0,472$	$y = 1,279x^{0,319}$ $R^2=0,42$
рН, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$)	$y = 9\text{E}-06x + 7,814$ $R^2=0,002$	$y = 6,945x^{0,016}$ $R^2=0,082$
NO_2^- , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, растворенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -0,012x + 111,5$ $R^2=2\text{E}-05$	-
NO_2^- , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = 3,334x + 864,7$ $R^2=0,493$	-
NO_2^- , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$)	$y = -0,014x + 156,7$ $R^2=0,041$	-
NO_3^{2-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, растворенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -13,31x + 5867$ $R^2=0,016$	$y = 9,389x^{0,755}$ $R^2=0,026$
NO_3^{2-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = 125x - 32968$ $R^2=0,529$	$y = 7\text{E}-15x^{6,831}$ $R^2=0,415$
NO_3^{2-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$)	$y = -0,405x + 4920$ $R^2=0,026$	$y = 3429x^{-0,28}$ $R^2=0,055$
NH_4^+ , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, растворенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = 22,99x - 1977$ $R^2=0,496$	$y = 0,0x^{2,687}$ $R^2=0,508$
NH_4^+ , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -11,32x - 5316$ $R^2=0,044$	$y = 7\text{E}+10x^{-2,9}$ $R^2=0,113$
NH_4^+ , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$)	$y = -0,327x - 3105$ $R^2=0,175$	$y = 46460x^{-0,56}$ $R^2=0,339$
PO_4^{3-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, растворенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = 16,43x - 2154$ $R^2=0,858$	$y = 5\text{E}-06x^{3,324}$ $R^2=0,551$

Ртуть в абиотических и биотических компонентах экосистем соленых озер Крыма

PO_4^{3-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -4,767x - 2087$ $R^2=0,026$	$y = 3E-05x^{2,678}$ $R^2=0,068$
---	-------------------------------------	-------------------------------------

Продолжение табл. 4

1	2	3
PO_4^{3-} , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$)	$y = -0,157x - 1221$ $R^2=0,136$	$y = 14738x^{-0,97}$ $R^2=0,710$
Si , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, растворенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = 13,72x - 915,2$ $R^2=0,313$	$y = 5,507x^{1,205}$ $R^2=0,328$
Si , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = -22,99x + 10014$ $R^2=0,324$	$y = 1E+09x^{-2,34}$ $R^2=0,237$
Si , $\text{мкг}\times\text{л}^{-1}$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$)	$y = 0,219x - 2556$ $R^2=0,140$	$y = 5137x^{-0,09}$ $R^2=0,032$
$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^{2-} + \text{NH}_4^+$, S, %о воды	$y = 37,96x - 2277$ $R^2=0,242$	$y = 429,8x^{0,285}$ $R^2=0,077$
$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^{2-} + \text{NH}_4^+$, рН воды	$y = 10624x - 77806$ $R^2=0,677$	$y = 5E-08x^{11,8}$ $R^2=0,382$
$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^{2-} + \text{NH}_4^+$, взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$)	$y = 117,0x - 28516$ $R^2=0,453$	$y = 4E-06x^{3,514}$ $R^2=0,139$
$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^{2-} + \text{NH}_4^+$, K_n ртути взвесью	$y = -0,145x - 9109$ $R^2=0,118$	$y = 89496x^{-0,43}$ $R^2=0,238$
$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^{2-} + \text{NH}_4^+$, K_n ртути цистами и взрослыми особями артемий	$y = -0,029x - 242,7$ $R^2=0,770$	$y = 15067x^{-0,719}$ $R^2=0,906$

Содержание растворенной, взвешенной и общей (суммарной) форм ртути в воде изучаемых объектов представлено на рисунке 3.



Рис. 3. Содержание общей (суммарной) формы ртути в соленых озерах Крыма

В озерах Тобечикское и Акташское доминировала растворенная форма ртути. Полученные результаты показали (рис. 3), что наибольшая концентрация общей формы ртути с превышением ПДК ($500 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$ – для водоемов хозяйственно-питьевого и культурного водопользования) была в озерах Красном и Тобечикском. Данные результаты могут быть следствием того, что озеро Красное длительное время подвергалось антропогенному воздействию в результате работы Крымского содового завода, а озеро Тобечикское расположено в местах грязевого вулканизма Керченского полуострова, где, как

известно, установлена повышенная эманация ртути (Геология СССР, 1974), а в остальных озерах превалировала взвешенная форма ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$): Киятское, Кирлеутское, Красное, Бакальское, Джарылгач, Кызыл-Яр, Сасык-Сиваш. Делением концентрации взвешенной формы ртути ($\text{нг}\times\text{л}^{-1}$) на вес взвеси была получена удельная концентрация взвешенной формы ртути $C_{\text{взв}}$ ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$). Коэффициенты накопления (K_n) ртути взвесью рассчитывали по формуле:

$$K_n = C_{\text{взв}} / C_{\text{в}}, \quad (1)$$

где $C_{\text{взв}}$ ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$) и $C_{\text{в}}$ ($\text{нг}\times\text{мл}^{-1}$) – концентрация ртути во взвеси (на сухой вес) и концентрация растворенной ртути в воде (Поликарпов, 1964). Диапазон K_n (рис. 4), составил от 131 до 69444. Наименьшее значение K_n было отмечено для оз. Тобечикского, а наибольшее для оз. Кызыл-Яр.

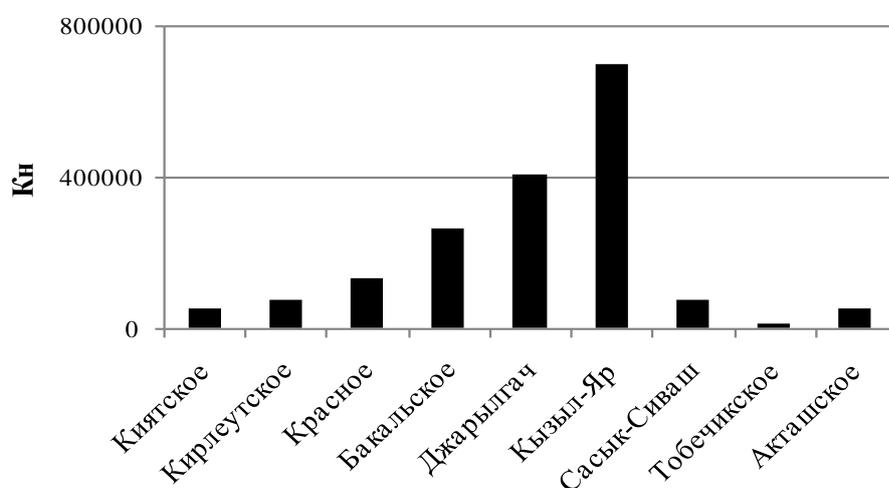


Рис. 4. Коэффициенты накопления ртути взвешенным веществом

Исходя из данных, представленных в табл. 5 и на рис. 3 и 5, также были рассчитаны, согласно выражению 2, коэффициенты накопления ртути гидробионтами, отобранными в экспедициях (цисты и взрослые особи *Artemia* sp. и *Polysiphonia* sp.):

$$K_n = C_z / C_{\text{в}}, \quad (2)$$

где C_z ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$ (сыр)) и $C_{\text{в}}$ ($\text{нг}\times\text{г}^{-1}$) – концентрация ртути в гидробионте (на сырой вес) и концентрация растворенной ртути в водной среде соответственно. Полученные значения K_n представлены в таблице 5.

Как известно, коэффициенты накопления на основе сырого веса отражают действительную роль живых гидробионтов в концентрировании химических элементов из водных растворов (Поликарпов, 1964). Наибольшее значение K_n отмечено у цист *Artemia* (290), а наименьшее ($K_n=16$) – у взрослых особей этого жаброногого рачка (табл. 5). Отмечено, что концентрации ртути во взрослых особях артемии, как и в водной растительности, были в 3,2–9,6 раз ниже, чем в цистах этого жаброногого рачка, независимо от уровня содержания ртути в воде. K_n ртути цистами был значительно выше, чем его значения для взрослых особей артемий и водных растений, и составлял 290 единиц. Это можно объяснить адсорбцией ртути защитной оболочкой цист, имеющей за счет малых

размеров относительно большую по сравнению с взрослыми артемиями удельную поверхность, активно сорбирующей этот токсикант.

Таблица 5

Концентрация и коэффициенты накопления (K_n) ртути в гидробионтах

Место отбора проб (название озера)	Наименование гидробионта	C_2 , $\text{нг} \times \text{г}^{-1}$ (сыр. вес)	K_n
Кирлеутское	Цисты <i>Artemia</i>	29,0	290,0
Бакальское	<i>Polysiphonia sp.</i>	7,6	47,5
Джарылгач	Взрослые особи <i>Artemia</i>	9,2	83,6
Акташское	Взрослые особи <i>Artemia</i>	3,2	16,0

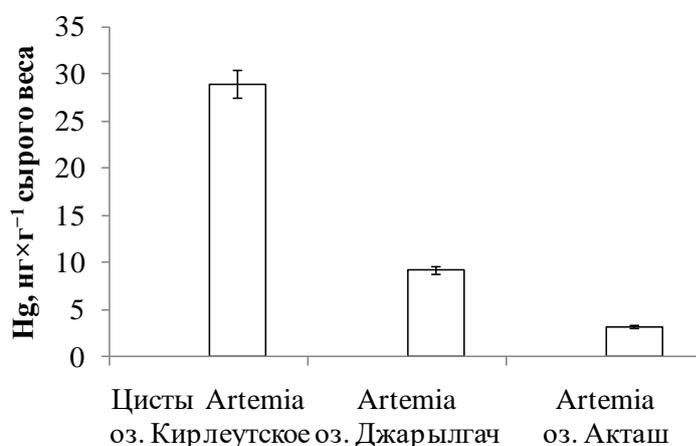


Рис. 5. Концентрации ртути в гидробионтах

Также нами были изучены донные осадки озер Кызыл-Яр, Чокрак, Тобечикского, Акташского (рис. 6). Содержание ртути в исследованных слоях донных отложений, разрезанных послойно (0–2 см), не превышало установленной степени загрязнения ($300 \text{нг} \times \text{г}^{-1}$) (Neue Niederlandische Liste, 3/95).

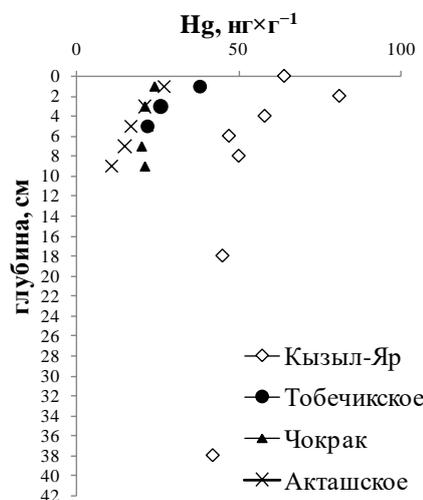


Рис. 6. Содержание ртути в донных отложениях озер Кызыл-Яр, Тобечикского, Чокрак и Акташского летом 2017 года

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований получены данные по содержанию ртути в соленых озерах Крыма в летний сезон: Киятское, Кирлеутское, Красное, Бакальское, Джарылгач, Кызыл-Яр, Сасык-Сиваш, Тобечикское, Акташское.

Определено, что общее содержание ртути (суммарно растворенная и взвешенная формы) в воде водоемов превышало ПДК ($500 \text{ нг} \times \text{л}^{-1}$ – для водоемов хозяйственно-питьевого и культурного водопользования) среди всех озер только в озерах Тобечикском и Красном. При этом в озере Тобечикском доминировала растворенная форма ртути.

Причиной повышенной концентрации ртути в озере Красном является длительное использование этого водоема в качестве накопителя-испарителя для Крымского содового завода. Озеро Тобечикское расположено в местах грязевого вулканизма Керченского полуострова, где, как известно, происходит повышенная эманация ртути (Геология СССР, 1974).

В воде остальных озер (Киятское, Кирлеутское, Красное, Бакальское, Джарылгач, Кызыл-Яр, Сасык-Сиваш) доминировала взвешенная форма ртути.

Распределение ртути в гидробионтах и донных отложениях имело следующий характер: наибольшее значение K_n определено у цист *Artemia*, а наименьшее – у взрослых особей *Artemia*. Содержание ртути в донных отложениях четырех озер (Кызыл-Яр, Тобечикское, Чокрак и Акташское) не превышало нормы ($300 \text{ нг} \times \text{г}^{-1}$).

Наблюдалась слабая взаимосвязь различных форм ртути с такими гидрохимическими показателями, как pH, S (‰) и T (°C). Согласно литературным данным, токсичность часто коррелирует с pH и содержанием фосфатов (Мур, Рамамурти, 1987). Высокая взаимосвязь, имеющая отрицательный степенной характер, выявлена нами между содержанием ртути во взвешенной форме и минеральной формой фосфора в воде ($R^2=0,710$). Определена наибольшая величина достоверности аппроксимации ($R^2=0,906$) степенной функцией отрицательной взаимосвязи между суммой минеральных форм азота (NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+) и коэффициентом накопления ртути цистами и взрослыми особями *Artemia*. Таким образом, минеральные формы азота и фосфора, являясь биогенными элементами, лимитируют первичное продуцирование в исследуемых водоемах, что, в свою очередь сказывается на перераспределении ртути в соленых озерах Крыма. Биогенные элементы: минеральные формы фосфора, азота, кремния обуславливают развитие взвешенного вещества (зоо- и фитопланктона), которое накапливает ртуть, способствует ее элиминации в донные отложения водоема. Таким образом, чем больше биогенов, тем больше взвешенного вещества, тем меньше ртути остается в воде исследуемых озер. Наши исследования показали, что основным биогеном, лимитировавшим первичное продуцирование летом 2017 года в большинстве озер Крыма, являлся фосфор.

Оценено, что в летний сезон 2017 года экологическое состояние соленых озер Крыма (Киятское, Кирлеутское, Красное, Бакальское, Джарылгач, Кызыл-Яр, Сасык-Сиваш, Тобечикское, Акташское, Чокрак) в отношении загрязнения ртутью компонентов их экосистем в целом являлось удовлетворительным. Исключение составляло озеро Красное, содержание ртути в водной среде которого превышало ПДК в 1,4 раза, что требует дополнительных мониторинговых исследований для возможного принятия необходимых мер по приведению экологического состояния озера в норму в отношении загрязнения ртутью.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела радиационной и химической биологии ИМБИ РАН им. А. О. Ковалевского: м. н. с. А. А. Короткову, вед. инж. И. Н. Мосейченко и вед. инж. Д. Б. Евтушенко за отбор проб для данных исследований в многочисленных сухопутных экспедициях на соленые озера Крыма.

Работа выполнена частично в рамках проекта РФФИ № 16-05-00134 «Биогеохимические процессы, определяющие радиохемоэкологическое и экотоксикологическое состояние соленых озер Крыма и возможности использования их биоресурсов», а также по теме государственного задания № АААА-А18-118020890090-2.

Список литературы

- Батян А. Н., Фрумин Г. Т., Базылев В. Н. Основы общей и экологической токсикологии: учебное пособие. – СПб.: СпецЛит, 2009. – 352 с.
- Геология СССР. Том VIII. Крым. Полезные ископаемые. – М.: Недра, 1974. – 208 с.
- Лапердина Т. Г. Определение ртути в природных водах. – Новосибирск: Наука, 2000. – 222 с.
- Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах: Контроль и оценка влияния. – М.: Мир, 1987. – 288 с.
- Озеро, его характеристики. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.grandars.ru/shkola/geografiya/ozero.html>. (дата обращения: 04.09.2018). Перечень предельно допустимых концентраций и ориентировочно безопасных уровней воздействия вредных веществ для воды рыбохозяйственных водоемов. – М.: Медикор, 1995. – 220 с.
- Поликарпов Г. Г. Радиоэкология морских организмов. – М.: Атомиздат, 1964. – 296 с.
- Руководство по методам химического анализа морских вод / [Под ред. С. Г. Орадовского]. – Л.: Гидрометеоздат, 1977. – 208 с.
- СанПиН 2.1.4.1074-01. Нормативы ПДК примесей в воде хозяйственного, питьевого и бытового назначения использования. – М., 2001. – 99 с.
- Химические показатели качества воды. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://studme.org/109737/ekologiya/himicheskie_pokazateli_kachestva_vody. (дата обращения: 04.09.2018).
- Холопов Ю. А. Тяжелые металлы как фактор экологической опасности: Методические указания к самостоятельной работе по экологии для студентов 3 курса дневной формы обучения. – Самара: СамГАСПИ, 2003. – 16 с.
- Шкала Чеддока. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://math.semestr.ru/corel/cheddok.php>. (дата обращения: 04.09.2018).
- Neue Niederlandische Liste // Altlasten Spektrum 3/95.
- Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment // American Scientist. – 1958. – Vol. 46, N 3. – P. 205–221.

Stetsiuk A. P., Popovichev V. N., Mirzoyeva N. Yu., Rodionova N. Yu., Bogdanova T. A. Mercury in abiotic and biotic components of the ecosystem of the salt lakes of the Crimea // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 47–57.

A study on the distribution of mercury concentration in various components of 9 saline lakes in the Crimea, depending on the hydrochemical parameters and the values of the primary production in the water of the studied reservoirs, was carried out. It was determined that mercury was predominantly in a dissolved form in the salt lakes of the Kerchenskaya group, which are in the areas of mud volcanism, while a suspended form of mercury prevailed in the water of the lakes of the Perekopskaya, Tarkhankutskaya and Evpatoriyskaya groups. A weak connection of various forms of mercury with such hydrochemical indicators as pH, S (‰) and T (°C) has been noted. An indirect relationship between biogenic elements and the content of mercury in the water of the studied reservoirs was revealed. Mineral forms of phosphorus, nitrogen and silicon caused the development of a suspended matter (zoo- and phytoplankton), which accumulated mercury, subsequently contributing to its elimination into the bottom sediments of the reservoirs. It was obtained that phosphorus was the main nutrient element, which limited the primary production in the summer of 2017 in most lakes of the Crimea. A reliable relationship between the sum of mineral forms of nitrogen (NO_2^- , NO_3^{2-} , NH_4^+) and the coefficient of mercury accumulation by cysts and adults of *Artemia* was determined. The total content of mercury (total dissolved and suspended form) in the water of the reservoirs exceeded the MPC ($500 \text{ ng} \times \text{l}^{-1}$ for water use and drinking water and cultural water use) only in the water of the Tobechnik and Krasnoe lakes. This was due to the use of the Lake Krasnoe by Crimean Soda Plant as an evaporative storage tank, while the concentration of mercury in the Tobechnik lake is associated with the natural factor of its location in the places of mud volcanism.

Key words: mercury, suspended matter, bottom sediments, salt lakes of the Crimea.

Поступила в редакцию 11.09.18

УДК 582.594.2:575.17

Генетический полиморфизм *Orchis militaris* L. и *O. simia* Lam. (Orchidaceae) на Кавказе и в Крыму

Андропова Е. В.¹, Филиппов Е. Г.²

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург, Россия
elena.andronova@mail.ru

²Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук
Екатеринбург, Россия
filorch@mail.ru

Изучены полиморфизм и генетическая структура популяций *Orchis militaris* и *O. simia*, произрастающих в Крыму и на Кавказе, с использованием аллозимного анализа 8 генных локусов (*PGI*, *NADHD*, *SKDH*, *GDH*, *PGM*, *DIA*, *ADH*, *IDH*). Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. militaris* варьировал от 12,5 % до 75 %. Наибольшее значение характерно для популяций из Краснодарского края. Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. simia* варьировал от 62 % до 75 %. Выявлены 2 локуса (*ADH* и *NADHD*), которые имеют специфичные аллели, по которым особи *O. militaris* и *O. simia* достоверно различаются. Полиморфизм по определенным аллелям локусов *PGI* и *IDH* в популяциях *O. militaris* и локусов *IDH* и *PGM* в популяциях *O. simia*, по-видимому, связан с межвидовой интрогрессивной гибридизацией, поскольку выявлен только в зоне совместного произрастания особей двух видов. Показатель генетической дифференциации между 4 популяциями *O. militaris* (*Fst*) в среднем составил 0,075, что в соответствии со шкалой оценки Райта (Хедрик, 2003) относится к средним значениям. Генетическая дифференциация между популяциями выражена в высокой степени по аллельному составу локуса *ADH* (*Fst*=0,241). По локусу *GDH* *Fst* составил 0,097, что соответствует среднему значению. Показатель генетической дифференциации между 3 популяциями *O. simia* (*Fst*) составил 0,071, что относится к средним значениям. Анализ генетических дистанций по Nei (1978) свидетельствует о незначительной географической дифференциации популяций *O. militaris* на большей части ареала и об обособлении популяций, произрастающих на Кавказе.

Ключевые слова: генетический полиморфизм, аллозимный анализ, *Orchis militaris*, *Orchis simia*.

ВВЕДЕНИЕ

Orchis militaris L. и *O. simia* Lam. являются редкими видами растений с широкими ареалами. Оба вида включены в Красную книгу РФ (2008). *Orchis militaris* имеет евроазиатский ареал (Вахрамеева и др., 2014). На территории России он охватывает южную часть лесной и лесостепной зон от Европейской части до Забайкалья. К северу и югу от основного ареала в Европейской части и в Якутии имеются также островные местонахождения. Меньшая часть ареала включает Большой Кавказ (Аверьянов, 2008). *Orchis simia* имеет древне-средиземноморский ареал (Вахрамеева и др., 2014). В России вид находится на северо-восточном пределе распространения, встречается только на Кавказе (Аверьянов, Литвинская, 2008) и в Крыму (Крайнюк и др., 2015).

Некоторые ботаники считают, что *O. militaris* L. имеет 2 подвида: *O. militaris* L. ssp. *militaris* и *O. militaris* ssp. *stevenii* (Rchb. f.) В. Baumann, H. Baumann, Lorenz et Peter (Kretzschmar et al., 2007; Куропаткин, Ефимов, 2014; Попкова, Фатерыга, 2015). Последний таксон описан с Кавказа и свое название получил по имени русского ботаника и энтомолога Христиана Стевена (1781–1863) (Kretzschmar et al., 2007).

В настоящее время нет однозначной трактовки статуса таксона *stevenii*. Ряд систематиков рассматривают его не как подвид, а в качестве самостоятельного вида *O. stevenii* Reichenb. fil., близкого к *O. militaris* (Аверьянов, 2006; Vakhrameeva, Torosyan, 2008). По мнению Л. В. Аверьянова (2006), *O. stevenii* занимает промежуточное положение между *O. militaris* и *O. simia* и, по всей вероятности, является их естественным стабилизированным гибридом. По мнению других исследователей, *O. stevenii* – близкий к *O. militaris* вид негибридогенного происхождения. Существует также мнение, что особи

O. stevenii очень сходны с гибридом *O. × beyrichii* A. Kern. (*O. militaris* × *O. simia*), что существенно затрудняет проблему различия таксонов в зоне их совместного произрастания (Куропаткин, Ефимов, 2014).

Существует несколько точек зрения по поводу распространения таксона *stevenii*. В одних источниках его ареал ограничивается только Кавказским регионом, при этом он представляется как изолированный от ареала типового подвида фрагмент, проходящий по территориям сопредельных с Россией государств и Турции (Kretzschmar et al., 2007). Однако в одной из последних сводок, касающихся рода *Orchis*, на основании анализа большого объема гербарного материала, собранного в России, был сделан вывод о том, что растения таксона *stevenii* встречаются также и в России, и не только на Кавказе, но также и на полуострове Крым (Куропаткин, Ефимов, 2014). Отмечено также, что, как правило, на Кавказе особи *stevenii* произрастают совместно с особями типового подвида (Аверьянов, 2006).

Целью работы являлось изучение полиморфизма популяций *Orchis militaris* и *O. simia*, произрастающих на Кавказе и на полуострове Крым по результатам аллозимного и морфологического анализов, для выявления роли гибридизации в формировании генетического полиморфизма и изучения влияния таксонов друг на друга в зоне их совместного произрастания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал собирали в естественных условиях произрастания изучаемых представителей рода. Полиморфизм оценивали по изменчивости частот аллелей 8 генных локусов: фосфоглюкоизомеразы (PGI, EC 5.3.1.9), NADH-дегидрогеназа (NADHD, EC 1.6.99.5), шикиматдегидрогеназа (SKDH, EC 1.1.1.25), глутаматдегидрогеназа (GDH, E.C.1.4.1.2), фосфоглюкомутаза (PGM, EC 5.4.2.2), диафораза (DIA, EC 1.6.4.3.), алкогольдегидрогеназа (ADH, EC 1.1.1.1), изоцитратдегидрогеназа (IDH, EC 1.1.1.42).

В ходе анализа было изучено 78 особей *O. militaris* из 4 популяций и 53 особи *O. simia* из 3 популяций. Местонахождения *O. militaris*: 1 – окрестности села Перевального, Крым; 2, 3 – окр. села Новомихайловки и села Джугба, Краснодарский край; 4 – окр. Кисловодска, гора Кабан, Ставропольский край. Местонахождения *O. simia*: 1 – окрестности села Скалистого, Крым; 2 – окрестности Абинска и станции Верхнебаканской, Краснодарский край.

Материалом для анализа служили листья генеративных побегов. Их собирали во время полевых исследований с 2010 по 2016 год. Свежие листья замораживали и хранили до анализа при -80 °С. Изоферментный анализ проводили с использованием электрофореза в пластинках полиакриламидного геля в трис-ЭДТА-боратном буфере. Экстракцию белков и электрофорез в полиакриламидном геле проводили согласно Shurkhal et al. (1992). Гистохимическое окрашивание ферментов осуществляли по общепринятым методикам (Murphy et al., 1990).

Проведена статистическая обработка данных аллозимного анализа. Статистические показатели полиморфизма – частоты аллелей, наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготности, F-коэффициенты (Райта), а также тест χ^2 для проверки равновесия Харди – Вайнберга, попарные сравнения популяций на основании дисперсионного анализа (AMOVA) и расчет генетических расстояний по Nei (1978) проведены с помощью программы GenAlEx, версия 6.4 (Peakall, Smouse, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ. Согласно наиболее полному описанию, имеющемуся в литературе (Kretzschmar et al., 2007), между *O. militaris* и таксоном *stevenii* существуют различия не только в строении соцветия, цветка и его органов (губы), но и в строении розетки листьев и самих листьев, а также считается, что особи последнего таксона более изящные и высокорослые. В проведенном исследовании мы учитывали все вышеуказанные признаки и не ограничивались только некоторыми из них.

Рисунки 1 и 2 демонстрируют высокую изменчивость как формы губы, так и строения соцветия во всех изученных популяциях. Расположение цветков может быть сближенным или разреженным, губа цветка может отходить вниз или вбок под разным углом.



Рис. 1. Общий вид губы цветков особей из разных регионов Краснодарский край: Джугба (а), Новомихаловка (б); Ставропольский край (в); Крым (г); Иркутская область (д). Масштабная линейка 1 см.

Растения из Крыма имели более узкую среднюю часть губы и более узкие доли губы, более рыхлое и длинное соцветие (рис. 1, 2), боковое отхождение губы цветков, то есть признаки, характерные для таксона *stevanii*. Однако все растения в изученной популяции имели большее число листьев в розетке и листья более крупных размеров (рис. 3), то есть признаки, характерные для особей типового варианта. Ни одной особи, которая бы имела сразу все описанные для *stevanii* признаки, выявлено не было.



Рис. 2. Строение соцветий (или их частей) особей из популяций Краснодарского края (1, 2), Ставропольского края (3–5), Ленинградской обл. (6) и Крыма (7, 8)



Рис. 3. Общий вид цветущих растений из Краснодарского края (1, 2), Ставропольского края (3, 4), Крыма (5) и Ленинградской области (6)

Растения из Ставропольского края имели меньшее число листьев в розетке и более мелкие листья, то есть по признакам строения розетки листьев и размерам листьев соответствовали таксону *stevenii* (рис. 3). Однако по строению цветка, строению губы большая часть изученных особей соответствовала типовому варианту. В этой популяции

отмечены также признаки «рыхлое соцветие» и «узкие боковые доли губы», характерные для *stevenii*, но у данных растений не выявлен признак «боковое отхождение губы», губа цветка была всегда повернута вниз (рис. 2). Кроме того, средняя доля губы цветков у всех изученных особей была короткая, как и у типового варианта (рис. 1). Здесь так же, как и в популяции из Крыма, мы не выявили ни одного растения, сочетающего в себе все признаки, описанные для таксона *stevenii*.

В двух популяциях с побережья Краснодарского края также были отмечены признаки, характерные и для типового варианта и для таксона *stevenii*, которые встречались в разных комбинациях у разных особей. В целом, в этих популяциях, в отличие от популяций из Крыма и Ставропольского края, было обнаружено большинство описанных для таксона *stevenii* признаков, но они никогда не встречались у одной особи. Таким образом, если использовать полный набор морфологических признаков, описанных для *stevenii* (Kretzschmar et al., 2007), можно сделать заключение, что все изученные популяции имеют промежуточное положение, они не относятся ни к типовому таксону, ни к таксону *stevenii*. Если же сузить набор признаков и ограничиться только признаками строения соцветия, цветка и его органов (см. Куропаткин, Ефимов, 2014), то популяция из Крыма может быть полностью отнесена к таксону *stevenii*, а популяция из Ставропольского края полностью отнесена к типовому таксону. Две популяции из Краснодарского края, где совместно произрастают растения и типового таксона, и таксона *stevenii*, имеют промежуточное положение.

В местах совместного произрастания двух видов (местонахождения Краснодарского края и Крыма) встречались гибриды *O. militaris* × *O. simia*, имеющие промежуточные признаки. Особенно многочисленными гибриды были выявлены в окр. села Перевального в Крыму. По-видимому, в данном местонахождении они не являются редкими, так как сведения о них приведены и в работе Кипкаевой и др. (2018).

В месте сбора материала по *O. militaris* в Ставропольском крае особи *O. simia* и гибриды не были обнаружены.

Аллозимный анализ. 7 локусов оказались полиморфными для изученной выборки особей *O. militaris*, 1 локус (*DIA-1*) был гомозиготным. Для *O. simia* полиморфными были 7 локусов, 1 локус (*SKDH*) оказался гомозиготным.

Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. militaris* варьировал от 12,5 % (Крым) до 75 % (Краснодарский край). Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. simia* варьировал от 62 % (Крым и окр. ст. Верхнебаканская) до 75 % (окр. Абинска).

У особей двух видов – *O. militaris* и *O. simia* – в 8 локусах было обнаружено 38 аллелей. Наиболее полиморфным оказался локус *PGM*, в нем были выявлено 8 разных аллелей. В локусах *PGI* и *IDH* обнаружено по 5 аллелей, в *DIA*, *NADHD*, *ADH* и *GDH* по 4 аллеля, в *SKDH* – 3 аллеля.

Выявлено 2 локуса, которые имеют специфичные аллели, по которым особи *O. militaris* и *O. simia* достоверно различаются. В локусе *ADH* обнаружено 4 таксонспецифичных аллеля (по 2 для каждого вида) и в *NADHD* – 2 специфичных аллеля.

Основные аллели в локусах *PGI*, *SKDH* и *DIA* были одинаковые для разных видов, а в остальных 3 локусах они различались. Однако таксонспецифичность аллельной структуры в последней группе локусов не прослеживается.

Аллозимный анализ не выявил в выборках *O. militaris* и *O. simia* из популяций с Кавказа и Крыма ни одного гибрида первого поколения. Это значит, что гибридные особи имеют четкие характерные признаки и мы смогли их отличить от растений изучаемых видов.

Полиморфизм по определенным аллелям 2 локусов (аллель № 3 локуса *PGI*, аллели № 2 и 4 локуса *IDH*), выявленный в популяциях *O. militaris* Краснодарского края, и 2 локусов (аллель № 3 локуса *IDH* и аллель № 4 локуса *PGM*), выявленный в популяциях *O. simia*, по-видимому, связан с межвидовой интрогрессивной гибридизацией между *O. militaris* и *O. simia*, поскольку выявлен только в зоне совместного произрастания особей двух видов. В вышеуказанных локусах имеют место гетерозиготы по специфичным аллелям и для *O. militaris*, и для *O. simia*.

В популяции *O. militaris* из Ставропольского края полиморфизм локусов *PGI*, *SKDH* и *PGM* нельзя объяснить межвидовой гибридизацией. Обнаруженные в полиморфных локусах

аллели или совсем не встречались у *O. simia*, или же не были таксонспецифичными, так как обнаружены не только у особей *O. simia* и *O. militaris* с Кавказа, но и у особей последнего таксона из популяций Иркутской области и европейской части России (Филиппов, Андропова, 2017).

Как показал тест χ^2 , практически все популяции *O. militaris* находятся в равновесном состоянии по Харди – Вайнбергу. Только в одной из популяций (Джугба, Краснодарский край) выявлено неравновесное состояние по двум локусам: *IDH* и *ADH*. По одному из этих локусов (*IDH*) имеется существенный (при $P < 0,001$) избыток гомозигот (индекс фиксации $F = 0,296$). По локусу *ADH* имеет место существенный (при $P < 0,05$) избыток гетерозигот ($F = -0,419$). При анализе генотипов в выборке из данной популяции оказалось, что 2 особи имеют явные признаки интрогрессии со стороны *O. simia*. В локусе *IDH* были выявлены гетерозиготы по аллелям специфичным и для *O. simia* и для *O. militaris*.

В изученных популяциях *O. simia* из Краснодарского края имело место неравновесное состояние по 1 или 3 локусам. В популяции из окрестностей Абинска наблюдался существенный (при $P < 0,001$) избыток гомозигот ($F = 0,467$), в популяции из Новороссийского района имелось неравновесие по 3 локусам. По *NADHD* наблюдался существенный (при $P < 0,01$) избыток гомозигот ($F = 0,645$), по *PGI* – существенный (при $P < 0,05$) избыток гетерозигот ($F = -0,138$), по *GDH* – существенный (при $P < 0,05$) избыток гомозигот ($F = 0,457$).

Популяция *O. simia* в Крыму находится в равновесии по Харди – Вайнбергу.

Проведена оценка подразделенности популяций с помощью F -коэффициентов Райта (Хедрик, 2003). Показатель генетической дифференциации между 4 популяциями *O. militaris* (F_{st}) в среднем составил 0,075, что в соответствии со шкалой оценки Райта (Хедрик, 2003) относится к средним значениям. По локусу *ADH* F_{st} равнялся 0,241, что свидетельствует о высокой степени генетической дифференциации между популяциями по аллельному составу этого локуса. По локусу *GDH* F_{st} составил 0,097, он относится к средним значениям. По аллельному составу остальных локусов генетическая дифференциация между популяциями выражена слабо.

Показатель генетической дифференциации между 3 популяциями *O. simia* (F_{st}) в среднем составил 0,071, что в соответствии со шкалой оценки Райта (Хедрик, 2003) относится к средним значениям. По локусу *IDH* F_{st} равнялся 0,156, что свидетельствует о высокой степени генетической дифференциации между популяциями по аллельному составу этого локуса. По локусам *GDH* и *PGI* F_{st} относится к средним значениям. Генетическая дифференциация между популяциями по аллельному составу остальных локусов выражена слабо.

Дисперсионный анализ варьирования частот аллелей (AMOVA) у *O. militaris* показал, что наиболее существенные различия имеют место на индивидуальном уровне (73 %, $d. f. = 78$), чем межпопуляционном (15 %, $d. f. = 3$). Дисперсионный анализ варьирования частот генотипов указывает на то, что различия имеют место внутри популяций (77 %, $d. f. = 74$).

Дисперсионный анализ варьирования частот аллелей (AMOVA) у *O. simia* показал, что наиболее существенные различия имеют место на индивидуальном уровне (77 %, $d. f. = 53$), чем на межпопуляционном (11 %, $d. f. = 2$). Дисперсионный анализ варьирования частот генотипов указывает на то, что различия в большей степени отражают внутривидовую изменчивость (82 %, $d. f. = 53$).

На основании частот аллелей были вычислены генетические дистанции по Nei (1978) для изученных популяций с Кавказа и из Крыма (таблица 1). Результаты показывают, что популяции *O. simia* и *O. militaris* делятся на 2 группы, то есть имеется четко выраженная генетическая дифференциация видов в зоне их совместного произрастания на Кавказе и в Крыму. В группе популяций *O. simia* между популяцией из Крыма и популяциями с Кавказа имеются существенные различия. В случае *O. militaris* наибольшие различия наблюдаются между популяцией из Крыма и популяцией из Ставропольского края. Две популяции из Краснодарского края имеют сходство и с популяцией из Ставропольского края, и с популяцией из Крыма. Таким образом, они занимают промежуточное положение и по данным морфологического исследования, и по результатам аллозимного анализа.

Таблица 1

Несмещаемые генетические дистанции по Nei (1978) между изученными популяциями
Orchis militaris и *O. simia*

<i>O. simia</i> Скалистое, Крым	<i>O. simia</i> Абинск	<i>O. simia</i> Верхнебаканская	<i>O. militaris</i> Джугба	<i>O. militaris</i> Новомихайловка	<i>O. militaris</i> Перевальное, Крым	<i>O. militaris</i> гора Кабан	
0,000							<i>O. simia</i> Скалистое, Крым
0,086	0,000						<i>O. simia</i> Абинск, Краснодарский край
0,049	0,018	0,000					<i>O. simia</i> Верхнебаканская, Краснодарский край
0,814	0,677	0,765	0,000				<i>O. militaris</i> Джугба, Краснодарский край
0,888	0,754	0,820	0,000	0,000			<i>O. militaris</i> Новомихайловка, Краснодарский край
0,900	0,775	0,858	0,016	0,022	0,000		<i>O. militaris</i> Перевальное, Крым
0,958	0,828	0,915	0,013	0,006	0,041	0,000	<i>O. militaris</i> Гора Кабан, Ставропольский край

Кластерный анализ на основании генетических дистанций по Nei (1978) с включением всех 15 изученных к настоящему времени популяций *O. militaris* показал, что популяции с Кавказа отделяются от всех остальных и образуют отдельную группу. Популяция из Крыма объединяется вместе с популяциями из Башкортостана и входит в группу популяций из основной некавказской части ареала (рис. 4). Данные аллозимного анализа 15 популяций *O. militaris* свидетельствуют о географической дифференциации популяций, в основном по различию аллельного состава локуса *ADH*. Если в выборке из 4 популяций из Крыма и с Кавказа генетическая дифференциация популяций по аллельному составу данного локуса составляла 24 %, то есть была высокой, то в случае анализа выборок из 15 популяций она достигает 63 %, то есть приобретает очень высокое значение (Филиппов, Андропова, неопубл.). Это связано с тем, что в выборке присутствуют популяции, дифференцированные по разным аллелям локуса *ADH*. В основной части ареала большая часть популяций оказалась дифференцирована по одному аллелю, а популяция из Ставропольского края – по другому аллелю этого локуса (рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из результатов проведенного исследования, можно сделать заключение о высоком внутривидовом полиморфизме и о существовании географической дифференциации локальных популяций *O. militaris* на территории России. Морфологические отличия растений с Кавказа и из Крыма нельзя считать достаточными для отнесения их к самостоятельному таксону видового ранга.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России». Авторы признательны Шильникову Д. С. и Назарову В. В. за помощь при проведении полевых исследований на полуострове Крым и в Ставропольском крае.

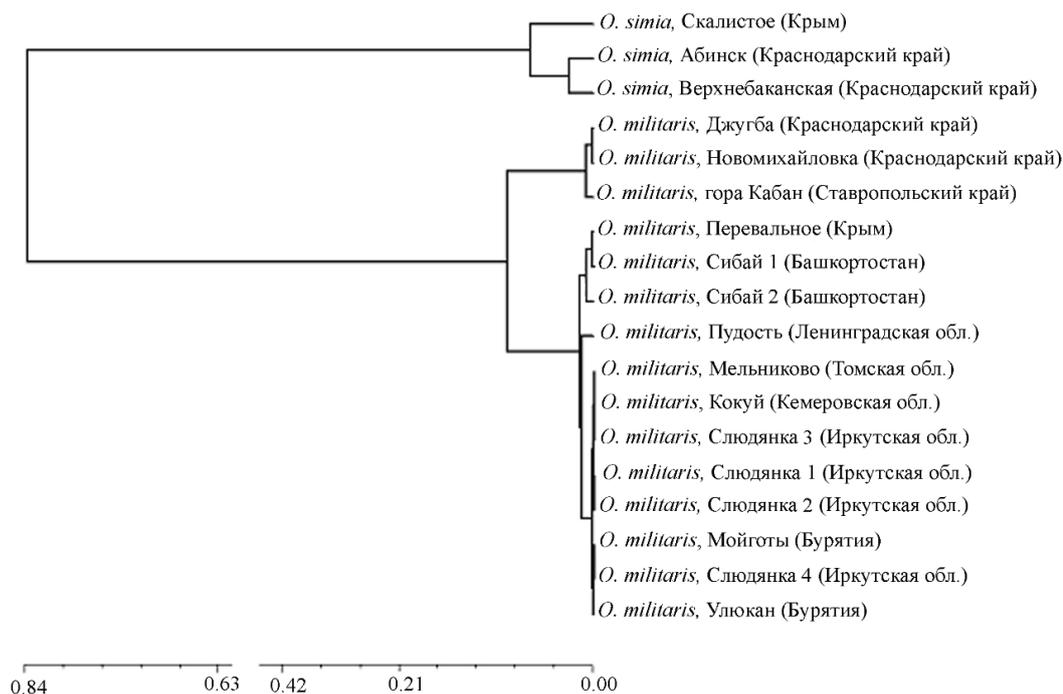


Рис. 4. UPGMA дендрограмма на основании генетических расстояний D (Nei, 1978) по данным частот аллелей 8 генных локусов для изученных популяций *Orchis militaris* и *O. simia* (по Филиппов, Андропова, 2017)

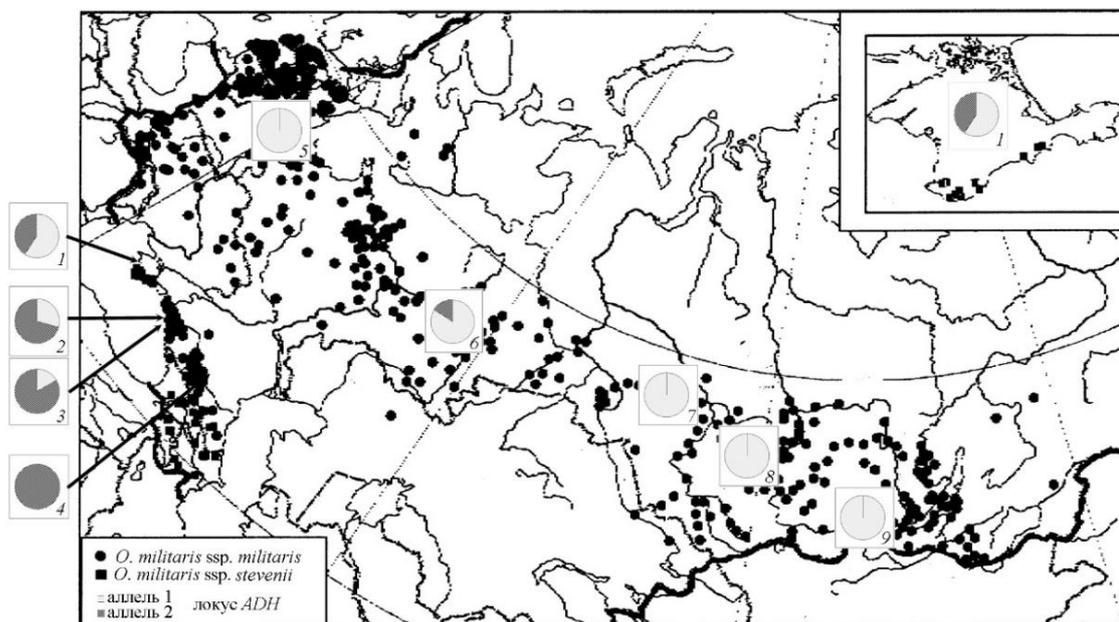


Рис. 5. Доля разных аллелей в локусе ADH в выборках *Orchis militaris* из различных местонахождений

1 – окр. села Перевального, Крым; 2 – окр. села Джугба, Краснодарский край; 3 – окр. села Новомихайловки, Краснодарский край; 4 – окр. Кисловодска, гора Кабан, Ставропольский край; 5 – Пудость, Ленинградская обл.; 6 – Сибай, Башкортостан; 7 – Мельниково, Томская обл.; 8 – Кокуй, Кемеровская обл.; 9 – Слюдянка, Иркутская обл. Точечная карта местонахождений по: Куропаткин, Ефимов (2014).

Список литературы

- Аверьянов Л. В. Fam. Orchidaceae Juss. / Конспект флоры Кавказа [ред. А. Л. Тахтаджян]. – СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2006. – Т. 2. – С. 84–101.
- Аверьянов Л. В. Ятрышник шлемоносный / Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Министерство природных ресурсов и экологии РФ и Росприроднадзора. – М. – 2008. – С. 399–400.
- Аверьянов Л. В., Литвинская С. А. Ятрышник обезьяний. В кн.: Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Министерство природных ресурсов и экологии РФ и Росприроднадзора. – М., 2008. – С. 407–408.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина И. В., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
- Кипкаева А. В., Иванов С. П., Свольнский А. Д. Особенности антропоэкологии ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) (Orchidaceae) в Предгорной зоне Крыма. Сообщение I. Пространственное распределение, филлотаксис соцветий, фенология цветения // Экосистемы. – 2018. – Выпуск 14 (44). – С. 51–65.
- Крайнюк Е. С., Вахрушева Л. П., Попкова Л. Л. Ятрышник обезьяний / Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли, грибы [отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ООО «ИТ «Ариал», 2015. – С. 151.
- Куропаткин В. В., Ефимов П. Г. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Бот. журн. – 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.
- Попкова Л. Л., Фатерыга А. В. Ятрышник Стевена / Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли, грибы [отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ООО «ИТ «Ариал», 2015. – С. 146.
- Филиппов Е. Г., Андропова Е. В. Некоторые особенности генетической дифференциации популяций *Orchis militaris* L. по данным аллозимного анализа // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XVI международной научно-практической конференции (5–8 июня 2017 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2017. – С. 272–274.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. – М.: Техносфера, 2003. – 588 с.
- Kretzschmar H., Eccarius W., Dietrich H. The Orchid genera. *Anacamptis*, *Orchis*, *Neotinea*. – Bärnbühl: Echinomedia Verlag Dr. Kerstin Ramm, 2007. – 535 p.
- Murphy R. W., Sites J. W., Buth D. G., Haufler C. H. Proteins I: Isozyme Electrophoresis / Molecular Systematics [Eds D.M. Hillis, C. Moritz]. – Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, Inc. Publ., 1990. – P. 45–126.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.
- Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 6. – P. 288–295.
- Shurkhal A. V., Podogas A. V., Zhivotovsky L. A. Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // Silvae Genetica. – 1992. – Vol. 41. – P. 105–109.
- Vakhrameeva M. G., Torosyan G. K. *Orchis stevenii* / Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR) [eds. M. G. Vakhrameeva, I. V. Tatarenko, T. I. Varlygina et al.]. – Ruggell, Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2008. – P. 331–332.

Andronova E. V., Filippov E. G. Genetic polymorphism of *Orchis militaris* L. and *O. simia* Lam. (Orchidaceae) in the Caucasus and in the Crimea // Экосистемы. 2018. Iss. 16 (46). P. 58–67.

Polymorphism and genetic structure of populations *Orchis militaris* and *O. simia*, in the Crimea and in the Caucasus, with the use of allozyme analysis of 8 genetic loci (*PGI*, *NADHD*, *SKDH*, *GDH*, *PGM*, *DIA*, *ADH*, *IDH*) is studied. The percentage of polymorphic loci in different populations of *O. militaris* ranged from 12.5 % to 75 %. The greatest value is characteristic for the populations from the Krasnodar region. The percentage of polymorphic loci in different populations of *O. simia* varied from 62 % to 75 %. Two loci (*ADH* and *NADHD*) were identified, which have the taxon-specific alleles, in which *O. militaris* and *O. simia* individuals differ significantly. The polymorphism of certain alleles at the loci *IDH* and *PGI* in populations of *O. militaris* and the *IDH* and *PGM* loci in populations of *O. simia*, apparently, is associated with interspecific introgressive hybridization, as revealed only in the area of joint growth of individuals of two species. The genetic differentiation index between 4 populations of *O. militaris* (*Fst*) averaged 0,075, which according to the Wright scale of assessment (Hedrick, 2003) is mean value. Genetic differentiation between populations is expressed to a high degree by the allelic composition of the *ADH* locus (*Fst*=0.241). At loci *GDH* *Fst* comprised 0.097, that it corresponds to average value. The genetic differentiation index between the 3 populations of *O. simia* (*Fst*) was 0.071, which refers to the mean values. The analysis of genetic distances according to Nei (1978) testifies to insignificant geographical differentiation of *O. militaris* populations on the most part of an area and to isolation of the populations growing in the Caucasus.

Kew words: genetic polymorphism, allozyme analysis, *Orchis militaris*, *Orchis simia*.

Поступила в редакцию 29.10.18

УДК 582.594.2 (477.75)

Оценка стратегий жизни орхидных, произрастающих на территории горного массива Кизилташ (Крым)

Летухова В. Ю., Потапенко И. Л.

Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
letukhova@gmail.com

В статье обсуждаются различные проявления стратегий жизни орхидных, произрастающих на территории урочища Кизилташ (Юго-Восточный Крым). Популяционные исследования орхидных проводили с 2011 по 2017 год на двух маршрутах (длиной 1,5 км и шириной 10 м). Была подсчитана численность ценопопуляций, установлена пространственная структура, определены жизненность и размерная пластичность особей. Установлено, что *Orchis purpurea* обладает комбинированной CS-стратегией развития, *Anacamptis pyramidalis* и *Cephalanthera damasonium* – SR-стратегией, а такие виды, как *Epipactis helleborine*, *Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis punctulata*, *Orchis simia*, *Orchis tridentata*, и *Platanthera chlorantha*, проявляют жизненную стратегию пациентов (S-стратегия).

Ключевые слова: стратегии жизни, орхидные, Кизилташ, Юго-Восточный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Для понимания причин редкости того или иного вида важное значение имеет изучение так называемых стратегий жизни, то есть комплексов эволюционно возникших адаптивных признаков, обеспечивающих растению возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в экосистеме, выживать и поддерживать стабильность популяций (Работнов, 1975; Чадаева, Шхагапсоев, 2016). В настоящее время наибольшее распространение получила система стратегий жизни Раменского-Грайма, согласно которой виды дифференцируются на три первичные типы стратегий: виоленты, или конкуренты (С), пациенты, или стресс-толеранты (S), и эксплеренты, или рудералы (R) (Grime, 1977; Миркин и др., 2001).

Горный массив Кизилташ расположен в Юго-Восточном Крыму, севернее п. Краснокаменка и западнее п. Щebetовка. Эта территория входит в состав Главной гряды Крымских гор и имеет площадь около 15 км². Наивысшая точка Кизилташа – г. Сандык-Кая (около 700 м), другие вершины имеют следующие высоты: г. Гондарлы-Кая и Курбан-Кая – 590 м, г. Сочарикон-Кая – 360 м. Несмотря на близость населенных пунктов, живописный ландшафт и своеобразные природные условия, изучение флоры и фауны этого региона начато относительно недавно (в начале XXI века), и до сих пор этот уникальный уголок природы не наделен никаким охранным статусом. Связано это главным образом с тем, что до 1992 года здесь находилась военная часть со строгим режимом охраны, поэтому доступ научных исследователей сюда был ограничен. Тем не менее район очень интересен богатством видового состава и наличием большого количества эндемичных и редких охраняемых видов. Список флоры насчитывает 754 вида, в том числе 48 эндемичных видов флоры Крыма и 82 охраняемых вида (Шатко, Миронова, 2008).

С 2011 года на территории Кизилташа ведется мониторинг популяций видов семейства Orchidaceae. Первые три года исследования носили рекогносцировочный характер, с 2014 года начаты популяционные исследования орхидных с определением их численности, возрастного состава, жизненности. Поскольку все виды орхидных занесены в Красную книгу, очень актуальными являются исследования современного состояния их популяций и выявления возможных причин сокращения численности.

Цель данной работы – изучить характер ответной реакции растений семейства Orchidaceae на негативные факторы и на основании этого определить тип экологи-

ценотической стратегии видов на территории природного комплекса Кизилташ. Объектами исследований стали 11 видов орхидных: *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch, *Limodorum abortivum* (L.) Sw, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchis punctulata* Stev. ex Lindl., *Orchis purpurea* Huds., *Orchis simia* Lam., *Orchis tridentata* Scop., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мониторинг орхидных проводили на двух маршрутах длиной около 1,5 км и шириной 10 м. Ежегодно осуществляли один проход по маршруту № 1 и два прохода (для учета позднецветущих орхидных) по маршруту № 2. В 2015 году второй раз пройти по маршруту не удалось, поэтому данные по численности позднецветущих растений отсутствуют. Численность орхидных определяли пересчетом всех растений с учетом их онтогенетических состояний. В качестве учетной единицы считали надземный побег. У цветущих растений измеряли их биоморфологические параметры: высоту растений, число листьев, длину и ширину первого и второго листа, длину соцветия, число цветков. Жизненность особей оценивали по индексу виталитета (IVC), который определяется по размерному спектру особей в популяции. При этом для оценки виталитета особей была использована следующая формула (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004):

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N},$$

где X_i – значение i -того признака в ценопопуляции, \bar{X}_i – среднее значение i -того признака для всей ценопопуляции (при мониторинге одной ценопопуляции – среднее значение для всех лет наблюдения), N – число признаков.

Индекс размерной пластичности рассчитывали по формуле: $ISP = IVC_{\max} / IVC_{\min}$. (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

Описание маршрутов и природные условия горного массива Кизилташ. Маршрут № 1 начинается у подножия горы Горданлы-Кая и продолжается к ее вершине. Проходит преимущественно по дубово-грабовому лесу. В древесном ярусе доминируют *Carpinus orientalis* Mill., *Quercus pubescens* Willd., *Fraxinus excelsior* L. Кроме того, здесь также отмечены: *Cornus mas* L., *Juniperus oxycedrus* L., *Acer campestre* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz и в конце маршрута *Juniperus excelsa* Bieb. В кустарниковом ярусе единично присутствует *Euonymus verrucosa* Scop. Травянистый ярус выражен очень слабо, его проективное покрытие не превышает 10–20 %. В первой части маршрута из травянистых видов отмечены: *Carex hallerana* Asso, *Euphorbia amygdaloides* L., *Arabis sagittata* (Bertol.) DC., *Dictamnus gymnostylis* Stev., *Galium mollugo* L., *Hippocrepis emeroideis* (Boiss.&Spruner) Czerep. В средней части маршрута к вышеперечисленным видам добавляются: *Paenonia daurica* Andr., *Piptatherum holciforme* (Bieb.) Roem. et Schult., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Vincetoxicum scandens* Somm. et Levier, *Clinopodium vulgare* L., *Lapsana intermedia* Bieb., *Polygonatum hirtum* (Vocs ex Poir.) Pursh. Ближе к вершине в конце маршрута отмечены *Salvia tomentosa* Mill. и *Echinops sphaerocephalus* L. В весенней синузии представлены *Galanthus plicatus* Bieb., *Primula acaulis* (L.) L., *Viola alba* Bess., *Dentaria quinquefolia* Bieb. Заканчивается маршрут реликтовыми можжевельниковыми редколесьями из *Juniperus excelsa* Bieb. и *Juniperus oxycedrus* L.

Маршрут № 2 полностью повторяет тропу в Кизилташский Свято-Стефано-Сурожский монастырь, поэтому его начало отмечено соответствующим указателем. Так же, как и маршрут № 1, тропа проходит по дубово-грабовому лесу с тем же составом древесного яруса. Отличительной особенностью травянистого яруса является преобладание в его составе *Carex divulsa* Stokes и *Piptatherum holciforme* (Bieb.) Roem. et Schult. Кроме того,

здесь также отмечены: *Lapsana intermedia* Bieb., *Dictamnus gymnostylis* Stev., *Galium mollugo* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Campanula taurica* Juz. В целом, проективное покрытие травянистого яруса на этом участке составляет 15–20 %. Открытые участки тропы приурочены к выходам скальных пород, поэтому в составе травянистого яруса доминируют сообщества петрофитных степей (с проективным покрытием травянистого яруса до 50 %). В их составе были отмечены следующие виды: *Festuca valesiaca* Gaudin., *Cleistogenes serotina* (L.) Keng, *Salvia tomentosa* Mill., *Teucrium chamaedrys* L., *Teucrium polium* L., *Melampyrum arvense* L., *Thymus tauricus* Klok. et Shost., *Asphodeline taurica* (Pall. ex Bieb.) Kunth, *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) DC. В древесном ярусе здесь начинает доминировать *Juniperus oxycedrus* L., кроме того, также встречаются: *Carpinus orientalis* Mill., *Quercus pubescens* Willd., *Cotinus coggygia* Scop., *Cotoneaster tauricus* Pojark., *Juniperus excelsa* Bieb. Несколько раз тропа спускается в глубокую балку, и тогда в древесном ярусе появляется *Tilia begoniifolia* Stev., а в травянистом ярусе – *Hedera helix* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Physospermum cornubiense* (L.) DC.

Климатические характеристики были взяты из ближайшего от района исследований пункта наблюдений – ландшафтно-экологического стационара Карадагского природного заповедника (данные Летописи природы). Они показали, что на протяжении 2013–2017 годов среднесуточные температуры воздуха по годам отличались незначительно (табл. 1). Значительные отличия были выявлены в количестве выпавших осадков, так, наиболее влажным годом оказался 2016 (618,7 мм), наименее влажным – 2013 год (374,9 мм). При этом важное значение имеют осадки, выпавшие весной (в период цветения орхидных) и летом (в период закладки почек будущего года). По этим показателям наиболее влажным также оказался 2016 год, наименьшее количество осадков весной выпало в 2013 году (33,9 мм), летом – в 2015 (83,9 мм).

Таблица 1

Климатические данные из ближайшего метеорологического пункта наблюдений

Год	Климатические характеристики					
	Среднесуточная температура, °С			Осадки, мм		
	годовая	весна	лето	годовая	весна	лето
2013	13,0	12,2	23,9	374,9	33,9	183,6
2014	12,9	12,2	23,7	515,3	37,9	228,2
2015	13,1	10,4	23,7	446,5	115,4	83,9
2016	12,5	11,7	24,1	618,7	153,8	262,6
2017	12,8	11,0	23,5	389,3	136,1	84,8

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на территории Кизилташа отмечен 21 вид орхидных, что составляет 42 % орхидных Крыма (Шатко, Миронова, 2008; Ена, 2012). На двух маршрутах за все годы наблюдения нами было обнаружено 11 видов орхидных (8 корнеклубневых и 3 короткокорневищных). Они представлены в таблице 2 за исключением *Orchis tridentata*, который мы отмечали единично на маршруте № 1 в 2011 году. Наиболее богатым на орхидные оказался маршрут № 2 (здесь отмечено 10 видов, или 48 % всех орхидных Кизилташа), что неудивительно, поскольку этот маршрут пролегает в более влажных условиях по склонам северных экспозиций. На маршруте № 1 было отмечено всего 5 видов орхидных (*Cephalanthera damasonium*, *Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum*,

Orchis purpurea, *O. tridentata*). Численность орхидных на двух маршрутах также существенно различалась (табл. 2).

Наши наблюдения показали, что на численность орхидных, вероятно, влияют не среднесуточные температуры (которые за исследованный период существенно не менялись), а количество выпавших осадков. При этом наибольшее значение имеют осадки, выпавшие летом, то есть в период закладки почек будущего года вегетации. Так, например, вспышка численности большинства видов (6 видов из 10) пришлась на 2017 год после наиболее влажного за исследованный период 2016 года.

Таблица 2

Численность видов на маршрутах в различные годы наблюдений (кол-во особей)

№ п/п	Вид	№ маршрута	2014	2015	2016	2017
1	<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	2	70	–	126	177
2	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	1	4	0	15	4
		2	1	66	4	22
3	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	2	0	–	0	1
4	<i>Himantoglossum caprinum</i> (Bieb.) C. Koch	1	0	–	10	0
		2	0	–	25	41
5	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw	1	1	0	0	0
		2	10	–	2	11
6	<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	2	0	–	0	1
7	<i>Orchis punctulata</i> Stev. ex Lindl.	2	1	3	24	21
8	<i>Orchis purpurea</i> Huds.	1	43	130	79	112
		2	266	656	563	608
9	<i>Orchis simia</i> Lam.	2	1	1	1	1
10	<i>Platantera chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	2	26	41	48	51

Анализ пространственной структуры является важным вопросом популяционной ботаники, проливающим свет на взаимоотношения организмов как внутри популяции, так и в целом в растительном сообществе. Кроме того, эти исследования позволяют выявить реакцию того или иного вида на стрессовые факторы среды. При исследовании горизонтальной структуры, как правило, различают: случайное, регулярное, групповое (контагиозное) и клинальное размещение особей (Ипатов, Кирикова, 1997; Фардеева и др., 2008).

По нашим наблюдениям, клинальное размещение особей, которое выражается в постепенном и направленном изменении плотности особей по территории, было отмечено только на маршруте № 1. Связано оно было с особенностью данного маршрута, который проходил от подножия горы к ее вершине. С постепенным увеличением высоты наблюдалось уменьшение количества орхидных. Так, например, из 79 растений *Orchis purpurea*, отмеченных на маршруте № 1 в 2016 году, 62 (78,5 %) особи произрастали в первой трети маршрута, 12 (15,2 %) – во второй трети, 5 (6,3 %) – в последней трети маршрута, то есть ближе к вершине. Та же тенденция прослеживается и для *Cephalanthera damasonium*: в 2016 году 14 (93,3 %) особей этого вида было отмечено в начале маршрута, 1 (6,7 %) особь – в середине маршрута, и ни одного растения не было встречено в конце маршрута. Помимо клинального, на маршруте № 1 были отмечены контагиозное (*Orchis tridentata* – группа особей на поляне в середине маршрута) и случайное (*Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum* – одно растение или группа растений также в середине маршрута) размещение орхидных.

На маршруте № 2 отмечено регулярное, регулярно-контагиозное и контагиозное размещение орхидных. Регулярное размещение было отмечено у таких видов, как

Anacamptis pyramidalis, *Cephalanthera damasonium* и *Orchis purpurea*. Эти виды встречались равномерно на протяжении всего маршрута, но с различной частотой. Наибольшая плотность отмечена для *Orchis purpurea*, наименьшая – для *Cephalanthera damasonium*. Помимо этого, *O. purpurea* в последней трети маршрута нередко образовывал крупные локусы, состоящие преимущественно из вегетативных (нецветущих) особей. Таких скоплений мы насчитали до 7 шт., их площадь варьировала от 1 до 10 м², а численность – от 12 до 90 особей. В таких местах *O. purpurea* начинал преобладать в структуре растительных сообществ (в травянистом ярусе), а его проективное покрытие достигало до 80 %.

Для остальных видов было характерно контагиозное (групповое) размещение. При этом такие виды, как *Himantoglossum caprinum*, *Orchis simia*, были отмечены только на полянах и опушках леса, по всей видимости, распространение их на данной территории ограничивается условиями освещения и прочими экологическими факторами (фитогенными полями древесных растений, конкурентным взаимодействием с травянистыми видами). Для *Platanthera chlorantha* было отмечено три места произрастания (в начале и середине маршрута), расстояние между первым и вторым локусами – около 800 м, между вторым и третьим – не более 10 м. При этом внутри локусов растения произрастали достаточно компактно: в среднем расстояние между особями не превышало 30–40 см. *Orchis punctulata* произрастает в одном месте (в середине маршрута), однако распределение особей в популяции более диффузное: растения удалены друг от друга в среднем на 2–3 м, некоторые особи – на 10–15 м. У *Limodorum abortivum* было выделено одно групповое (в середине маршрута) и несколько единичных произрастаний (в середине и в конце маршрута) особей. При этом единичные растения отмечались не каждый год, переходя в условиях стрессовых факторов в состояние вынужденного покоя. Групповое произрастание относительно небольшое: локус состоял из 5–6 растений, удаленных друг от друга на расстояние 20–30 см. И наконец, такие виды, как *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis* и *Orchis tridentata*, практически все время находятся в состоянии вторичного покоя, и лишь в отдельные благоприятные годы на исследуемых маршрутах были отмечены единичные особи.

В оценке состояния популяций жизненность особей (то есть степень их процветания или угнетения) является важнейшей диагностической характеристикой. Расчет индекса виталитета (IVC) показал, что наиболее благоприятным для роста орхидных оказался 2017 год: четыре вида из шести исследованных (*Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *Orchis punctulata* и *Orchis purpurea*) в этот год показали наибольшую жизненность (табл. 3). Наименее благоприятным оказался 2014 год – большинство видов (*Anacamptis pyramidalis*, *Orchis punctulata*, *Orchis purpurea* и *Platanthera chlorantha*) в этот год проявили наименьшую жизненность. Самый высокий индекс размерной пластинчатости был отмечен у *Cephalanthera damasonium*: на маршруте № 1 он был равен 2,87, на маршруте № 2 – 4,26. Также высокий индекс был у *Anacamptis pyramidalis* (2,74). У остальных видов индекс размерной пластинчатости примерно одинаков (2,24–2,32).

Антропогенный фактор на территории Кизилташа выражен слабо. На исследованной территории выпас скота отсутствует, хотя оба маршрута являются туристическими, мы не зафиксировали там палаточных стоянок, кострищ, сильно вытопанных участков, степень рекреационной нарушенности довольно низкая. Единственным проявлением антропогенного воздействия является сбор на букеты такого крупного декоративного вида, как *Anacamptis pyramidalis*, который мы отмечали на маршруте № 2.

Определение стратегий жизни редких растений имеет важное значение для оценки состояния природных популяций, разработки комплекса мер по их охране. Разница между типами эколого-ценотических стратегий главным образом определяется по отношению к двум важнейшим факторам: стрессу и нарушению (Grime, 1977; Миркин и др., 1999). Однако поскольку на территории Кизилташа каких-либо нарушений (в том числе антропогенного характера) нами выявлено не было, адаптивные стратегии орхидных нами выделялись на основании их реакции на факторы стресса (различные эколого-ценотические и климатические условия). В природе виды с первичными стратегиями встречаются редко, как правило, сочетание в разных соотношениях промежуточных признаков определяет

выделение переходных вторичных типов стратегий. К примеру, по нашим наблюдениям, на территории Кизилташа *Orchis purpurea* реализует СS-стратегию.

Таблица 3

Средняя жизненность особей в популяции по годам

№ п/п	Вид	№ маршрута	Средняя жизненность особей				Индекс размерной пластичности (ISP)
			2014	2015	2016	2017	
1	<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	2	0,882	–	0,996	1,067	2,74
2	<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce	1	0,948	–	0,877	1,145	2,87
		2	1,174	1,005	1,252	1,025	4,26
3	<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw	2	1,019	–	–	0,954	2,24
4	<i>Orchis punctulata</i> Stev. ex Lindl.	2	0,892	1,264	1,083	1,370	2,28
5	<i>Orchis purpurea</i> Huds.	1	1,220	1,007	0,930	0,994	2,32
		2	0,921	0,995	0,970	1,072	2,30
6	<i>Platantera chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	2	0,822	1,051	1,019	0,976	2,28

Признаки виолентности проявляются в образовании крупных локусов и в высоком доле участия вида в растительных сообществах, активном вегетативном размножении, а также в крупных по сравнению с сопутствующими видами размерах особей. Однако на остальной территории вид ведет себя как стресс-толерант, что выражается в уменьшении его роли в растительных сообществах. Кроме того, стресс-толерантная стратегия проявляется и в особой экологической специализации, направленной на завершение активной вегетации и формирование генеративных органов до наступления жаркого и засушливого периода. Впрочем, такая S-составляющая стратегии характерна для всех орхидных этого региона.

В целом, следует отметить, что поскольку все орхидные являются редкими охраняемыми видами, стресс-толерантная составляющая эколого-ценотической стратегии является преобладающей, однако выражается она у разных видов по-разному. Такие виды, как *Himantoglossum caprinum*, *Orchis simia*, *Orchis tridentata*, не выходят за пределы определенных растительных сообществ (полян, опушек леса), которые на территории Кизилташа распространены мало (90 % этой территории покрыты лесом). Поэтому в данной случае следует говорить о фитоценотической патиентности видов, объясняющей причину их низкой численности в этом регионе. Популяции *Orchis punctulata* и *Platantera chlorantha* фрагментированы, по сути они представляют собой сумму популяций, что также является проявлением S-стратегии выживания. Наиболее распространенной реакцией на стресс у пациентов является прекращение видимого роста и переход в состояние покоя (Миркин и др., 1999). Такая реакция была характерна для *Limodorum abortivum*, *Epipactis helleborine*, *Neottia nidus-avis*. Два последних вида большую часть своей жизни находились в состоянии вторичного покоя, и образование надземных побегов было отмечено только в 2017 году, наиболее благоприятном годе для развития орхидных.

Реакция на стресс у виолентов и рудералов несколько иная (Миркин и др., 1999). Основной адаптивный процесс С-стратегов – это поддержание вегетативного роста, при этом накопление биомассы обеспечивает высокую продуктивность растительного покрова. Ярким тому примером является *Orchis purpurea*, на протяжении всех лет наблюдений на двух маршрутах в популяции преобладали вегетативные (нецветущие) особи. Однако если в наиболее благоприятный для этого вида 2017 год соотношение цветущих и нецветущих

особей было 18:82, то в наименее благоприятный 2014 год доля цветущих особей снижалась до 3 % (соотношение цветущих и нецветущих особей было 3:97).

R-стратегии при стрессе прекращают видимый рост, сокращают или вообще элиминируют ювенальные фазы, что ведет к ускорению начала цветения и формирования семян (Миркин и др., 1999). Как следствие, для таких видов должен быть характерен высокий индекс размерной пластичности, что мы и наблюдали в случае с *Anacamptis pyramidalis* и *Cephalanthera damasonium*. Кроме того, эксплерентность у этих видов проявляется еще и в том, что они равномерно встречаются на протяжении всего маршрута, постоянно присутствуют в растительных сообществах, могут давать вспышку развития при ослаблении фитоценотической конкуренции. Таким образом, для видов *Anacamptis pyramidalis* и *Cephalanthera damasonium* характерна смешанная SR-стратегия развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из 21 вида орхидных, отмеченных на территории горного массива Кизилташ, в районе исследований за все годы наблюдения нами было обнаружено 11 видов орхидных. Среди них для *Orchis purpurea* характерен CS-тип стратегии развития; виды *Anacamptis pyramidalis* и *Cephalanthera damasonium* характеризуются SR-типом стратегии; такие виды, как *Epipactis helleborine*, *Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis punctulata*, *Orchis simia*, *Orchis tridentata*, *Platanthera chlorantha*, проявляют жизненную стратегию пациентов (S-стратегия).

Список литературы

- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова: монография. – Симферополь: Н. Орианда, 2012. – 232 с.
- Ипагов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1997. – 316 с.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: материалы VII всеросс. популяционного семинара, 16–21 февраля 2004 г. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 2. – С. 113–120.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- Миркин Б. М., Усманов И. Ю., Наумова Л. Г. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60, № 6. – С. 581–593.
- Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1975. – Т. 80, № 2. – С. 5–17.
- Фардеева М. Б., Исламова Г. Р., Чижикова Н. А. Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2008. – Т. 150, кн. 4. – С. 226–240.
- Чадаева В. А., Шхагапсоев С. Х. Теоретические аспекты стратегий жизни дикорастущих видов растений // Юг России: экология, развитие. – 2016. – Т. 11, № 4. – С. 93–109.
- Шатко В. Г., Миронова Л. П. Конспект флоры района Кизилташа (Юго-Восточный Крым) // Бюллетень Главного ботанического сада. – 2008. – Вып. 194. – С. 158–165.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // American naturalist. – 1977. – V. 111. – P. 1169–1194.

Letukhova V. Ju., Potapenko I. L. Life strategy of Orchids on the territory of the Kiziltash mountain massive (Crimea) // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 68–74.

Various manifestations of the life strategies of orchids growing on the territory of the region Kiziltash (South-Eastern Crimea) is discussed in the current article. Population studies of orchids were conducted from 2011 to 2017 on two routes (length 1.5 km, width 10 m). We counted the numbers of orchids, studied the spatial structure, determined the vitality and size lamellarity of individuals. It is revealed that *Orchis purpurea* has a mixed environmental strategy CS; *Anacamptis pyramidalis* and *Cephalanthera damasonium* do SR strategy; and such species as *Epipactis helleborine*, *Himantoglossum caprinum*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis punctulata*, *Orchis simia*, *Orchis tridentata*, *Platanthera chlorantha* manifest the stress-tolerant life strategy.

Key words: life strategy, orchids, Kiziltash, South-Eastern Crimea.

Поступила в редакцию 12.09.18

УДК 582.594.2:575.857

Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter

Фардеева М. Б.

Казанский (Приволжский) федеральный университет
Казань, Республика Татарстан, Россия
orchis@inbox.ru

Рассмотрены различные методы и их преимущества в изучении пространственной структуры популяций *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter в разных условиях, обусловленных климатическими, эколого-фитоценотическими и антропогенными факторами. На основе картирования, трансектного анализа, построения электронных карт с применением «точечных процессов», функции Рипли и парной корреляционной функции выявлена динамика численности, плотности и размеры агрегаций. Определено, что в оптимальных условиях преобладает дискретный и дискретно-континуальный тип пространственной структуры: образуются агрегации I и II порядка высокой плотности, напротив, в критических условиях формируется случайный тип. Для стресс-толерантных орхидей моноцентрической биоморфы характерен «эффект группы», способствующий сохранению потомства и снижению влияния межвидовой конкуренции.

Ключевые слова: коэффициент дисперсии, трансектный анализ, пространственно-онтогенетическая структура популяций, агрегации.

ВВЕДЕНИЕ

После введения новых категорий и критериев IUCN (Red List) большая часть редких и исчезающих российских видов не включена в международный список МСОП из-за отсутствия данных о числе местонахождений, численности, состоянии и площади их популяций (Варлыгина, 2011). Изучение основных параметров состояния и динамики в популяциях редких видов орхидей (Orchidaceae Juss.) необходимы для оценки «жизнеспособности» видов в меняющихся условиях среды и разработки качественного мониторинга.

Под пространственной неоднородностью популяции понимается, в первую очередь, изменение плотности на протяжении площади, занимаемой популяцией. Изучая популяцию (ценопопуляцию) в различных фитоценозах, границы которой, как правило, размыты и сложно определяемы, исследователь картирует учетную площадку, рассматривая области высокой и низкой плотности – ценопопуляционные локусы, границы которых часто хорошо определяются. В основе неоднородности плотности лежат как условия абиотической и биотической среды, так и внутривидовые процессы, обусловленные эколого-биологическими особенностями видов, выраженные в разной степени (Pélissier et al, 2001). Потому следует с осторожностью использовать данный подход из-за фундаментальной двойственности между гетерогенностью внешнего процесса, формирующего пространственную неоднородность популяции, и контагиозностью, связанной с биолого-экологическими особенностями вида. В некоторых случаях сложно отличить гетерогенность от контагиозности, так как оба процесса порождают варьирование плотности элементов популяции в пространстве (Василевич, 1969). Л. Б. Заугольнова (1976, 1982, 1994) рассматривает пространственную структуру ценопопуляций как результат взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов. К эндогенным взаимодействиям относятся особенности роста и размножения особей, тип биоморфы (моноцентрический, явнополицентрический и

неявнополицентрический), а также возрастное развитие, жизненность и фитогенный эффект. К экзогенным – средообразующее влияние других видов, микроусловия, зоогенные и антропогенные факторы.

Пространственная структура имеет большое значение в функционировании популяций, так как способствует эффективному использованию среды растениями. Определенный тип распределения элементов популяции (особей, побегов, парциальных кустов, клонов и так далее), по сути, отражает эффективный тип использования занятой видом территории, способствующий снижению либо увеличению тех или иных интерференций – взаимосвязей и взаимовлияний (термин «интерференция» предложен Дж. Харпером) (Harper, 1977). К наиболее значимым из них относятся конкуренция и неконкурентное средообразование (Миркин и др., 2001). С одной стороны, пространственное распределение и, соответственно, взаимосвязи, возникающие при этом, способствуют снижению конкуренции (межвидовой и внутривидовой), влияния аллелопатии, отрицательного средообразования (например, прорастание семян светолюбивых деревьев осуществляется преимущественно в «окнах» древесного полога). С другой, напротив, увеличивают положительные взаимодействия: улучшают средообразующий эффект эдификаторов, защитный эффект растений-«нянь» или растений-«посредников», способствуя улучшению связей с теми или иными консортами (опылителями и агентами распространения семян); облегчают связи с симбионтами (скопления грибов-микоризообразователей, азотофиксирующих бактерий); способствуют формированию скоплений особей вида для поддержания «эффекта группы» (что важно, как подчеркивает Ю. А. Злобин, 1996, на первых стадиях развития, где сообитание ускоряет образование микоризы и ризосферы растений) и так далее.

Таким образом, рисунок (pattern) пространственного распределения элементов популяции, обусловленный взаимодействиями различного характера (направления, интенсивности, длительности), способствует наилучшему удержанию, использованию территории и обеспечивает относительно долговременное существование вида в ценозе.

В данной статье остановимся на анализе пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляционных локусов, составляющих популяционную систему ценопопуляций *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, произрастающих в разных фитоценозах, в оптимальных, пессимальных и критических условиях. В выдвигаемой нами гипотезе в масштабах ценопопуляционного локуса I порядка характер пространственной структуры в большей степени будет определяться особенностями жизненной формы растения. А пространственное распределение самих ценопопуляционных локусов I порядка (а также их форма, размеры, плотность счетных единиц) и II порядка (или последующих, если их можно выделить) в большей степени определяются градиентами абиотических и биотических факторов.

Под *пространственно-онтогенетической* структурой популяции нами понимается иерархическая система пространств распределения разных онтогенетических групп, специфика которых задается генеративными особями, достигшими реализации морфогенеза жизненной формы, а окончательно определяется внутривидовыми и межвидовыми отношениями растений и абиотическими факторами среды. На занимаемом пространстве ценопопуляционных локусов I порядка (редко II порядка), микроусловия среды, фито-, зоо- и антропогенные факторы остаются более или менее однородными и пространственная структура определяется в основном эндогенными факторами, то есть особенностями роста, размножения, онтогенетическим состоянием и, в целом, самой биоморфой растения, а на больших площадях – целым комплексом факторов. Таким образом, мы обозначили алгоритм первичных исследований (рис. 1).

Цель исследования: выявить эффективность существующих методов пространственного анализа и определить интегральные характеристики пространственно-онтогенетической структуры популяций клубневых орхидей моноцентрической биоморфы, на примере *Neottianthe cucullata*, для использования в процессе мониторинга редких видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Вид *N. cucullata* был выбран для исследовательской работы по ряду обстоятельств: моноцентрическая биоморфа – клубнеобразующий многолетник, характерен простой тип онтогенеза, размножается преимущественно семенами, имеет достаточно высокую семенную продуктивность, в популяции можно встретить практически все онтогенетические группы, и каждый надземный побег, как правило, будет представлять собой самостоятельную особь. По характеристике Г. Г. Левина (1961), простой индивид – это физически непрерывное образование, у которого морфологическая целостность преобладает над автономностью частей. Для подобных растений характерен простой тип онтогенеза, с полным или – в большей степени – отсутствием активного вегетативного размножения, где всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, в этом случае счетной единицей популяционных исследований выступает особь семенного происхождения (Марков, 2012; Жукова, 1995). Онтогенетические группы определялись по рекомендациям М. Г. Вахрамеевой и Т. В. Жирновой (Вахрамеева и др., 2003).

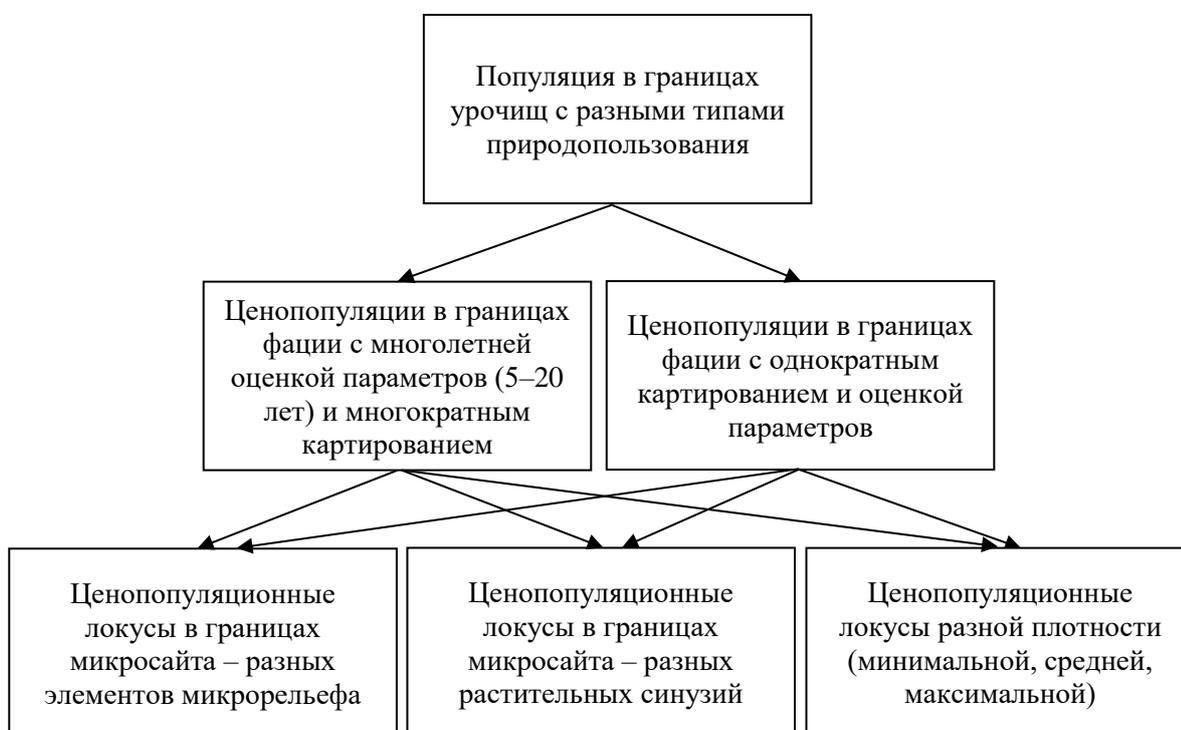


Рис. 1. Алгоритм пространственно-онтогенетических исследований

Пространственно-онтогенетические исследования и анализ ценопопуляций (ЦП) *N. cucullata* проводились в июле – августе 2005–2007 годов, и в заповеднике они продолжались в 2009, 2010, 2012 и 2016 годах. Всего было заложено 24 площадки размером от 25 м² до 100 м², на которых проводили картирование – однократное (в национальном парке (НП) «Нижняя Кама» или многократное (в Волжско-Камском государственном природном биосферном заповеднике – ВКГПБЗ) на территории Республики Татарстан (РТ).

Для изучения пространственной структуры *N. cucullata* первоначально использовался метод Грейг-Смита, где вычисляется коэффициент дисперсии, основанный на зависимости между дисперсией, численностью и размером площадок (Грейг-Смит, 1967), и метод заложения трансект, основанный на составлении пробных карт, пересекающих участки

разной плотности особей. В ценопопуляционных локусах (ЦЛ) разной плотности определяются минимальные и максимальные показатели плотности в них (M_c), протяженность скоплений (L_c) и дискретность (D_c) (Василевич, 1969; Заугольнова, 1982). Трансекты закладывались на участках с максимальной и минимальной плотностью вида, широкие трансекты в 1 м (1×5 м) разбивались на более узкие – $0,5 \times 5$ м, таким образом выделили агрегации I порядка размером $0,5 \times 0,5$ м и агрегации II порядка размером 1×1 м. Также определялась средняя протяженность скоплений (L_a), средняя плотность особей в пределах скоплений (M_a), дискретность скоплений (D), степень дискретности (D_M) и отдаленности (D_L) друг от друга и строились кривые, отображающие изменение плотности особей в трансектах.

Картографический и описательный материал был структурирован в виде электронной популяционной базы данных [Сертификат № 2013620622, 2013]. Для оценки масштабов неоднородности использовали метод построения карт «локальной» плотности с помощью радиальной функции, для характеристики точечных паттернов (point pattern) индивидов растений и их групп, у которых определены местоположения – метод построения K -функции Рипли (Ripley) (Ripley, 1977) с использованием среды R с помощью пакета SPATSTAT (Baddeley, 2010). $K(r)$ – функция Рипли – показывает среднее число счетных единиц вида (особей), находящихся на расстоянии r от любой случайно выбранной счетной единицы (особи). Также использовали парную корреляционную функцию (PCF) (Wiegand et al, 2007), которая пропорциональна среднему числу особей, встречающихся на расстоянии r от случайно выбранной особи, и связана с функцией Рипли:

$$PCF = K'(r)/2\pi r.$$

Если график функции выше «доверительного» коридора – отмечается агрегация, в доверительном коридоре – случайное распределение, если ниже – распределение особей равномерное. Программное обеспечение было разработано на кафедре математического моделирования экосистем института экологии и природопользования Казанского (Приволжского) федерального университета доцентом Н. А. Чижиковой, метод подробно описывался в ряде работ (Фардеева, Чижикова и др., 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

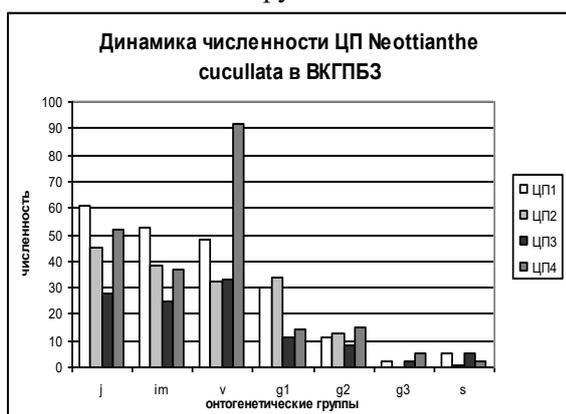
В РТ *N. cucullata* приурочена к зоне хвойно-широколиственных подтаежных лесов, растет в светлых сосновых орляково-вейниковых, елово-сосновых чернично-бруснично-зеленомошных лесах с *Dicranum scoparium*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens* и по их опушкам, иногда в разнотравье, по кустарникам. Предпочитает участки со слабым затенением, изредка отмечается на открытых либо сильно затененных, умеренно увлажненных, предпочитая негустое низкотравье и моховой покров (Красная книга РТ, 2006). В конкурентном отношении *N. cucullata* – слабый вид, бриофил (Вахрамеева и др., 2014), при нарушении мохового покрова (в который погружены клубни и корни) вид исчезает, что отмечалось нами не один раз. По годам численность вида колеблется очень сильно (Wisniewski, 1976; Жирнова, 1999). Нами отмечались колебания численности с флюктуациями на 100–150 особей, обычно в сильно засушливые годы (2010–2011 гг.) большая часть особей (виргинильных и генеративных) переходила в состояние временного покоя, в то время как ювенильные и иматурные особи отмирали.

Эколого-фитоценологические условия в Раифском участке ВКГПБЗ и в НП «Нижняя Кама» довольно схожи. Вид произрастает в затененных елово-сосново-зеленомошных лесах заповедника (ЦП 1) и национального парка («Большой бор, ЦП 4, 7), вместе с редкими бореальными травами *Goodyera repens*, *Linnaea boreales*, *Orthilia sekunda*, *Pyrola media*, *Pyrola minor* и мхами *Dicranum scoparium*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Реже вид отмечается в зоне экологического туризма национального парка в сосняках вейниково-ландышевых (ЦП 6), где встречается единично или образует незначительные скопления. В

заповеднике часто отмечаются ценопопуляционные локусы *N. cucullata* из 100–300 особей по опушкам и бугристым, возвышенным участкам (ЦП 2, 3) просекам, отвалам дорог (ЦП 5), в сосняках и сосняках с березой орляково-вейниково-разнотравных и вейниково-ландышево-разнотравных, где вид преимущественно приурочен к участкам с моховым покровом. В жаркие засушливые годы мшистые участки быстро иссушаются, при этом начинают разрастаться ландыш майский, орляк обыкновенный, марьянник луговой, подмаренники и ястребинки.

Динамика численности и базовые спектры ценопопуляций *N. cucullata* в разных эколого-фитоценологических условиях представлены на рисунке 2.

Динамика численности онтогенетических групп



Базовый спектр

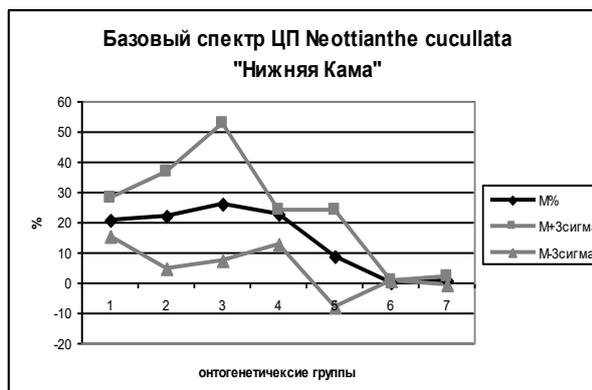
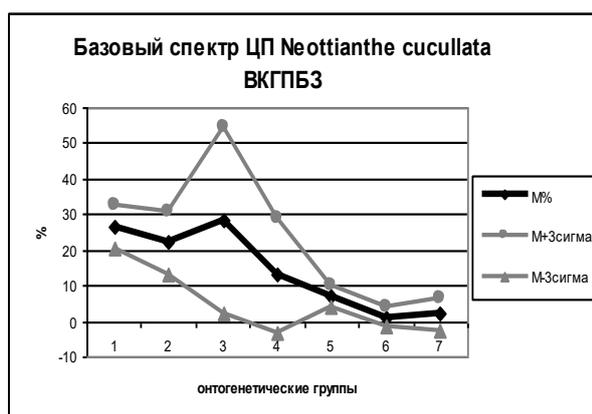


Рис. 2. Динамика численности и базовые спектры *Neottianthe cucullata* в разных эколого-ценологических условиях за 2007 год

Во всех 7 изученных ценопопуляциях *N. cucullata* возрастные спектры были полночленными, численность растений варьировала от 112 до 220 особей на 25 м², плотность – от 4,5 до 10 ос./м², иногда и более. Базовый спектр, как и динамика численности по онтогенетическим группам изучаемых ЦП, довольно сходны, преобладают прегенеративные группы, максимум характерен для взрослых вегетативных растений. Их численность варьирует значительно, так как в их группу часто попадают временно нецветущие генеративные особи. Базовый спектр, характерный для вида, отмечается в популяциях Московской области и Башкортостана (Вахрамеева и др., 2003). В популяциях ВКГПБЗ базовый спектр отмечался и в последующие 2009–2016 годы.

Значение коэффициента дисперсии варьировало от 3,05 до 9,3, таким образом, во всех ЦП он был >1, что свидетельствует о контагиозной пространственной структуре. Метод трансектного анализа также выявил, что на исследуемых площадках распределение особей

является групповым. Визуально выделялись два уровня агрегированности: 1) на площадках, равных по площади 0,25 м², и 2) на метровых площадках. Степень дискретности скоплений D_м была почти всегда равна 1, что говорит о контагиозном пространственном распределении; степень отдаленности D_л варьирует от 0,6 до 0,98 м, что свидетельствует о высокой дискретности и отдаленности скоплений друг от друга. На узких трансектах с максимальной плотностью *N. cucullata* средняя протяженность скоплений L_а составляла 0,3–0,4 м, средняя плотность особей в пределах скоплений M_а – от 4 до 9,9, на трансектах с минимальной плотностью особей L_а составляла 0,02–0,12 м, M_а варьировала от 1,5 до 2,4 (рис. 3).

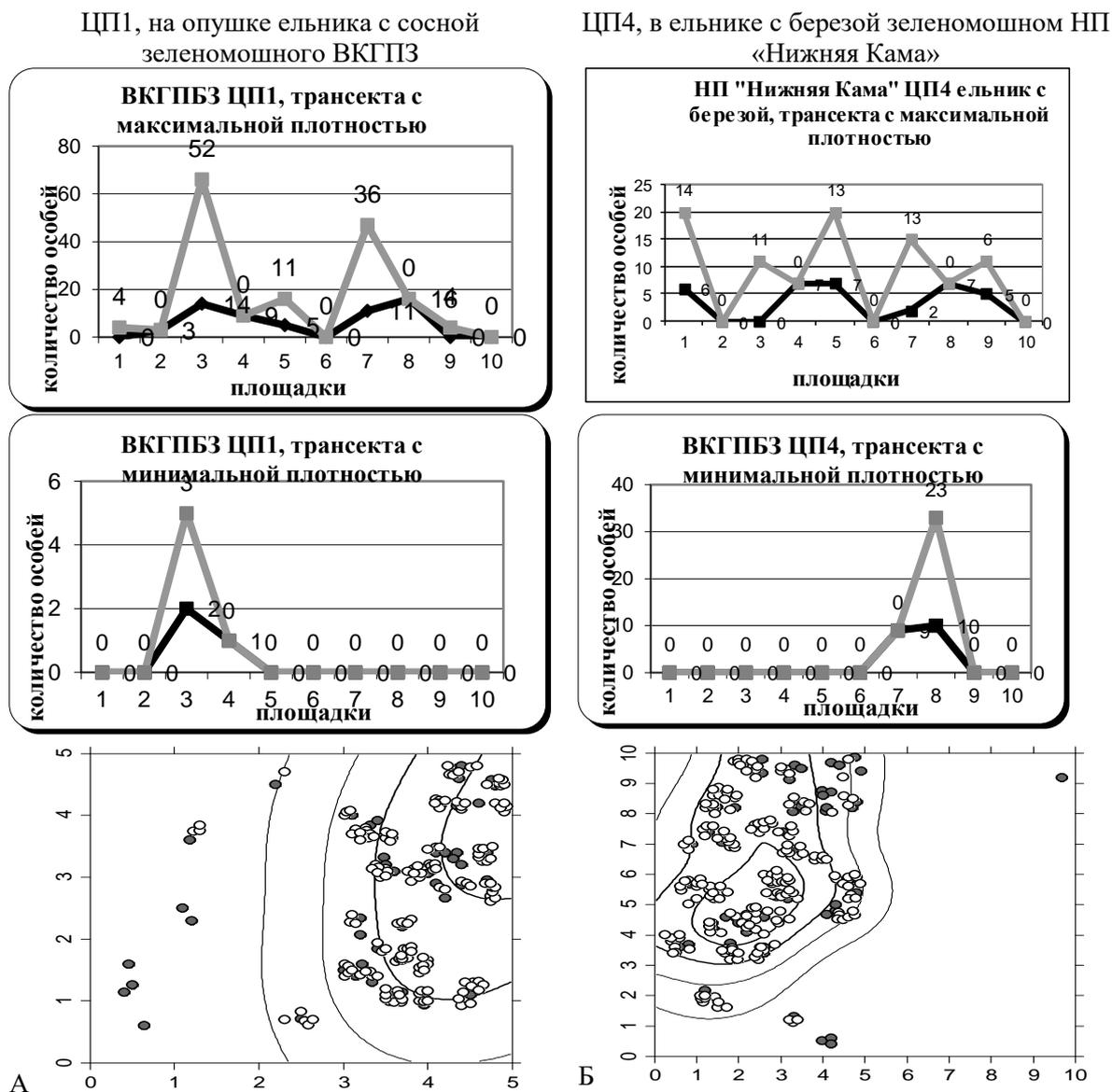


Рис. 3. Динамика численности *Neottianthe cucullata* на трансектах разной ширины и карты схемы локальной плотности разновозрастных особей
 Черный график – в узких; серый – в широких трансектах. А – на опушке ельника с сосной зеленомошного ВКГПЗ; Б – в ельнике с березой зеленомошном НП «Нижняя Кама». Точки черного цвета – генеративные особи, белого – прегенеративные.

И в том и другом случаях пространственная неоднородность вызвана градиентом освещенности: в заповеднике снижение плотности вызвано 100 % освещенностью опушки, а в национальном парке – резким ее снижением до 10 % под кронами елей. Графики динамики численности выявляют участки агрегаций, где численность вида может быть значительной, и, напротив, участки с нулевой численностью. Причем внутри агрегаций II уровня отмечаются 1–2 агрегации I уровня. Средняя протяженность скоплений La на трансектах шириной в 1 м, которые представляют условно агрегации II порядка с максимальной плотностью *N. cucullata*, варьировала от 0,54 до 3,6 м, средняя плотность особей в пределах скоплений Ma – от 9,4 до 44. На трансектах с минимальной плотностью особей значения La составляли 0,02–2,1 м, с плотностью Ma – от 1,5 до 23 особей. Метод трансектного анализа показал неравномерность распределения особей по занятой видом территории, среднюю размерность скоплений и плотность особей в скоплениях, максимальные значения плотности отмечены в заповеднике.

Для визуально выраженных скоплений размером 1 м² строились онтогенетические спектры. Динамика численности и возрастной структуры в них различна: 1) одновозрастная – правосторонняя, в которой присутствуют только генеративные особи, либо левосторонняя, в которой присутствуют только прегенеративные группы; 2) неполночленная, в которой отсутствуют только сенильные особи, либо полночленная, в которой те или иные онтогенетические группы отсутствуют временно; 3) полночленная (без учета проростков-протокормов, которые развиваются под землей), содержащая все онтогенетические группы с высокой либо низкой плотностью. Полночленная возрастная структура на 1 м² встречалась крайне редко (4–15 %). Асинхронность развития ценопопуляционных локусов (ЦЛ) I и II порядков способствует увеличению времени существования ЦП, поддержанию ее стабильности. Если в ЦП встречаются все указанные типы возрастной структуры ценопопуляционных локусов, в целом популяция устойчива.

Третий метод пространственного анализа на основе функции Рипли и парной корреляционной функции позволяет рассматривать неоднородность распределения особей разных онтогенетических групп всей их совокупности: только прегенеративных между собой, генеративных и прегенеративных и генеративных относительно друг друга (рис. 4).

Для выяснения особенностей пространственно-онтогенетической структуры клубнеобразующих орхидей все местообитания, в которых проводилось изучение ЦП, были подразделены на три группы: 1 – оптимальные, где межвидовая конкуренция снижена из-за разреженного травостоя (низкотравные участки, опушки, лесные поляны); 2 – пессимальные, где в ходе демулационной сукцессии (лесо- и луговосстановления) возрастает межвидовая конкуренция с лесным или луговым разнотравьем; 3 – критические, где в результате интенсификации антропогенных (рекреация) или климатических воздействий (аномальная засуха) ухудшаются эколого-фитоценоотические условия или состояние популяции.

В оптимальных условиях ценопопуляций *N. cucullata* характерно формирование агрегаций I порядка разного радиуса – от 0,45 до 0,85 м – с максимальной численностью в скоплениях 30–48 особей и средней – в 14,5–25,1 особей соответственно. Агрегации I порядка могут повторяться через каждые 0,5–1 м, распределяясь случайно, формируют выраженные агрегации II порядка (рис. 4 А). В случае если между скоплениями единично или мелкими группами присутствует 3–5 особей, то формируются крупные невыраженные или «размытые» агрегации II порядка радиусом 1,2–2,5 м (рис. 4 В).

В критических условиях (восстановление после засухи, отвалы дорог, рекреация) радиусы агрегаций I порядка уменьшаются до 0,15–0,35 м, при этом средняя численность в этих радиусах составляет 2,5–6,5 особи, максимальная – 4,5–12,6 особей (рис. 4 А). Агрегации II порядка в пессимальных и особенно в критических условиях вообще не образуются. В совокупном размещении всех особей ЦП *N. cucullata* редко могут образовываться локусы пониженной плотности (0,5–2,5 ос./м²), вследствие чего формируется случайное их распределение. Это отмечается во вторичных фитоценозах по отвалам дорог, просек, в зоне экологического туризма, где присутствует рекреационная нагрузка. Случайное

распределение растений отмечено в ЦП *N. cucullata* в годы с неблагоприятными климатическими условиями, обусловленное снижением численности растений и, по-видимому, переходом части растений в состояние вторичного покоя.

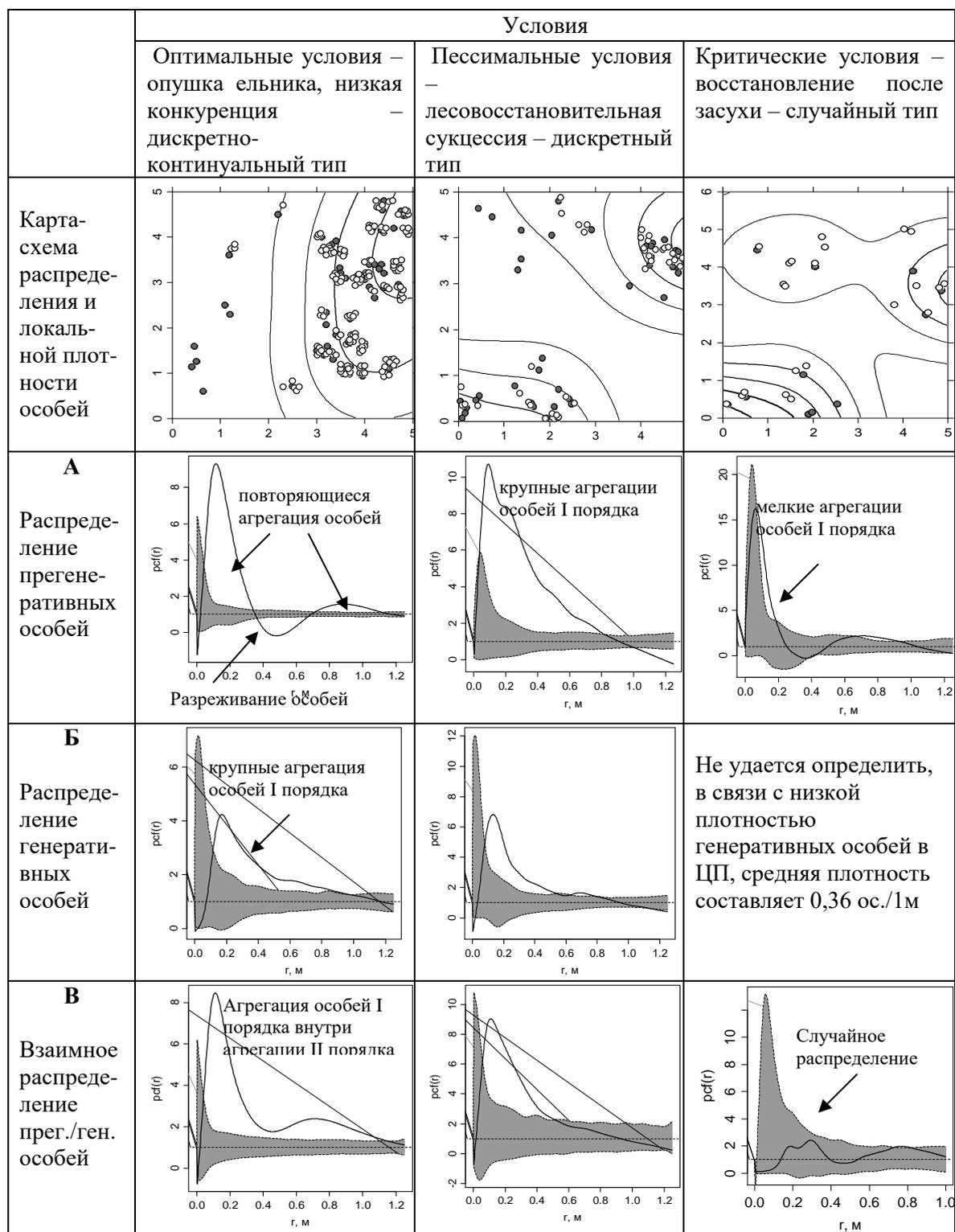


Рис. 4. Карты-схемы локальной плотности разновозрастных особей и типы поведения функции PCF в ЦП *Neottianthe cucullata*

Белые точки на картах – прегенеративные особи, черные – генеративные. **A** – прегенеративных особей; **B** – генеративных особей; **B** – генеративных и прегенеративных особей; по оси x – радиусы в метрах; по оси y – изменение функции PCF.

Более четко локализация растений, которая отражена в поведении функции Рипли и парной корреляционной функции (рис. 4), проявляется, если оценивать размещение растений исходя не из их численности, а из их плотности, поэтому плотность рассчитывалась в агрегациях разного радиуса, на участках с оптимальными либо пессимальными/критическими условиями. Для площадей разного радиуса разница абсолютных значений плотности более значительна, чем разница абсолютных значений численности. Динамика плотности особей на 1 м^2 с учетом ценопопуляционных локусов разного радиуса представлена в таблицах (табл. 1, 2). Максимальная и средняя плотность особей в разных радиусах и площадях ЦП в оптимальных условиях всегда больше, чем в пессимальных, но не всегда достоверны различия. Усредненная средняя плотность ЦП в оптимальных условиях равна 19,2, в пессимальных – 6,7. Усредненная максимальная плотность ЦП в оптимальных условиях равна 39,2, в пессимальных – 10,8 ос./ м^2 .

Таблица 1

Усредненные значения плотности площадей разных радиусов ЦП *Neottianthe cucullata* в оптимальных и пессимальных условиях

ЦП разного радиуса, м / соответствующая им площадь, м^2	Оптимальные условия (плотность, ос./ м^2)					Пессимальные условия (плотность, ос./ м^2)				
	0,25/ 0,19	0,5/ 0,78	0,75/ 1,7	1/ 3,14	1,5/ 7,06	0,25/ 0,19	0,5/ 0,78	0,75/ 1,7	1/ 3,14	1,5/ 7,06
Прегенеративные	4,9	10,8	18,6	26,9	45,4	3,3	7	10,9	14,1	18,8
Генеративные	1,6	4,1	7,3	10,7	18,2	1,5	3,6	5,9	7,6	10,8
Все	6,5	15,0	25,9	36,2	63,5	4,9	10,6	16,8	21,6	29,6

Таблица 2

Достоверность различий плотности между ЦП *Neottianthe cucullata* в оптимальных и пессимальных условиях по критерию Стьюдента

Радиус, м	критерий Стьюдента (средняя численность)					критерий Стьюдента (максимальная численность)				
	0,25	0,5	0,75	1	1,5	0,25	0,5	0,75	1	1,5
Прегенеративные	1,8	0,2	1,9	2,3	3,1	1,6	1,5	2,5	3,2	3,8
Генеративные	0,2	0,5	0,7	1,1	1,5	0,1	0,3	0,9	1,5	1,7
Все	1,5	0,4	1,6	2,1	2,7	1,2	0,2	2,1	2,7	5,3

Примечание к таблице. Различия достоверны при $t_{кр.} =$ или $>2,16$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Метод Грейг-Смита наиболее прост, но он только указывает на тип размещения (например, при $K > 1$ – агрегативный, при $K < 1$ – регулярный). Если для изучаемого вида размер мелких площадок (как правило, рассчитывается коэффициент для площадок в 1 м^2) будет соответствовать размеру фитогенного поля изучаемого растения либо если площадь площадок уменьшить (например, до $0,25\text{ м}^2$), возможно, этот метод будет давать более эффективные результаты и позволит уловить и случайность распределения.

Метод трансектного анализа, кроме размещения особей, выявляет относительную численность в скоплениях разного уровня, их длину, дискретность, часто выявляя ярко

выраженный континуальный «ковер» или четко ограниченные скопления. Однако при трансектном методе агрегации I и II порядка в ЦП выделяются субъективно, только на основе разной ширины трансект и не подтверждаются статистически. В основном подсчитываются все особи, без разделения их на онтогенетические группы. Дифференциация их по онтогенетическому состоянию и статистическая обработка данных на достоверность различий всех параметров становятся трудоемкими.

При использовании современных методов – функции Рипли и парной корреляционной функции – было выявлено, что для пространственной структуры ЦП клубнеобразующих видов орхидей (на примере *N. cucullata*) характерен дискретный или дискретно-континуальный тип структуры с образованием скоплений – ценопопуляционных локусов повышенной плотности – агрегаций I и II порядка. Полночленность возрастной структуры выявляется в основном в агрегациях II порядка, часто хорошо ограниченных в пространстве, с выраженными несколькими центрами высокой плотности особей. Плотность растений на 1 м² варьирует от 3 до 63 особей. Это обусловлено высокой семенной продуктивностью *N. cucullata*, мелкими размерами ювенильных и иматурных особей, контагиозностью распространения грибных симбионтов, их концентрацией вокруг генеративных особей, на что указывают и многие исследователи (Блинова, 2008; Кирилова, 2010; Татаренко, 2007).

Для стресс-толерантных орхидей моноцентрической биоморфы характерно поддержание «эффекта группы», который способствует не только сохранению потомства, но и противостоянию межвидовой конкуренции. Хотя колебания численности и плотности в популяциях клубнеобразующих видов достаточно велики, общий их характер специфичен для биоморфы с семенным способом возобновления, что отражается в типологии онтогенетического спектра и, соответственно, в типе пространственно-онтогенетической структуры. Можно считать, что случайное размещение как всей совокупности особей, так и генеративных групп указывает на угнетенное состояние ценопопуляций.

Список литературы

- Блинова И. В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. – 2008. – Т. 39 (1) – С. 28–35.
- Варлыгина Т. И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях. Охрана и культивирование орхидей // Материалы IX межд. науч. конференции. – М.: Изд-во КМК, 2011. – С. 76–80.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Изд-во КМК, 2014. – 437 с.
- Вахрамеева М. Г., Жирнова Т. В. Неоттеанте клубочковая // Биологическая флора Московской области. М., 2003. – Вып. 15. – С. 50–61.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
- Жирнова Т. В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: Сборник научных трудов. – Миасс, 1999. – Вып. 1. – С. 141–160.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Заугольнова Л. Б. Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюллетень МИОП. Отделение биологии. – 1982. – Т. 87, вып. 2. – С. 103–111.
- Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Ботанический журнал, 1976. – Т. 61, № 2. – С. 187–196.
- Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга // Науч. докт. докт. биол. наук. – СПб., 1994. – 90 с.
- Злобин Ю. А. Структура фитопопуляций // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116, № 2. – С. 133–146.
- Кириллова И. А. Орхидные Печоро-Ильгского заповедника (Северный Урал). – Сыктывкар, 2010. – 143 с.
- Красная книга Республики Татарстан. 2-ое изд. – Казань: Идел-Пресс, 2006. – 830 с.
- Левин Г. Г. Проблемы индивидуальности у растений // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46, № 3. – С. 432–447.
- Марков М. В. Популяционная биология растений (учебное пособие). – М.: КМК, 2012. – 388 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И. Современная наука о растительности – М.: Логос, 2001. – 258 с.
- Татаренко И. В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М., 2007. – 48 с.
- Фардеева М. Б., Чижикина Н. А., Бирючевская Н. В., Рогова Т. В., Савельев А. А. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав // Экология. – 2009. – № 4. – С. 249–257.

Baddeley A. Modelling Spatial Point Pattern analysis, model-fitting and simulation. R package version 1.21-2 [электронный ресурс] // A. Baddeley, R. Turner. – 2010. – Режим доступа: <http://www.spatstat.org>, свободный.

Harper J. L. Population biology of plants. NY: Acad. Press. London. – 1977. – 892 p.

Pélissier, R., Goreaud, F. A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation // Journal of Vegetation Science, – 2001. – N 12. – P. 99–108.

Ripley, B. D. Modelling spatial patterns // Journal of the Royal Statistical Society. – 1977. – Series B, 39. – P. 172–212.

Wiegand T. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology/ Wiegand T. and Moloney K. A. // Oikos. – 2004. – № 104. – P. 209–229.

Wisniewski N. Zum Verhalten von *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter und der Westgrenze ihrer Verbreitung in Europa // Fedds Rep. – 1976. – Bd. 87, H. 9–10. – P. 589–609.

Fardeeva M. B. Spatial heterogeneity of populations of tuber-forming orchids and methods of its study by the example of *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 75–85.

Various methods and their advantages in studying the spatial structure of *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter populations under different climatic, ecological-phytocenotic and anthropogenic conditions are considered. Based on mapping, transect analysis, electronic mapping, using «point processes», the Ripley function and the pair-correlation function, the dynamics of abundance, density and aggregation sizes are revealed. It is determined that under optimal conditions the discrete and discrete-continual type of spatial structure predominates, on the contrary, in critical conditions a random spatial structure is formed. For stress-tolerant orchids of a monocentric biomorph, the «group effect» is typical, it leads to the preservation of offspring and to the reduction of the influence of interspecific competition.

Key words: dispersion coefficient, transect analysis, spatial-ontogenetic structure of populations, aggregation, *Neottianthe cucullata*.

Поступила в редакцию 24.12.2017

УДК 582.594.2:581.48(479.2)

Морфология семян некоторых видов орхидей (Orchidaceae) Западного Закавказья

Аверьянова Е. А.

*Сочинский институт Российского университета дружбы народов
Сочи, Россия
drjoma2zimovnikova@gmail.com*

Изучена морфология семян 15 видов корневищных и тубероидных орхидей. Зрелые семена брали в период диссеминации из коробочек средней части соцветий популяций орхидей Сочинского Причерноморья, Туапсинского, Геленджикского и Новороссийского районов (Западное Закавказье). Семена исследовали, измеряли и фотографировали под световым микроскопом. Семена трех видов относят к *Limodorum*-типу, остальные – к *Orchis*-типу. Представлены данные о некоторых качественных (цвет, форма, скульптура клеток оболочки) признаках семян и результаты их количественной оценки (число клеток вдоль зародыша, размеры и объем семени и зародыша, объем свободного воздушного пространства внутри семени, индексы семени и зародыша). Полученные данные проанализированы в сравнительном аспекте. Сделаны предварительные выводы о диагностической ценности нескольких качественных характеристик семян.

Ключевые слова: Orchidaceae, семена, морфология, диагностические признаки, Западное Закавказье.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение процесса репродукции орхидей, включая выявление степени морфологических отличий семян отдельных видов, важно как для выявления филогенетических связей внутри семейства, так и для разработки мер по охране и восстановлению популяций этих редких и, в ряде случаев, исчезающих видов. Значимость морфологии семян как устойчивого комплекса признаков оценена многими исследователями (Arditti et al., 1979; Healey et al., 1980; Chase, Phippen, 1988; Arditti, Ghani, 2000 и др.) и в последнее время ее изучению уделяется особое внимание (Akçin et al, 2010; Barthlott et al, 2014; Verma et al, 2014; Güler, 2016; Şeker, Şenel, 2017 и др.).

Изучение морфологии семян орхидных Западного Закавказья до наших работ не проводилось. Представленные в данной статье сведения получены в ходе продолжения проведенных нами ранее исследований по изучению морфологии семян орхидей Сочинского Причерноморья (Аверьянова, 2015).

Определение орхидных до вида в природных условиях удается, как правило, только в короткий период цветения (2–3 недели в году). В отдельных биоценозах разные виды цветут коротко и в разное время. Поэтому в период цветения каждый участок приходится обследовать несколько раз, что значительно повышает трудоемкость исследовательских работ и ограничивает их в пространственном отношении. Во время зимней вегетации можно предполагать по внешнему виду розетки листьев, к какому роду относится встреченная особь, и это касается примерно третьей части спектра родов. После цветения полевое определение до вида уже затруднено, до рода – может быть более достоверным при хорошем знании местной флоры орхидных, но выявить новые виды не удастся. Таким образом, изучение флоры орхидных в биотопе возможно лишь в узких временных рамках. Эти рамки можно раздвинуть достаточно значительно, учитывая длительную диссеминацию многих видов (до 3–4, а иногда до 6–7 месяцев в году), если разработать метод определения по семенам.

Цель исследований – дальнейшее пополнение массива данных по морфологии семян орхидей Западного Закавказья и выявление отличий семян разных таксонов в изученных группах – *Limodorum*-тип и *Orchis*-тип.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена орхидных 15 видов собраны в разных популяциях в низко- и среднегорьях Западного Закавказья в бассейнах рек Псоу, Мзымта, Хоста, Агура, а также в Новороссийском, Геленджикском и Туапсинском районах Краснодарского края (табл. 1). Исследования проводились на протяжении 2011–2017 годов.

Зрелые семена брали из коробочек средней части соцветий.

Измерения и фотографирование проводили под откалиброванным микроскопом Биолам с камерой Levenhuk800.

Морфометрию семян проводили по работам J. Arditti с соавторами (Arditti et al., 1979; Nealey et al., 1980). Индекс семени (ИС) и индекс зародыша (ИЗ) вычисляли как отношение длины к ширине. Объем семени (ОС) вычисляли по формуле $ОС=2/3 \times \pi \times (1/2 ШС)^2 \times (1/2 ДС)$, где ШС – ширина семенной оболочки, ДС – длина семенной оболочки. Объем зародыша (ОЗ) вычисляли по формуле $ОЗ=4/3 \times \pi \times (1/2 ДЗ) \times (1/2 ШЗ)^2$, где ДЗ – длина зародыша, ШЗ – ширина зародыша. Объем свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ) вычисляли по формуле $ОВ=(ОС-ОЗ)/ОС \times 100 \%$.

В ходе исследований проведена морфометрия 50–70 семян каждого вида. Статистическая обработка данных проведена в программе Libre–Office–Calc.

Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (Черепанов, 1995), а также работе В. В. Куропаткина и П. Г. Ефимова (Куропаткин, Ефимов, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По классификации R. L. Dressler (Dressler, 1993) семена трех из изученных видов относятся к *Limodorum*-типу (*Cephalanthera cuculata* Boiss. et Heldr., *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich.), остальные двенадцать – к *Orchis*-типу.

Limodorum-тип. Семена крупные – до 1,5 мм в длину, имеют ярко выраженную удлиненную веретеновидную или линейную форму. Клетки семенной оболочки слегка продолговатые или изодиаметрические, видимое число их – 24–32 вдоль семени и 10–12 поперек. Скульптура поверхности клеток не выражена, наблюдали лишь отдельные продольные (по одному на клетку) и реже поперечные штрихи, напоминающие складки. Под световым микроскопом зародыш овалоидный, с темно-коричневым однородным содержимым, с выступом в сторону микропиле, а иногда и к халазальному концу (рис. 1А). Наибольшая длина семени в этой группе у *Cephalanthera longifolia*, у него же максимален объем свободного воздушного пространства внутри семени (ОВ, табл. 2). Последнее обстоятельство отразилось на цвете семян: семена в массе при наблюдении в лупу очень светлые, серо-желтоватые, в отличие от светло-коричневых у других видов. Семена *C. cuculata* отличны от других видов рода по плотности стенок клеток семенной кожуры: и антиклинальные, и периклинальные стенки толстые, слабо прозрачные (рис. 1В). В роду наименьшие размеры имеют семена *C. damasonium* (Mill.) Druce (см. также Аверьянова, 2015).

Orchis-тип. Семена, как правило, мелкие по сравнению с *Limodorum*-типом. Семена веретеновидные, грушевидные, овальные либо промежуточной формы. Максимум ширины семени обычно приходится на область зародыша, иногда – ближе к халазальной части (грушевидная форма). Клетки семенной оболочки различны по форме в зависимости от места расположения: немного удлиненные в микропиллярной части, значительно вытянутые в области зародыша и практически изодиаметрические в халазальной части. У ряда видов эта разница выражена сильно (например, *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman), у других гораздо слабее (*Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.). Число клеток чаще 7–9 вдоль семени и 5–7 поперек, у некоторых число клеток отличается (например, *Coeloglossum viride*). Скульптура поверхности клеток семенной оболочки выражена в разной степени: от полного

отсутствия (*Orchis mascula* (L.) L., *O. punctulata* Stev. ex Lindl.) (рис. 1С) до отчетливо видимой (*Dactylorhiza urvilleana* (Steud.) H. Baumann & Kunkele, *D. romana* subsp. *georgica* (Klinge) Soo, *Himantoglossum caprinum* (Bieb.) C. Koch, *N. tridentata*, *P. bifolia* (L.) Rich.) (рис. 2А), с промежуточными вариантами (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *O. militaris* subsp. *stevenii* (Rchb. f.) B. Baumann, H. Baumann, Lorenz et Peter, *O. simia* Lam. (рис. 2В). При этом у *P. bifolia* наблюдаем частые штрихи скульптуры, а у *D. urvilleana* – редкие с разветвлениями и перемычками (рис. 2С).

Видимый в световой микроскоп рисунок поверхности клеточных стенок может быть сходен у неродственных видов как, например, петлевидный рисунок антиклинальных стенок *Anacamptis laxiflora* subsp. *dielsiana* (Soó) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr. и *G. conopsea* (рис. 3А, 3В).

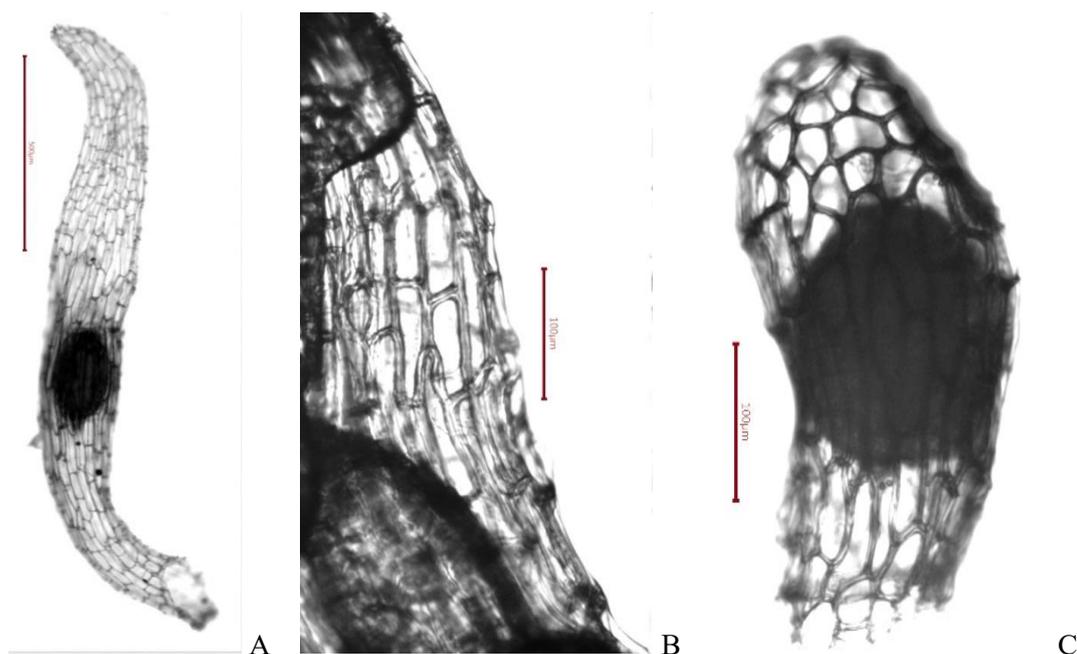


Рис. 1. Семена орхидных Западного Закавказья

А – *Cephalanthera longifolia*, семя *Limodorum*-типа; В – *Cephalanthera cuculata*, фрагмент оболочки с утолщенными стенками клеток; С – *Coeloglossum viride*, семя *Orchis*-типа, периклиальные стенки клеток оболочки без скульптурного рисунка.

Извитые линии выступов антиклинальных стенок на халазальном конце семени характерны для видов рода *Orchis*, встречаются, например, у *O. punctulata* и у *O. militaris* subsp. *stevenii* и особенно отчетливо у *O. mascula* (рис. 3С).

В этой группе максимальны размеры семян у *P. bifolia*, *D. romana* subsp. *georgica* и *D. urvilleana*. Минимальны – у представителей рода *Orchis* и *H. caprinum*. За счет относительно крупного зародыша минимальное воздушное пространство отмечено у *G. conopsea*, максимальное – у *O. mascula* и *O. simia*. Цвет семян преимущественно коричневый разной интенсивности.

Зародыш уплощенно-овалоидный, иногда почти шаровидный, часто с заметным выступом в сторону микропиле. На просвет у многих видов зародыш выглядит состоящим из относительно крупных шарообразных клеток (рис. 4).

Сведения о наиболее общих морфологических признаках семян 15 видов изученных нами видов орхидей с указанием местонахождения и даты их обнаружения в Западном Закавказье представлены в таблице 1. Результаты морфометрических исследований представлены в таблице 2.

Полученные нами данные по морфологии семян орхидных в основном совпадают с аналогичными данными по этим видам из других частей ареалов. Так, размеры семян *O. mascula*, *O. simia*, *H. caprinum* и *N. tridentata* из Турции (Akçin, 2009; Güler, 2016) близки к размерам семян этих видов из Западного Закавказья. Исключение составляют семена *D. urvilleana* из окрестностей Сочи, которые значительно крупнее семян орхидеи этого вида из Турции. Кроме того, семена *O. purpurea* subsp. *caucasica* заметно мельче семян *O. purpurea* из Турции, что можно расценивать как подтверждение подвидового статуса первого. Совпадение наблюдается также в размерах семян *C. longifolia*, *C. rubra*, *G. conopsea* и *P. bifolia* с таковыми из Предуралья (Шибанова, Долгих, 2010).

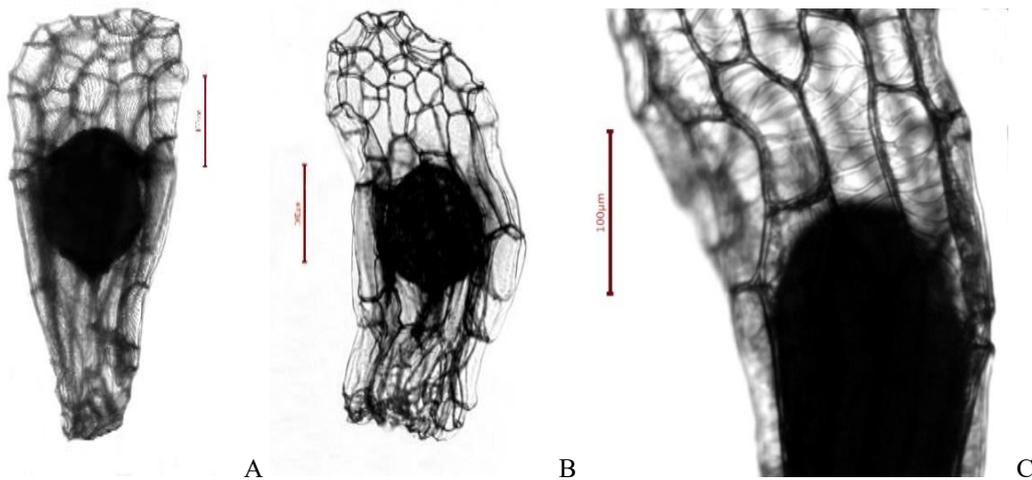


Рис. 2. Семена орхидных Западного Закавказья

А – *Neotinea tridentata*, частые штрихи скульптуры периклиальных стенок; В – *Orchis militaris* subsp. *stevenii*, скульптурный рисунок выражен слабо; С – *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica*, редкие штрихи скульптуры периклиальных стенок.

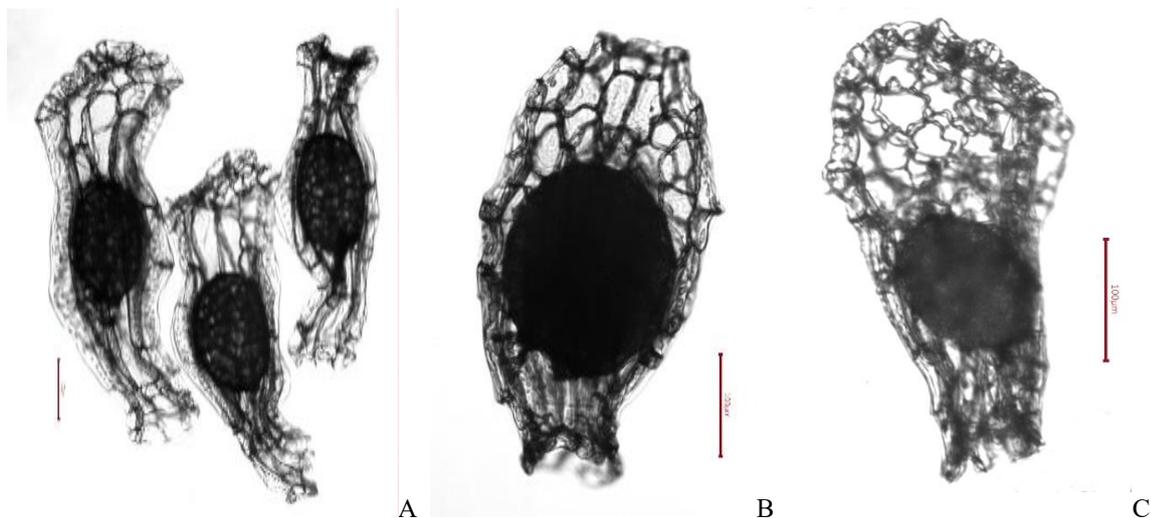


Рис. 3. Семена орхидных Западного Закавказья

А – *Anacamptis laxiflora* subsp. *dielsiana*, петлевидный рисунок антиклинальных стенок; В – *Gymnadenia conopsea*, петлевидный рисунок антиклинальных стенок; С – *Orchis mascula*, извитые антиклинальные стенки халазальной части семени.

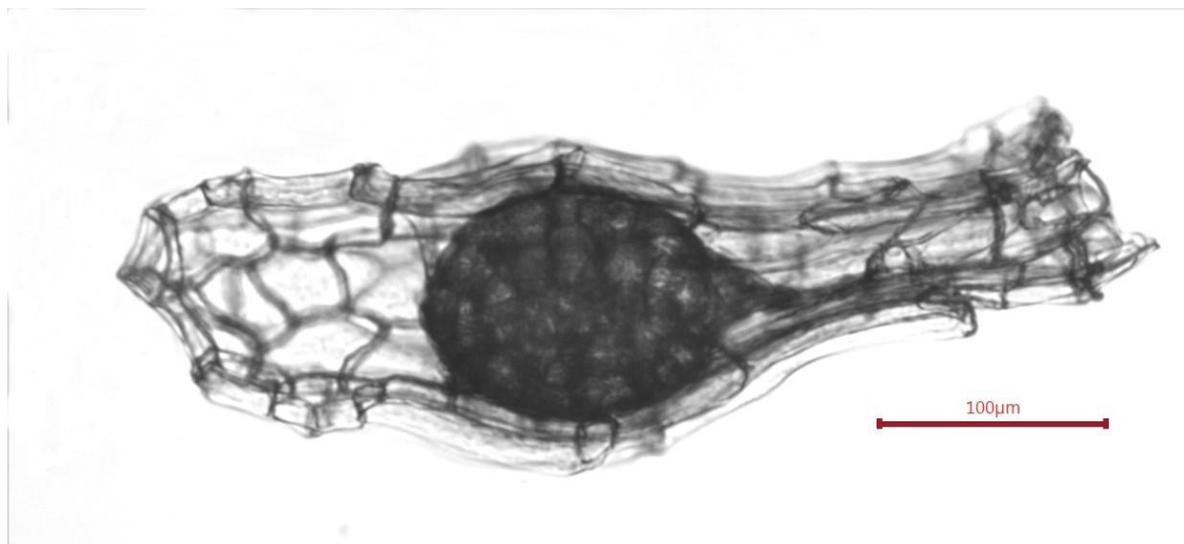


Рис. 4. Семя *Orchis militaris* subsp. *stevenii* с зародышем в проходящем свете
Видны шарообразные клетки зародыша.

Таблица 1

Общие морфологические признаки семян орхидей с указанием местонахождения и даты их обнаружения в Западном Закавказье

Вид	Местонахождение	Дата	Цвет семян	Форма семени	Число клеток вдоль семени	Скульптура клеток оболочки семени	Особые признаки
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Anacamptis laxiflora</i> subsp. <i>dielsiana</i>	Новороссийский р-он, Суджукская лагуна	25.06.16	Светло-коричневый	Удлиненно-грушевидная	7	Утолщения антиклинальных стенок	Петлевидный рисунок антиклинальных стенок
<i>Cephalanthera cuculata</i>	Окр. пос. Джубга Туапсинского р-на, гора Школьная	20.06.16	Светло-желтый	Веретеновидная	16–18	Продольные редкие складки	Толстые стенки клеток
<i>C. longifolia</i>	Окр. пос. Текос Геленджикского р-на	21.07.16	Серовато-желтоватый	Линейная	30–32	Нет	-
<i>C. rubra</i>	Окр. пос. Илларионовка Адлерского р-на	06.08.16	Серовато-желтоватый	Линейная	15–17	Продольные редкие складки	Утолщенные стенки клеток
<i>Coeloglossum viride</i>	Хр. Аибга Адлерского р-на	14.08.15	Ярко-коричневый	Овальная	8–10	Нет	Толстые антиклинальные стенки
<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	Окр. пос. Рассвет Адлерского р-на	03.07.16	Коричнево-желтый	Коротко-веретеновидная	9–11	Редкие штрихи	-
<i>D. romana</i> subsp. <i>georgica</i>	Окр. пос. Текос Геленджикского р-на	21.07.16	Желтовато-коричневый	Грушевидная	9	Четкие редкие штрихи	-
<i>Himantoglossum caprinum</i>	Окр. пос. Верхне-Баканский Новороссийского р-на	21.07.16	Темно-коричневый	Овальная	5–7	Частые косые штрихи	-
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Окр. пос. Джубга Туапсинского р-на, гора Школьная	20.06.16	Коричневый	Овально-грушевидная	7–8	Слабые разводы	Петлевидный рисунок антиклинальных стенок
<i>Neotinea tridentata</i>	Окр. пос. Джубга Туапсинского р-на, гора Школьная	25.06.17	Светло-коричневый	Удлиненно-грушевидная	5	Частые изогнутые штрихи	Контрастная форма клеток

Морфология семян некоторых видов орхидей
(Orchidaceae) Западного Закавказья

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Orchis mascula</i>	Окр. пос. Монастырь Адлерского р-на	27.06.17	Коричневый	Грушевидная	7–8	Нет	Извитые антиклинальные стенки
<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevanii</i>	Окр. пос. Бжид Геленджикского р-на	05.07.17	Коричневый	Грушевидная	6	Слабые волнистые штрихи	-
<i>O. punctulata</i>	Окр. г. Туапсе	01.07.17	Светло-коричневый	Овально-грушевидная	6–8	Нет	Слабые петли антиклинальных стенок
<i>O. simia</i>	Окр. пос. Виноградный Геленджикского р-на	22.06.16	Коричневый	Удлиненно-овальная	5–8	Слабые разводы	Редкие поперечные складки периклинальных стенок
<i>Platanthera bifolia</i>	Окр. пос. Хлебороб Адлерского р-на	10.08.11	Коричневый	Веретеновидная	9–11	Частые косые штрихи	-

Таблица 2

Морфометрические параметры семян орхидей Западного Закавказья

Вид	Размер семени, мкм	Размер зародыша, мкм	Индекс семени	Индекс зародыша	ОС, мм ³ ×10 ⁻³	ОЗ, мм ³ ×10 ⁻³	ОВ, %
	x±m						
<i>Anacamptis laxiflora</i> subsp. <i>dielsiana</i>	535,89±15,58 × 186,88±3,66	158,45±4,68 × 117,62±2,69	2,89±0,08	1,34±0,02	5,07±0,3	1,22±0,079	75,73±1,01
<i>Cephalanthera cuculata</i>	1226,97±19,86 × 235,0±6,46	260,56±5,23 × 168,48±4,56	5,35±0,19	1,57±0,04	18,05±0,99	4,59±0,26	73,46±1,47
<i>C. longifolia</i>	1510,90±30,38 × 212,72±5,42	237,64±4,51 × 140,97±6,12	7,24±0,24	1,76±0,08	18,06±0,85	2,93±0,23	82,92±1,70
<i>C. rubra</i>	1280,61±17,47 × 229,86±4,02	270,62±4,17 × 162,79±2,99	5,62±0,13	1,67±0,03	17,85±0,69	4,42±0,19	74,74±1,14
<i>Coeloglossum viride</i>	443,82±8,41 × 178,48±3,99	178,62±3,50 × 126,85±1,99	2,54±0,05	1,42±0,03	3,98±0,27	1,53±0,07	57,20±1,60
<i>Dactylorhiza urvilleana</i>	1285,99±38,37 × 277,93±7,60	295,96±8,94 × 206,39±5,77	4,68±0,14	1,46±0,04	27,22±1,79	7,02±0,57	73,17±1,56
<i>D. romana</i> subsp. <i>georgica</i>	803,26±17,56 × 203,23±4,64	205,21±4,31 × 146,25±3,30	4,02±0,09	1,42±0,02	9,25±0,46	2,86±0,18	67,78±1,21
<i>Himantoglossum caprinum</i>	402,64±4,35 × 162,84±2,01	147,54±1,93 × 118,20±1,60	2,49±0,03	1,25±0,01	2,83±0,09	1,10±0,04	60,54±1,26
<i>Gymnadenia conopsea</i>	445,04±9,03 × 209,62±4,18	196,85±4,20 × 159,75±2,85	2,14±0,05	1,23±0,02	5,19±0,22	2,70±0,15	46,08±2,69
<i>Neotinea tridentata</i>	453,36±10,82 × 167,30±6,26	149,05±5,54 × 115,56±5,54	2,79±0,12	1,44±0,13	3,46±0,26	1,16±0,13	67,62±2,49
<i>Orchis mascula</i>	372,11±6,24 × 189,81±4,65	131,91±4,39 × 98,50±3,81	1,99±0,05	1,36±0,02	3,62±0,21	0,76±0,08	79,59±1,51
<i>O. militaris</i> subsp. <i>stevanii</i>	451,72±11,16 × 143,46±2,19	135,24±1,95 × 100,96±1,44	3,18±0,09	1,34±0,02	2,46±0,10	0,74±0,03	69,24±1,04
<i>O. punctulata</i>	328,58±6,81 × 149,03±4,75	117,93±3,08 × 88,98±2,06	2,29±0,07	1,33±0,03	2,02±0,13	0,51±0,04	70,58±2,17
<i>O. simia</i>	397,73±5,87 × 184,67±3,84	138,69±2,26 × 101,31±2,07	2,21±0,07	1,38±0,02	3,61±0,16	0,79±0,04	77,48±1,27
<i>Platanthera bifolia</i>	819,18±10,62 × 155,95±1,72	217,04±3,51 × 137,87±1,65	5,28±0,08	1,60±0,02	5,26±0,15	2,19±0,08	68,20±0,95

Примечание к таблице. ОС – объем семени, ОЗ – объем зародыша, ОВ – объем свободного воздушного пространства внутри семени. Цифрами дан средний показатель ± ошибка среднего.

Данные по *C. longifolia* из Калужской области (Хомутовский, 2015) совпадают с полученными нами, но, судя по микрофотографии М. И. Хомутовского, семена из Калужской области имеют несколько другую форму – они менее вытянуты, соответственно, индекс семени у них значительно ниже, чем у причерноморских особей. Размеры семян крымских особей *C. longifolia* и *C. rubra* (Назаров, 2016) несколько меньше, чем у экземпляров, изученных нами. Возможно, это является следствием произрастания особей крымских популяций в более засушливых условиях, характерных для Крыма.

Все эти и другие зафиксированные нами вариации в морфологии семян орхидей, произрастающих в разных частях ареала, говорят о том, что как размеры семян, так и их форма, несмотря на относительную консервативность этих признаков, в определенной степени изменчивы под влиянием экологических факторов или являются следствием продолжительной географической изоляции.

Предварительная оценка специфичности, например, угла наклона штрихов утолщения в скульптурном рисунке поверхности клеток семенной оболочки у тех видов, у которых они хорошо заметны, оценивается нами как низкая. Такой вывод, вопреки мнению N. Güler (Güler, 2016), сделан на основе прямых наблюдений. Углы наклона штрихов по отношению к продольной оси клетки у *Neotinea tridentata* варьируют, и штрихи могут быть названы косо-диагональными, дуговидно-изогнутыми, иногда близкими к продольным. У вышеназванного автора утверждается, что штрихи у этого вида поперечные, и это даже положено в основу ключа для определения видов орхидей Турции по внешним признакам семян. Мы не можем исключать, что отмеченная разница определяется географической изменчивостью видов. Но все же данный факт заставляет более внимательно относиться к выбору значимых диагностических признаков. Тем более, что наблюдения над *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich. показывают варьирование косых штрихов с продольными в присутствии иногда поперечных; аналогичные факты отмечены и для видов рода *Ophrys* L., для *Stevaniella satyrioides* (Stev.) Schlechter и некоторых других видов. В то же время расстояние между штрихами, на наш взгляд, является более специфичным признаком, чем угол наклона. Частые штрихи скульптуры характерны для *N. tridentata*, *P. bifolia*, *H. caprinum* и некоторых других, а большие расстояния между штрихами присущи семенам видов *Dactylorhiza*. Исключение составляет *D. euxina* (Nevski) Czer. с хребта Аибга, у которого нами скульптура не обнаружена вообще. Отсутствие скульптурных утолщений оболочки семени в сочетании с извитыми антиклинальными стенками клеток халазальной области дает комплекс диагностических признаков *O. mascula*, *O. provincialis* Balb. ex DC, но не присуще subgen. *Orchis* sect. *Orchis*, то есть специфичность этого комплекса уже выше, чем у таких признаков, как угол наклона штрихов и их частота. Одновременно необходимо учитывать, что сами по себе отсутствие скульптуры и извилистость антиклинальных стенок по отдельности встречаются и у других таксонов.

Что касается цвета семян, то интенсивность этого показателя меняется даже в пределах одной популяции, трудно поддается объективной оценке и зависит как от экологических факторов, так и от стадии вызревания семян, и потому может быть использована при диагностике лишь в ограниченной степени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Расширение базы данных по морфологии семян орхидей, включающей и качественные, и количественные характеристики, дает все больше возможностей выделения и оценки тех особенностей строения семян, которые могут помочь определению видов в полевых условиях. Последнее обстоятельство необычайно важно в деле охраны и восстановления популяций редких орхидей.

Кроме этой сугубо прагматической задачи, изучение морфологии семян даст дополнительные основания для построения более естественной классификации наземных орхидей нашей флоры, тем более что в список ее включаются все новые и новые виды.

Новые оригинальные данные о морфологии семян орхидей Западного Закавказья добавляют ясности в наши представления об особенностях репродукции этой интереснейшей группы растений, многие из которых внесены в списки редких и исчезающих видов. Объединение этих данных с ранее полученными результатами дает возможность сделать предварительные выводы, в частности о диагностической ценности тех или иных признаков, присущих семенам орхидей.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность коллегам и руководству Сочинского Института РУДН за понимание и поддержку.

Список литературы

- Аверьянова Е. А. Морфология семян некоторых видов орхидных (Orchidaceae) Сочинского Причерноморья // Экосистемы. – 2015. – Вып. 4. – С. 52–57.
- Куропаткин В. В., Ефимов П. Г. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (Orchidaceae) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды // Бот. журн., 2014. – Т. 99, № 5. – С. 555–593.
- Назаров В. В. Семенная продуктивность европейских орхидных. II. Семенная продуктивность цветка и соцветия у видов *Cephalanthera* в Крыму // Экосистемы. – 2016. – Вып. 8. – С. 49–58.
- Хомутовский М. И. Особенности семенной продуктивности *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (Orchidaceae Juss.) на трансформированных территориях в Калужской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук – 2015 – Т. 17, № 4 (4). – С. 658–663.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья – 95, 1995. – 992 с.
- Шибанова Н. Л., Долгих Я. В. Морфометрическая характеристика семян и реальная семенная продуктивность редких видов орхидных Предуралья // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. – 2010. – Вып. 2. – С. 4–6.
- Akçin T.A., Ozdener Y., Akçin A. Taxonomic value of seed characteristic in orchids from Turkey // Belg. J. Bot. – 2010. – Vol. 142, N 2. – P. 124–139.
- Arditti J., Ghani A. K. A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. – 2000. – 145. – P. 367–421.
- Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. 1. Paphiopedilum and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot. – 1979. – Vol. 66, N 10. – P. 1128–1137.
- Barthlott W., Große-Veldmann B., Korotkova N. Orchid seed diversity: A scanning electron microscopy survey. – Berlin: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. – Englera 32, 2014. – 245 p.
- Chase, M. W., Pippen, J. Seed morphology in the Oncidiinae and related subtribes (Orchidaceae) // Syst. Bot. – 1988. – 13. – P. 313–323.
- Dressler R. L. Phylogeny and classification of the orchid family. – Portland, Oregon: Dioscorides Press, 1993. – 278 p.
- Güler N. (2016) Seed micromorphology of *Orchis* Tourn. ex L. (Orchidaceae) and allied genera growing in Edirne province, Turkey // PhytoKeys. – 68. – P. 9–25.
- Healey P. L., Michaud J. D., Arditti J. Morphometry of *Orchid* Seeds. III. Native California and Related Species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // Amer. J. Bot. – 1980. – Vol. 67, N 4. – P. 508–518.
- Verma J., Sharma K., Thakur K., Sembi J. K., Vij S. P. Study on seed morphometry of some threatened Western Himalayan orchids // Turk. J. Bot. – 2014. – 38. – P. 234–251.
- Şeker, Ş., Şenel, G. (2017). Comparative seed micromorphology and morphometry of some orchid species (Orchidaceae) belong to the related *Anacamptis*, *Orchis* and *Neotinea* genera // Biologia. – 2017. – Vol. 72, N 1. – P. 14–23.

Averyanova E. A. Seed morphology of some species of orchids (Orchidaceae) in Western Transcaucasia // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 86–93.

The seed morphology of 15 species of rhizome and tuberoid orchids has been studied. Mature seeds were taken during the dissemination period from the fruits of the middle part of the inflorescences of orchid populations of the Sochi Black Sea Coast, Tuapse, Gelendzhik and Novorossiysk Regions (Western Transcaucasia). Seeds were examined, measured and photographed by a light microscope. Seeds of three species are classified as *Limodorum*-type, the rest as *Orchis*-type. Data are presented on some qualitative (color, shape, sculpture of shell cells) signs of seeds and the results of their quantification (number of cells along the embryo, size and volume of the seed and the embryo, volume of free air space inside the seed, indexes of the seed and the embryo). The data obtained are analyzed in a comparative aspect. Preliminary conclusions on the diagnostic value of several quality characteristics of seeds were made.

Key words: Orchidaceae, seeds, morphology, diagnostic features, Western Transcaucasia.

Поступила в редакцию 11.10.18

УДК 595.733 (470.621)

Материалы к фауне стрекоз (Odonata) Ботанического сада Адыгейского государственного университета

Шаповалов М. И., Коротков Э. А.

*Адыгейский государственный университет
Майкоп, Республика Адыгея, Россия
shapmaksim2017@yandex.ru, korotkov-erik@mail.ru*

В работе приводится список стрекоз, выявленных на территории Ботанического сада Адыгейского государственного университета (Республика Адыгея). Список включает 21 вид из 7 семейств: Calopterygidae – 1 вид, Coenagrionidae – 3, Lestidae – 4, Platycnemididae – 2, Aeshnidae – 4, Gomphidae – 2, Libellulidae – 5. Вид *Gomphus schneideri* Selys, 1850 впервые указывается для Адыгеи и Северо-Западного Кавказа. Из выявленных на территории БС стрекоз три вида относятся к охраняемым: *Anax imperator* Leach, 1815, *Brachytron pratense* (Müller, 1764), *Chalcolestes parvidens* Artobolevsky, 1929.

Ключевые слова: Odonata, одонатофауна, ботанический сад, Республика Адыгея, Северо-Западный Кавказ.

ВВЕДЕНИЕ

Фауна стрекоз Северо-Западного Кавказа имеет более чем 100-летнюю историю изучения и считается хорошо изученной. Первыми исследователями фауны стрекоз Краснодарского края были такие известные энтомологи, как А. Н. Бартенев (1907–1935), А. А. Браунер (1902–1903), Ю. М. Колосов (1915) и др. Однако изученность одонатофауны непосредственно Республики Адыгеи остается недостаточной, отдельные сведения представлены в работах Э. Д. Мейзеля (1940), В. Ю. Стаина (2003), В. Э. Скворцова (2010), М. Ю. Гетманского с соавторами (2017). По обобщенным данным, для Адыгеи указывался 41 вид стрекоз (Стаин, Шаповалов, 2016).

Стрекозы являются важной индикаторной группой, остро реагирующей на изменения не только качества воды в водоеме, где живут личинки, но и структуры самого биотопа (Schindler et al., 2003; Стаин, 2008).

Особое значение приобретают исследования и сохранение энтомофауны в пределах природно-антропогенных резерватов, в роли которых выступают заказники, питомники и ботанические сады.

Ботанический сад Адыгейского государственного университета (БС АГУ) расположен на территории Республики Адыгея (Северо-Западный Кавказ), в 15 км от города Майкопа, близ поселка Красный мост, в излучине реки Курджипс (44°32'16" с. ш. / 40°6'28" в. д.). Высота над уровнем моря – 238 м, площадь БС АГУ – 10,8 га. На территории БС АГУ сохранена естественная растительность приречного леса и пойменного луга площадью 3,5 га; общее биоразнообразие естественной растительности представлено более чем 150 видами (Еднич и др., 2011). На территории БС АГУ расположено несколько пригодных для обитания и размножения водных и амфибиотических насекомых водоемов (пруды), к территории также примыкает река Курджипс.

Территория ботанического сада недостаточно изучена в плане инвентаризации фауны беспозвоночных животных. Ранее проведено предварительное изучение только фауны пауков данной территории, которое позволило выявить 45 видов из 12 семейств (Пономарев и др., 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в ходе полевых исследований в 2017 и 2018 годах, в том числе в рамках практик студентов факультета естествознания. Сбор стрекоз осуществлялся маршрутным методом по стандартной методике. Собрано более 100 особей имаго. Весь приведенный в работе материал хранится в лаборатории биоэкологического мониторинга беспозвоночных животных Адыгеи НИИ Комплексных проблем Адыгейского государственного университета (Майкоп). В качестве определителя использовался Атлас – определитель стрекоз В. Э. Скворцова (2010). В ходе исследований проводилась фотосъемка стрекоз (цифровая фотокамера Canon EOS-1300D, объектив EFS 55-250 мм).

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ СТРЕКОЗ БОТАНИЧЕСКОГО САДА АДЫГЕЙСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Семейство CALOPTERYGIDAE

1. *Calopteryx splendens splendens* (Harris, 1776)

Материал: 13.06.2017 (1♂); 24.06.2017 (3♂); 8.06.2018 (2♂, 1♀); 14.06.2018 (1♀).

Семейство COENAGRIONIDAE

2. *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758)

Материал: 13.06.2017 (1♂); 8.06.2018 (6♂, 2♀).

3. *Coenagrion ponticum* (Bartenev, 1929)

Материал: 24.06.2017 (1♂).

4. *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820)

Материал: 24.06.2017 (1♂); 8.06.2018 (2♂).

Семейство LESTIDAE

5. *Chalcolestes parvidens* Artobolevsky, 1929

Материал: 30.09.2017 (3♂, 1♀); 13.10.2017 (3♂, 2♀); 8.06.2018 (14♂, 19♀).

6. *Lestes barbarus* (Fabricius, 1798)

Материал: 30.09.2017 (2♂, 1♀); 13.10.2017 (1♂).

7. *Lestes dryas* Kirby, 1890 (рис. 1д)

Материал: 24.06.2017 (1♂, 1♀); 28.06.2018 (1♂).

8. *Symplectra fusca* (Vander Linden, 1823)

Материал: 30.09.2017 (1♀); 13.10.2017 (1♂); 23.09.2018 (3♂, 1♀).

Семейство PLATYCENEMIDAE

9. *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771)

Материал: 24.06.2017 (1♂, 3♀); 8.06.2018 (3♂).

10. *Platycnemis latipes* Rambur, 1842

Материал: 8.06.2018 (3♀).

Семейство AESHNIDAE

11. *Aeshna affinis* Vander Linden, 1820 (рис. 1а)

Материал: 28.06.2018 (2♂); 8.08.2018 (2♂).

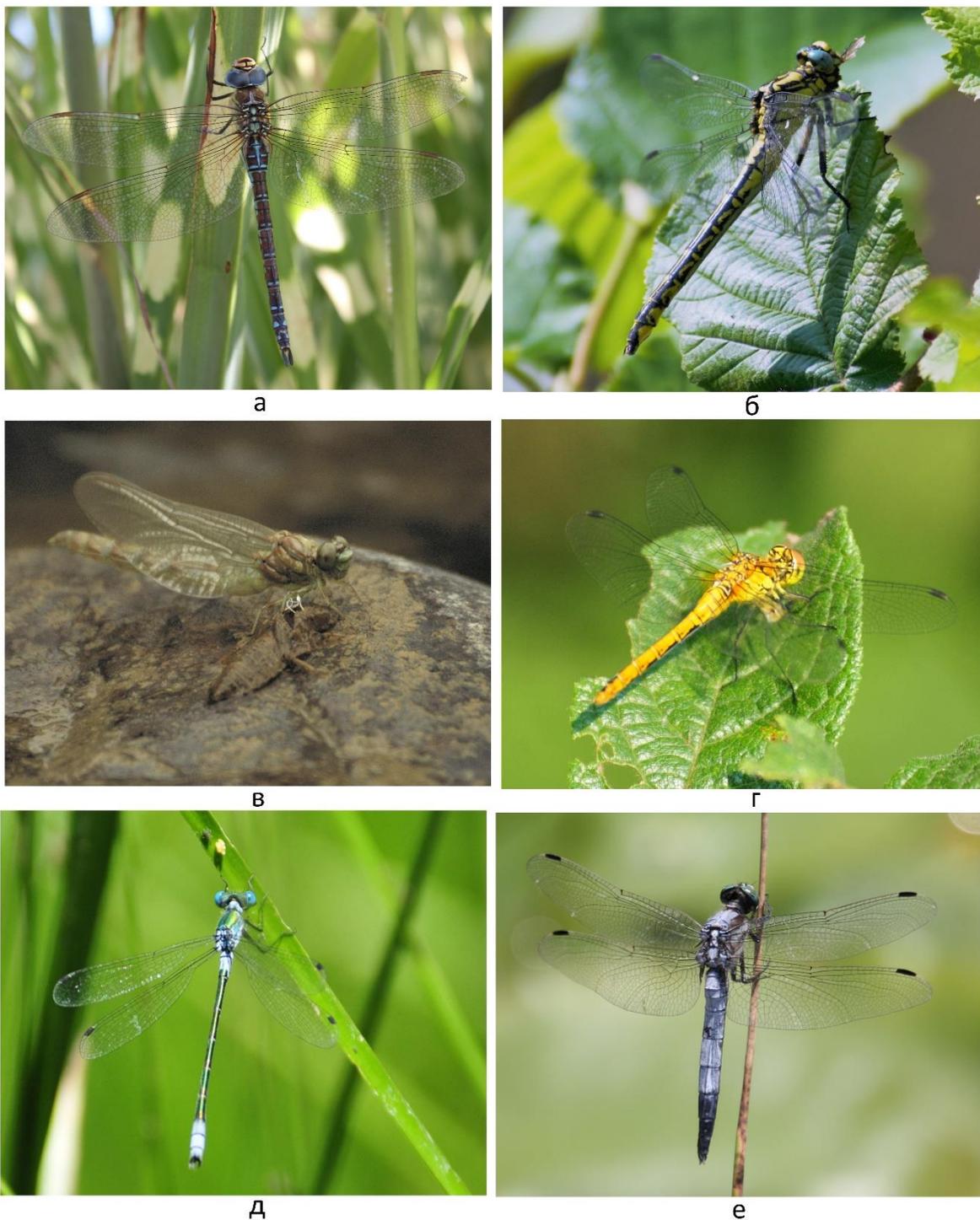


Рис. 1. Стрекозы Ботанического сада Адыгейского государственного университета
а – *Aeshna affinis* (♀); б – *Gomphus schneideri* (♀); в – *Onychogomphus forcipatus forcipatus*, имаго и экзувий (♀); г – *Sympetrum sanguineum* (♀); д – *Lestes dryas* (♂); е – *Orthetrum albistylum* (♂) (фото б–д Д. Ф. Зелеев; а и е – А. Ю. Бескровная).

12. *Aeshna cyanea* (Müller, 1764)
Материал: 30.09.2017 (1♂); 13.10.2017 (2♂).

13. *Anax imperator* Leach, 1815
Материал: 13.06.2017 (3♀).

14. *Brachytron pratense* (Müller, 1764)
Материал: 8.06.2018 (1♂).

Семейство GOMPHIDAE

15. *Onychogomphus forcipatus forcipatus* (Linnaeus, 1758) (рис. 1в)
Материал: 13.10.17 (6 larv.); 8.06.2018 (1♂); 12.06.2018 (1♂, 2♀).

16. *Gomphus schneideri* Selys, 1850 (рис. 1б)
Материал: 14.06.2018 (2♂, 1♀).

На Северном Кавказе был указан из Дагестана (Ильина, Алиев, 2017). Вид впервые указывается для Адыгеи и Северо-Западного Кавказа.

Семейство LIBELLULIDAE

17. *Libellula depressa* Linnaeus, 1758
Материал: 13.06.2017 (6♂, 2♀); 8.06.2018 (1♂); 14.06.2018 (1♂).

18. *Orthetrum albistylum* (Selys, 1848) (рис. 1е).
Материал: 13.06.2017 (3♂); 28.06.2018 (1♂).

19. *Sympetrum sanguineum* (Müller, 1764) (рис. 1г)
Материал: 30.09.2017 (1♂); 14.06.2018 (1♂); 28.06.2018 (1♂).

20. *Sympetrum striolatum* (Charpentier, 1840)
Материал: 8.06.2018 (2♀).

21. *Sympetrum meridionale* (Selys, 1841)
Материал: 30.09.2017 (2♂, 1♀); 13.10.2017 (5♂, 5♀); 23.09.2018 (1♂).

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из выявленных на территории БС АГУ видов стрекоз три вида относятся к охраняемым: *Anax imperator* – включен в Красную книгу РФ, категория 2 – «вид, сокращающийся в численности» (Проект Приказа, 2018); Красную книгу Республики Адыгея (2012), категория 3 РД – «редкий вид»; Красную книгу Краснодарского края (2017) с категорией 4 СК – «специально контролируемый вид»; Красный список МСОП с категорией «наименьшее опасение» – Least Concern, LC ver 3.1 ver.3.1 (Mitra, 2016).

Brachytron pratense – включен в Красную книгу Краснодарского края (2017) с категорией 3 УВ – «уязвимый вид»; Красный список МСОП с категорией «наименьшее опасение» – Least Concern, LC ver 3.1 (Boudot, 2014).

Chalcolestes parvidens – включен в Красную книгу Краснодарского края (2017) с категорией 3 УВ – «уязвимый вид»; Красный список МСОП с категорией «наименьшее опасение» – Least Concern, LC ver 3.1 (Kalkman, 2014). В июне 2018 года данный вид был наиболее массовым и часто встречающимся. На территории БС АГУ в неглубоком, хорошо прогреваемом водоеме, густо окруженном древесной и кустарниковой растительностью, в период 2017 и 2018 годов наблюдалось массовое развитие личинок данного вида. Спаривание самцов и самок отмечено в августе. Самки в сопровождении самцов откладывают яйца в ветви деревьев, свисающие над водой. Яйца зимуют. В году одна генерация.

Разнообразие видового состава стрекоз, присутствие охраняемых видов, а также наличие подходящих для размножения и развития стрекоз местообитаний на территории Ботанического сада АГУ свидетельствуют о его высокой экологической значимости.

Приведенный список стрекоз нельзя считать исчерпывающим, необходимо проведение дальнейших фаунистических исследований на территории БС АГУ.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность Д. Ф. Зелееву (Ульяновский госуниверситет) и А. Ю. Бескровной (Ботанический сад Адыгейского госуниверситета) за предоставленные фотографии стрекоз, Т. Н. Толстиковой, директору Ботанического сада Адыгейского госуниверситета, – за содействие в организации исследований на территории Ботанического сада.

Список литературы

- Гетманский М. Ю., Шаповалов М. И., Сапрыкин М. А., Садыков Р. К. Экологическое значение рефугиума «Шапсугский» для сохранения биоразнообразия равнинной зоны Республики Адыгея // Актуальные проблемы химии, биологии и биотехнологии: Материалы XI Всероссийской научной конференции (18–20 мая 2017 г.); Сев.-Осет. гос. ун-т им. К. Л. Хетагурова. – Владикавказ: ИПЦ СОГУ, 2017. – С. 120–127.
- Еднич Е. М., Толстикова Т. Н., Дьякова И. Н. Ботанический сад Адыгейского государственного университета – научно-образовательный центр и объект природного и культурного наследия в урбанизированной среде // Вестник ИрГСХА. – 2011. – Т. 2, № 44. – С. 69–76.
- Ильина Е. В., Алиев М. А. Новые интересные находки стрекоз (Odonata) на федеральных ООПТ Республики Дагестан // Труды Государственного природного заповедника «Дагестанский». – 2017. – Вып. 13. – С. 54–57.
- Красная книга Республики Адыгея: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения объекты животного и растительного мира: в 2 ч. Ч. 2.: Животные. – Майкоп, 2012. – 376 с.
- Красная книга Краснодарского края. Животные. – Краснодар, 2017. – 720 с.
- Мейзель Э. Д. Предварительный список насекомых Кавказского заповедника // Научный архив кавказского государственного заповедника. – 1940. – Рукопись № 132.
- Пономарев А. В., Шаповалов М. И., Лаптева Л. О. Материалы к изучению фауны пауков (Arachnida: Aranei) Ботанического сада Адыгейского государственного университета // Биоразнообразие. Биоконсервация. Биомониторинг: Сборник мат. II Междунар. научно-практической конф. (14–16 октября 2015). – Майкоп: Изд-во АГУ, 2015. – С. 67–70.
- Проект Приказа Министерства природных ресурсов и экологии РФ «Об утверждении Списков объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации» (подготовлен Минприроды России 22.05.2018) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/56653656/>.
- Скворцов В. Э. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа: Атлас-определитель. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 623 с.
- Стаин В. Ю. Стрекозы Северного Кавказа: фауна, зоогеография, экология: дис. ... к. б. н.: 03.00.09. – Воронеж, 2003. – 221 с.
- Стаин В. Ю. Влияние техногенного загрязнения на формирование структуры одонатообществ проточных водоемов Северного Причерноморья // Сборник трудов: III Всероссийская конференция по водной токсикологии, посвященная памяти Б. А. Флерова. 2008. – С. 153–157.
- Стаин В. Ю., Шаповалов М. И. Стрекозы (Odonata) Северо-Западного Кавказа: таксономический состав и перспективы зоологических исследований // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы VI Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. – Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2016. – С. 139–150.
- Boudot J.-P. *Brachytron pratense*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T165514A19156286.en>
- Kalkman V. J. *Chalcolestes parvidens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T165493A19165141.en>.
- Mitra A. *Anax imperator*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T59812A72311295.en>.
- Schindler M., Fesl C., Chovanec A. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach // Hydrobiologia. – 2003. – Vol. 497. – P. 169–180.

Shapovalov M.I., Korotkov E.A. Materials to the fauna of dragonflies (Odonata) of the botanical garden of Adyghe State University // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 94–98.

The paper provides a list of dragonflies identified on the territory of the Botanical garden of the Adyghe State University (Republic of Adygheya). The list includes 21 species from 7 families: Calopterygidae – 1 species, Coenagrionidae – 3, Lestidae – 4, Platynemididae – 2, Aeshnidae – 4, Gomphidae – 2, Libellulidae – 5. *Gomphus schneideri* Selys, 1850 are recorded to Adygheya and the North-Western Caucasus for the first time. Of the identified in the Botanical garden dragonflies, three species are protected: *Anax imperator* Leach, 1815, *Brachytron pratense* (Müller, 1764), *Chalcolestes parvidens* Artobolevsky, 1929.

Key words: Odonata, dragonflies, odonatofauna, botanical garden, Adyghe Republic, North-West Caucasus.

Поступила в редакцию 08.08.18

УДК 595.799:638.142

Влияние конструктивных особенностей ульев Фабра на их привлекательность для пчел-осмий *Osmia bicornis* (L.) и *O. cornuta* (Latr.) (Apoidea, Megachilidae). Сообщение II. Ориентация в пространстве и затенение гнездовых полостей

Иванов С. П.¹, Жидков В. Ю.^{1,2}, Гауль Абдулсалам М. А.¹

¹Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия

²Национальный природный парк «Тарханкутский»
Черноморское, Республика Крым, Россия
spi2006@list.ru, aravar@list.ru

Приводятся результаты экспериментальных исследований по выявлению влияния положения в пространстве и затенения гнездовых каналов в ульях Фабра на их заселение двумя видами пчел-осмий: *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) и *O. cornuta* (Latreille, 1805). Выявлены отличия в привлекательности для пчел ульев, расположенных на разной высоте относительно поверхности земли. Ульи, расположенные на высоте 2 м, заселялись самками *O. bicornis* на 36 %, а самками *O. cornuta* – на 30 %; на высоте 1 м над поверхностью почвы – на 46 и 45 %; расположенные на поверхности земли – на 16 и 24 %; расположенные на глубине 0,2 м ниже поверхности почвы – на 2,2 % и на 1,7 % соответственно. В отдельном эксперименте при расположении ульев Фабра на стене многоэтажного здания процент их заселения последовательно убывал от первого этажа к девятому, снижаясь от 50 % на первом до 10 % на последнем этаже. При заселении ульев, ориентированных лицевыми стенками на разные стороны света, оба вида отдавали предпочтение ульям, ориентированными на юг. По результатам специальных экспериментов показано, что этот выбор связан с большей освещенностью лицевой стенки, обращенной на юг, а не собственно с направлением на юг. Выявлены существенные отличия в привлекательности каналов различной ориентации относительно линии горизонта. Каналы, расположенные горизонтально, заселялись самками *O. bicornis* на 28 %, а *O. cornuta* – на 38 %; расположенные вертикально отверстием вверх – на 23 и 13 %; под углом 45° отверстием вверх – на 27 и 19 %; под углом 45° отверстием вниз – на 14 и 22 %; вертикально отверстием вниз – на 7,1 и 6,7 % соответственно. Выявлены существенные отличия в привлекательности каналов в зависимости от степени затенения гнездового канала и расположения участка затенения. Каналы, затененные по всей длине трубки, заселялись самками *O. bicornis* на 46 %, а *O. cornuta* – на 74 %; затененные на одну треть длины от дна трубки – на 20 и 27 %; затененные на небольшую длину у дна трубки – на 19 и 16 %; затененные на одну треть длины от входного отверстия трубки – на 9 и 16 %; затененные на одну треть посередине трубки – на 13 и 12 %; без затенения – на 22 и 13 % соответственно. Самками *O. cornuta* варианты опыта в той же последовательности заселялись на 74, 27, 16, 16, 12, 13 % соответственно. В целом, самки *O. bicornis* проявили большую экологическую валентность к условиям гнездования по сравнению с самками *O. cornuta*, что проявилось в более равномерном распределении самок *O. bicornis* по вариантам опытов.

Ключевые слова: улей Фабра, ориентация в пространстве гнездовой полости, затенение гнездовой полости, разведение пчел-осмий, *Osmia bicornis*, *Osmia cornuta*.

ВВЕДЕНИЕ

В первом сообщении (Иванов и др., 2018) освещены результаты экспериментальных исследований по выявлению влияния конструктивных особенностей передней стенки ульев Фабра на их привлекательность для самок двух видов пчел-осмий: *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) и *Osmia cornuta* (Latreille, 1805). Было установлено, что оба вида пчел отдавали предпочтение ульям, лицевая часть которых была частично прикрыта щитиком, бортиками или жалюзи. При этом в целом процент заселения открытых участков был выше у *O. cornuta*, а закрытых у *O. bicornis*. Ульи, снабженные жалюзи с пластинами, наклоненными вниз, заселялись самками *O. cornuta* в 2,6 раза охотнее, чем ульи с жалюзи,

пластины которых повернуты вверх. Для *O. bicornis* эти же варианты ориентации жалюзи оказались приемлемы в равной степени. Для обоих видов оказались равнозначными варианты ульев с горизонтальным и вертикальным расположением пластин жалюзи, перпендикулярно установленным к плоскости лицевой части улья.

Таким образом, было показано, что использование щитика, прикрывающего полностью или частично лицевую сторону улья Фабра, а также жалюзи с разным положением пластин оказывают избирательное и в ряде случаев существенное влияние на привлекательность ульев для самок двух изученных видов пчел-осмий.

При этом было установлено, что конструктивные особенности лицевой стороны улья имеют большее значение для самок *O. cornuta* по сравнению с самками *O. bicornis*.

Цель исследований, представленных в данном сообщении, – оценка значения высоты установки ульев Фабра относительно поверхности земли, ориентации их по сторонам света, наклона гнездовых полостей, а также влияния степени и характера затенения гнездовой полости для двух видов пчел-осмий: *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) и *O. cornuta* (Latreille, 1805).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты по выявлению влияния ориентации гнездовых полостей в пространстве и их качества на заселяемость ульев Фабра самками двух видов пчел-осмий – *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) и *Osmia cornuta* (Latreille, 1805) – проводились в Крыму в сезоны 2013–2017 годов. Экспериментальные ульи устанавливались в пригороде города Симферополя, территория которого была застроена одноэтажными жилыми домами с приусадебными участками, на которых произрастали в большом количестве плодовые и другие энтомофильные растения.

В ходе исследований пчелы изученных видов привлекались в ульи Фабра, в которых в качестве гнездовых полостей использовались связки отрезков пустотелых стеблей тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) длиной 20–30 см и диаметром от 7 до 10 мм (рис. 1–2).

Стебли тростника разрезались на отдельные отрезки острым ножом или диском, закрепленным в угловой шлифовальной машине – «болгарке» (рис. 1). Если срезы делались над или под междоузлием, то получались трубки, открытые с одной стороны и закрытые междоузлием с другой, то есть получались трубки с одним гнездовым каналом. Такие трубки, открытые с одной стороны, использовались в односторонних ульях (рис. 3–5). Для удобства наблюдений трубки с косым срезом после связывания в пучок разворачивались вдоль своей оси так, чтобы все плоскости срезов были ориентированы в одну сторону, а сами пучки при закреплении в улье ориентировались срезами в сторону наблюдателя.

Если стебли тростника разрезались посередине междоузлий, то получались трубки, которые могли быть использованы пчелами для строительства гнезда с двух сторон. Связки из таких трубок использовались для изготовления двусторонних ульев (рис. 6).

В некоторых опытах при изготовлении ульев использовались бумажные трубки, свернутые из писчей бумаги (рис. 7–10).

Конструкция улья выбиралась в зависимости от цели эксперимента. В разных экспериментах было использовано разное количество ульев, разной конструкции, в которых было привлечено разное количество пчел, поэтому объем материала, использованного в каждом случае, а также конструктивные особенности ульев и условия их установки приводятся нами ниже в следующем разделе при представлении результатов отдельных экспериментов.

Для заселения ульев использовались самки из подсадных гнезд прошлого года заселения, в ячейках которых находились молодые самки и самцы. Подсадные гнезда перед установкой в ульи вскрывались для очистки ячеек от клептопаразитов, погибших на преимагинальных стадиях развития пчел, и подсчета самок в коконах.



Рис. 1–6. Подготовка к сборке и внешний вид некоторых ульев Фабра, использованных в экспериментах

1 – резка стеблей тростника; 2 – связки из отрезков стеблей тростника, подготовленные для сборки ульев; 3 – улей, подготовленный для выявления значения наклона гнездовой полости относительно горизонта; 4–5 – экспериментальные ульи, подготовленные для выявления значения направления светового потока; 6 – экспериментальные ульи, подготовленные для выявления значения ориентации каналов по сторонам света.

Обработку данных проводили с использованием программ Excel, Statistica 5.5. Фотографии сделаны с помощью камеры Canon EOS Rebel T2i.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Влияние высоты расположения улья. В первом эксперименте по оценке значения высоты установки улья относительно уровня земли пчелам предлагалось четыре варианта установки улья: на высоте 2 метра, 1 метра, на уровне земли и ниже уровня земли на 0,2 метра. В последнем случае ульи устанавливались на дне небольшой ямы соответствующей глубины и ширины, обеспечивающей подлет пчел к гнездовым трубкам. Ульи представляли собой связки из 190 отрезков стеблей тростника. Ульи привязывались к забору из крупной железной сетки, каждый на соответствующей высоте над землей. В данном опыте использовалось 500 подсадных самок *O. bicornis* и 250 самок *O. cornuta*. Материнские гнезда с подсадными самками распределялись между ульями, расположенными на разной высоте, равномерно. Число самок пчел *O. bicornis*, заселивших экспериментальные ульи в этом опыте, равно 323, *O. cornuta* – 121. Распределение самок пчел по вариантам опыта оценивалось по числу гнезд, построенных самками соответствующего вида в ульях соответствующего варианта.

Результаты заселения ульев, установленных на разной высоте, представлены на рисунке 11. Для обоих видов наиболее привлекательными оказались ульи, установленные на высоте 1 метр над уровнем земли. При этом самки *O. bicornis* из двух вариантов ульев, установленных выше и ниже оптимальной высоты в 1 метр, проявили явно больший интерес к ульям, расположенным выше оптимальной высоты, а самки *O. cornuta* более равномерно заселили эти два варианта, отдав лишь небольшое предпочтение ульям, расположенным выше одного метра. К ульям, которые располагались ниже поверхности земли, ни один из видов пчел не проявил заметного интереса – такие ульи заселялись единично.



Рис. 7–10. Изготовление ульев Фабра в виде дисков с использованием бумажных трубок (7–10) и ульи, закрепленные в вертикальном (9) и горизонтальном (10) положении

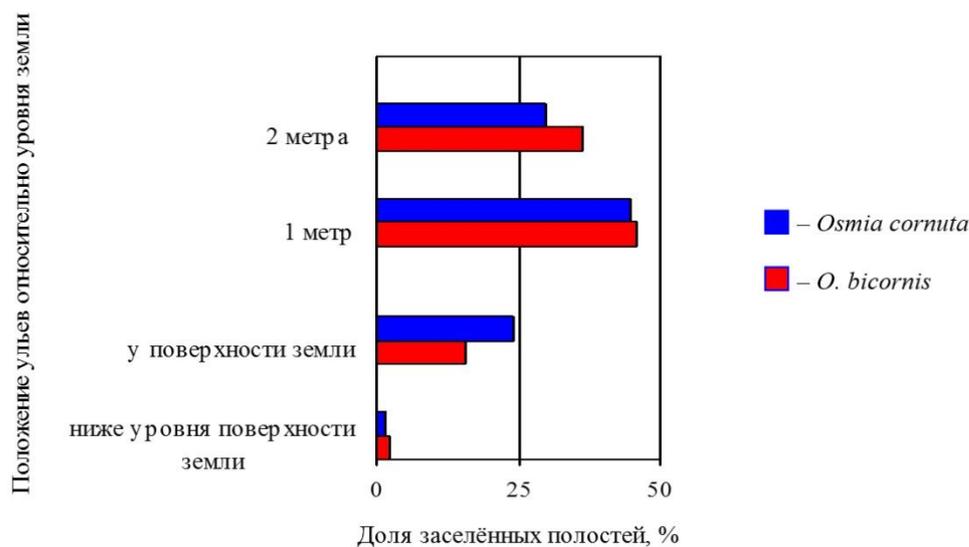


Рис. 11. Заселяемость дикими пчелами ульев Фабра, расположенных на разной высоте над поверхностью земли

В отдельном эксперименте при расположении ульев Фабра на стене многоэтажного здания процент их заселения последовательно убывал от первого этажа к девятому, снижаясь от 50 % до 10 % на последнем этаже.

Влияние ориентации лицевой стороны улья по сторонам света и освещенности. Выявление значения ориентации ульев по сторонам света и освещенности передней части гнездовых блоков проводилось в ходе эксперимента, схема которого представлена на рисунке 12. Ульи представляли собой два гнездовых блока из связок стеблей тростника, скрепленных вместе так, что летковые отверстия блоков были направлены навстречу друг другу

(рис. 4 и 5). В эксперименте использовались три варианта установки ульев (рис. 12).

В первом варианте установки улья (рис. 5 и 12 А) гнездовые блоки размещались под навесом, в результате чего блок улья, направленный летковыми отверстиями на север, освещался лучше, чем блок, обращенный летковыми отверстиями на юг. Во втором варианте улей был установлен так, что летки обоих гнездовых блоков освещались одинаково (рис. 4 и 12 Б). В третьем варианте блок, обращенный на юг, освещался лучше, чем блок, обращенный на север (рис. 4 и 12 В). При выборе гнездовой трубки пчелы отдавали предпочтение более освещенным блокам улья вне зависимости от их ориентации по сторонам света.

Аналогичные результаты получены с использованием ульев с круговым расположением входных отверстий (рис. 6, 10), то есть при заселении ульев с трубками, ориентированными в разные стороны света, оба вида отдавали предпочтение трубкам, ориентированными на юг. И в этом случае пчелы отдавали предпочтение более освещенным трубкам вне зависимости от их ориентации по сторонам света. Результаты заселения ульев в этом эксперименте свидетельствуют, что решающее значение для пчел при выборе гнездовой трубки имеет освещенность, а не ориентация относительно сторон света. Однако нельзя исключить лишь косвенное значение освещенности (см. текст в разделе «Обсуждение»).

Влияние наклона гнездового канала. Эксперимент по выявлению привлекательности для самок каналов, расположенных под разным углом наклона относительно линии горизонта, был проведен с использованием специально изготовленных ульев (рис. 3 и 9). Результаты заселения самками двух видов пчел-осмий каналов разного наклона представлены на рисунке 13.

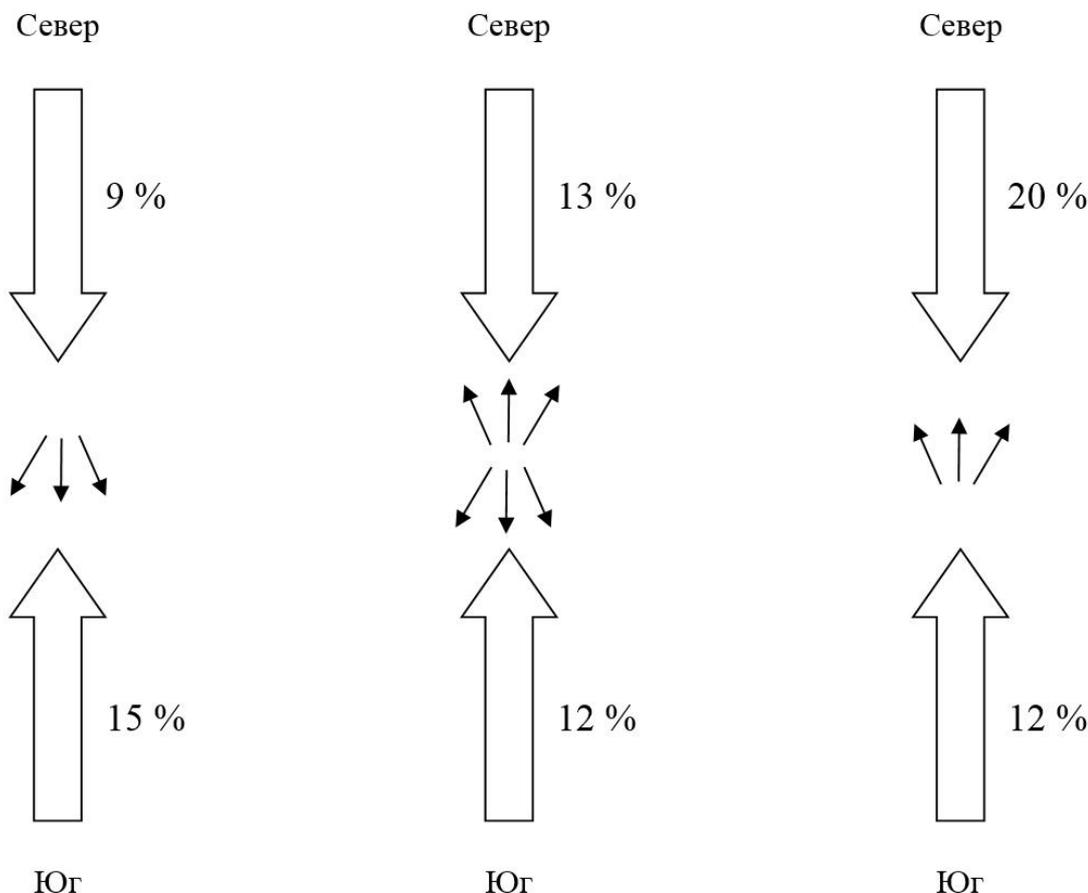


Рис. 12. Схема расположения гнездовых блоков в трех экспериментальных ульях и результаты их заселения самками пчел *Osmia bicornis*

Большие стрелки показывают ориентацию гнездовых блоков в ульях относительно сторон света. Большие стрелки указывают, на какую сторону света направлены выходы (летки) гнездовых каналов блока. Малые стрелки указывают направление светового потока. Рядом с каждым блоком указан процент заселенных каналов.

Самки *O. bicornis* наиболее охотно заселяли каналы, расположенные горизонтально (28%), и несколько менее охотно каналы, расположенные с наклоном вверх (27%) и вертикально отверстием вверх (23%). Заметно менее охотно заселялись полости с наклоном вниз и вертикальные отверстием вниз (14,2 и 7,1% соответственно). Самки *O. cornuta* проявили более явное предпочтение горизонтальным каналам – 38,0%, значительно меньший и почти равный процент заселения отмечен для каналов с положительным и отрицательным наклоном (19,0 и 21,5% соответственно), как и для каналов, расположенных вертикально отверстием вверх – 12,5%, и совсем небольшой для каналов, расположенных вертикально отверстием вниз – 6,7%. В целом, различия между видами в этом эксперименте состоят в том, что самки *O. bicornis* более равномерно распределились по вариантам опыта с горизонтальными, вертикальными (отверстием вверх) и наклонными (отверстием вверх) каналами, а самки *O. cornuta* продемонстрировали большую толерантность к каналам с отрицательным наклоном.

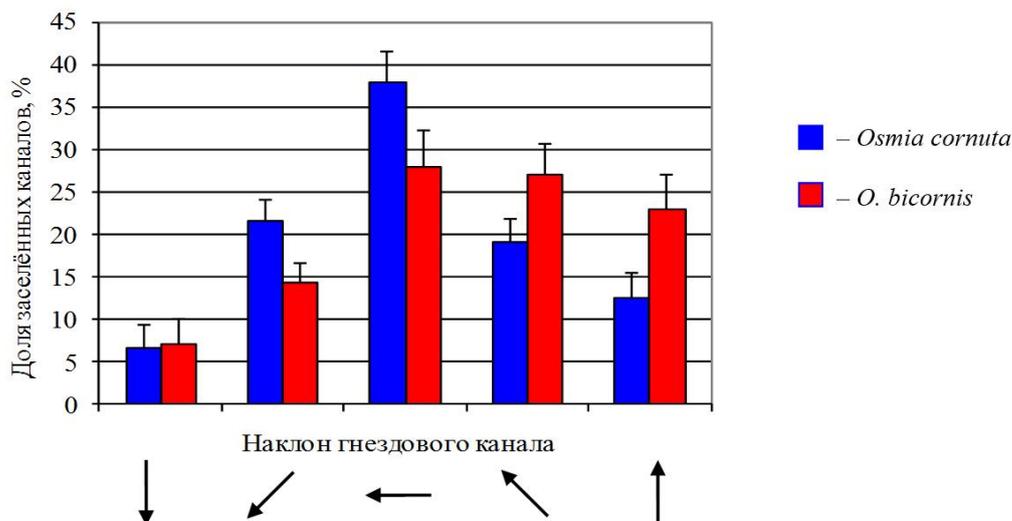


Рис. 13. Заселяемость гнездовых каналов в зависимости от их наклона

Влияние затененности гнездового канала. Предварительные данные о влиянии затенения гнездовых каналов на их заселение самками *O. cornuta* и *O. bicornis* и подробное описание методики проведения эксперимента опубликованы ранее (Иванов и др., 2013). В данной статье мы приводим краткое описание методики, даем более полную информацию о полученных результатах и новую интерпретацию полученных ранее данных.

В эксперименте по выявлению влияния затенения гнездовой полости пчелам предлагалось 6 вариантов затенения трубок (рис. 14). Гнездовые трубки из обрезков стеблей тростника обворачивались снаружи черной бумагой по всей длине трубки (рис. 14-1), на одну треть у дна (рис. 14-2), у входа (рис. 14-4) и посередине (рис. 14-5) трубки. В одном из вариантов (рис. 14-3) трубка затенялась на коротком участке у ее дна в месте, где обычно строится первая ячейка гнезда. В качестве контроля использовались не затененные трубки (рис. 14-6). Подготовленные таким образом трубки в один слой закреплялись на южной солнечной стене здания.

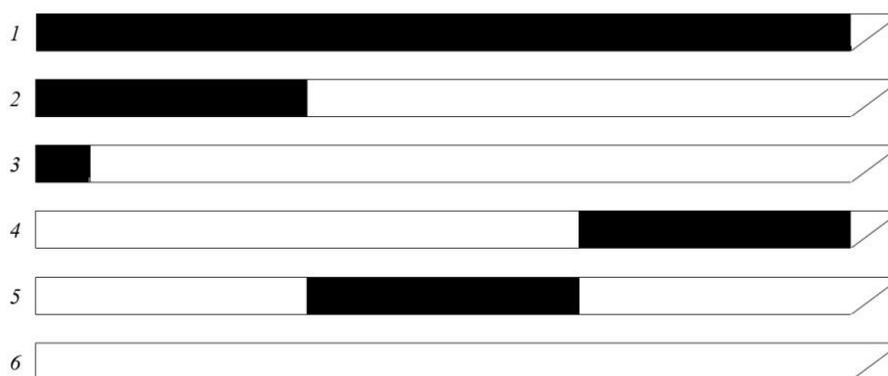


Рис. 14. Схематическое изображение гнездовых трубок, использованных в эксперименте по выявлению влияния степени и характера затенения гнездовой полости

1 – затенение полости по всей длине трубки; 2 – затенение полости на одну треть длины, начиная от дна трубки; 3 – затенение полости у дна трубки; 4 – затенение полости на одну треть длины, начиная от входного отверстия трубки; 5 – затенение полости на одну треть посередине трубки; 6 – полость без дополнительного затенения.

Подсчеты заселенности трубок этих 6 вариантов показали, что оба вида пчел отдали предпочтение полностью затененным трубкам (рис. 15, вариант 1).

Следующим по предпочтению в заселении вариантом для *O. cornuta* оказался вариант затенения одной трети трубки у дна (вариант 2), а для *O. bicornis* – незатененной трубки (вариант 6). Для *O. cornuta* все варианты, кроме первых двух, оказались привлекательны практически в одинаковой степени. Обращает внимание почти равная привлекательность для *O. bicornis* 2-го и 3-го вариантов. Это свидетельствует, что затененность трубки оценивается самками этого вида прежде всего в месте предполагаемого строительства ячеек, а не всего канала на всем его протяжении.

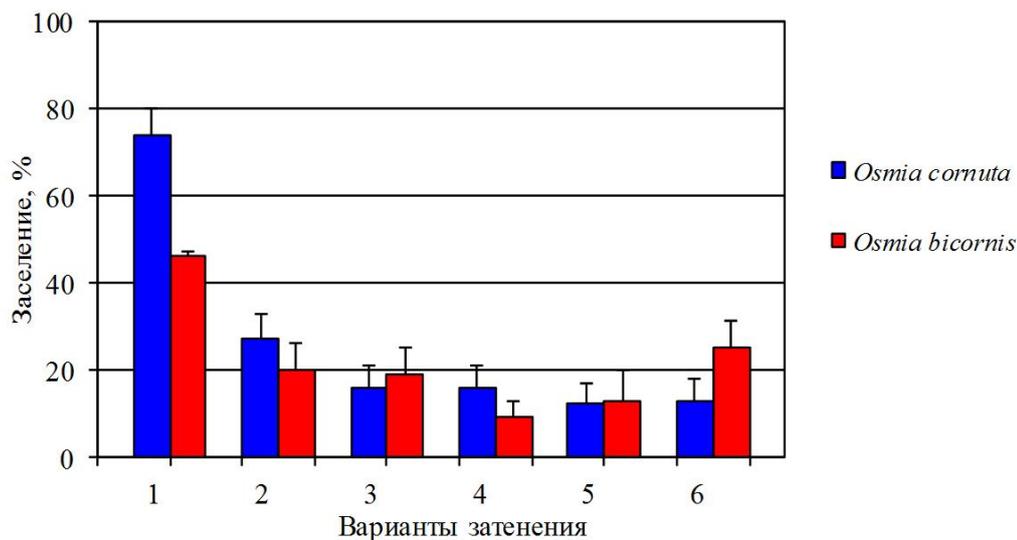


Рис. 15. Результаты заселения гнездовых полостей разной степени и характера затенения

Схематические изображения вариантов затенения полостей представлены на рисунке 7.

Возможно, что такая дифференциальная оценка освещенности в меньшей мере присуща самкам *O. cornuta*. Отдавая предпочтение полностью затененным каналам и каналам, затененным на одну треть в начале трубки, самки этого вида проявили неспособность отличать все остальные варианты дробного затенения гнездовых каналов. В целом, самки *O. bicornis* более равномерно распределились по вариантам опыта за счет менее выраженного предпочтения полностью затененным каналам и относительно хорошего заселения каналов без всякого затенения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Разведение диких одиночных пчел с использованием ульев Фабра для опыления энтомофильных культур получает все большее распространение. Так, в США для опыления садовых культур широко используют *Osmia lignaria* (Bosch, Kemp, 2000; Bosch et al., 2006). Кроме того, для этих же целей сюда завезли из Европы еще два вида пчел: *O. cornuta* и *O. bicornis* (Torchio, Asensio, 1985). Для опыления бобовых культур используются: *O. caerulea* в Европе (Tasei, 1972; Волошина, 1984; Зинченко, 1984 и в США (Parker, 1981), *O. latreillei* – в Израиле (Lupo, 1984), *O. ribifloris* – в США (Torchio, 1990) и др. Использование разных видов пчел для опыления разных культур объясняется специализацией отдельных видов пчел в отношении опыляемых растений. Не в меньшей мере отдельные виды пчел специализированы и в отношении выбора мест гнездования, использования разных субстратов и строительного материала для изготовления ячеек гнезд (Радченко, Песенко, 1994; Michener, 2007). Из этого следует, что успех в разведении диких пчел того или иного вида в значительной мере зависит от того, насколько в конструкции

ульев учтены потребности пчел, насколько искусственные гнездилища соответствуют природным условиям гнездования конкретных видов пчел. Неслучайно разрабатываемые и уже используемые конструкции ульев, как правило, в той или иной степени видоспецифичны (Песенко, 1982; Terpedino, Torchio, 1989; Олифир, 1990; Иванов, 1996; Иванов, 2005а, 2005б; Радченко, Иванов, 2004; Иванов, Жидков, 2017 и др.). Как показали специальные исследования, дикие одиночные пчелы обладают высокоразвитыми гнездостроительными инстинктами. Экспериментально установлены и оценены их способности в целенаправленном выборе субстрата гнездования, оценке параметров гнездовой полости, контрастности входных отверстий гнездовых полостей, ориентации в пределах гнездовых блоков улья (Иванов и др., 1992; Иванов, Зданевич, 2000; Иванов, 2001, 2005; Иванов и др., 2013, 2014). Стоит отметить при этом, что, во-первых, дикие пчелы не уступают в развитии инстинктов общественным видам (Campan, Lehrer, 2002). И, во-вторых, отдельные виды пчел проявляют разный уровень развития тех или иных способностей.

Наши исследования показали отличия двух видов пчел-осмий по всем исследованным проявлениям гнездостроительного инстинкта. Впервые исследованы такие аспекты, как ориентация гнездовых каналов в пространстве, затенение гнездовой полости, установлен приоритет освещенности ульев по сравнению с ориентацией по сторонам света. В последнем случае есть необходимость продолжить исследования, так как возможно, что освещенность является не решающим фактором, а только сопутствующим или даже косвенным. Следует экспериментально проверить возможность первостепенного значения направления первого полета к улью, которое, как правило, совпадает с направлением светового потока.

В заключение обсуждения результатов наших исследований следует отметить, что полученные данные могут использоваться не только для совершенствования ульев Фабра, используемых для разведения диких пчел, но и для улучшения искусственных конструкций, используемых для поддержки популяций диких пчел в местах естественного гнездования, то есть в природоохранных целях (Иванов, 1984), оптимизации конструкций гостиниц для пчел, которые используются в целях экологического просвещения, и конструкций гнездушек, используемых в разных целях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментальные исследования по выявлению влияния положения в пространстве и затенения гнездовых полостей в ульях Фабра на их привлекательность для самок пчел-осмий: *Osmia bicornis* и *O. cornuta* (Apoidea, Megachilidae) показали, что эти два фактора имеют разное значение для самок этих двух видов пчел.

Выявлены отличия в привлекательности полостей, расположенных на разной высоте от поверхности почвы в пределах до 2-х метров. Полости, расположенные на глубине 0,2 м ниже поверхности почвы, заселялись самками *O. bicornis* на 2,2 %, *O. cornuta* – на 1,7 %; расположенные на поверхности почвы – на 16 и 24 %; на высоте 1 м над поверхностью почвы – на 46 и 45 %; на высоте 2 м – на 36 и на 30 % соответственно.

В эксперименте с расположением ульев Фабра на стене многоэтажного здания процент их заселения последовательно убывал от первого этажа к девятому, снижаясь от 50 % до 10 % на последнем этаже. При этом отрицательное влияние высоты на выбор места гнездования в меньшей степени сказывалось на самок *O. bicornis* по сравнению с самками *O. cornuta*.

При заселении ульев, ориентированных лицевыми стенками на разные стороны света, оба вида отдавали предпочтение ульям, ориентированным на юг. В результате специальных экспериментов установлено, что этот выбор связан с большей освещенностью лицевой стенки, обращенной на юг, а не собственно с направлением на юг.

Выявлены существенные отличия в привлекательности каналов разного наклона относительно линии горизонта. Самки *O. bicornis* наиболее охотно заселяли каналы, расположенные горизонтально (28 %), и несколько менее охотно каналы, расположенные с наклоном вверх (27 %) и вертикально отверстием вверх (23 %). Заметно менее охотно заселялись полости с наклоном вниз и вертикальные отверстием вниз (14,2 и 7,1 % соответственно). Самки *O. cornuta* проявили более явное предпочтение горизонтальным

каналам – 38,0 %, значительно меньший и почти равный процент заселения отмечен для каналов с положительным и отрицательным наклоном (19,0 и 21,5 % соответственно), каналы, расположенные вертикально отверстием вверх, заселялись менее охотно – 12,5 %, и совсем небольшой процент заселения отмечен для каналов, расположенных вертикально отверстием вниз, – 6,7 %. В целом, различия между видами в этом эксперименте состоят в том, что самки *O. bicornis* более равномерно распределились по вариантам опыта с горизонтальными, вертикальными отверстием вверх и наклонными отверстием вверх каналами, а самки *O. cornuta* продемонстрировали большую толерантность к каналам с отрицательным наклоном.

Выявлены существенные отличия в привлекательности каналов в зависимости от степени затенения гнездовой полости, а для каналов, затененных частично, – от расположения участка затенения относительно входа в канал. Каналы, затененные по всей длине трубки, заселялись самками обоих видов наиболее охотно – *O. bicornis* на 46 %, а *O. cornuta* на 74 %. Каналы, затененные на одну треть длины от дна трубки, заселялись самками *O. bicornis* и *O. cornuta* на 20 и 27 %; затененные на небольшую длину у дна канала – на 19 и 16 %; затененные на одну треть длины канала, начиная от входного отверстия трубки – на 9 и 16 %; затененные на одну треть посередине канала – на 13 и 12 %; трубки без затенения – на 22 и 13 % соответственно. Среди полостей с частичным затенением канала самки обоих видов отдавали предпочтение каналам, затененным в глубине. В целом, самки *O. bicornis* более равномерно распределились по вариантам опыта за счет менее выраженного предпочтения полностью затененным каналам и относительно хорошего заселения каналов без всякого затенения.

Список литературы

- Волошина Т. А. Перспективы введения в культуру местных видов диких одиночных пчел – опылителей люцерны // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1984. – Т. 128. – С. 87–93.
- Зинченко Б. С. К разведению одиночных пчелиных (Hymenoptera: Megachilidae) – опылителей люцерны и плодовых культур // 9-й съезд Всес. энтомол. о-ва. Тез. докл. (Киев, окт. 1984). – Киев: Наукова думка, 1984. – Ч. 1. – С. 183–184.
- Иванов С. П. Пат. на изобр. Российской Федерации 2067826. Устройство для регулирования заселения улья дикими пчелами; 6 А 01 К 47/00 / С. П. Иванов. – № 92004807/15; Заявл. 4.11.92; Опубл. 20.10.96, Бюл. № 29. – 3 с.: илл.
- Иванов С. П. Природоохранные аспекты использования искусственных гнездилищ для диких пчел-мегахилид // Природные комплексы Крыма, их оптимизация и охрана (Сб. научн. статей). – Симферополь: СГУ, 1984. – С. 105–109.
- Иванов С. П. Стратегия выбора и использования полости гнезда дикими пчелами (Apoidea, Megachilidae) // Ученые записки Таврического национального ун-та им. В. И. Вернадского. – Симферополь: ТНУ, 2001. – № 2. – С. 89–94.
- Иванов С. П. Влияние контрастности входа гнездовых каналов на заселение ульев Фабра дикими пчелами *Osmia cerinthidis* и *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) // Естественный альманах (Сборник научных работ). Серия «Биологические науки». – Херсон: Персей, 2005. – Вып. 6. – С. 60–68.
- Иванов С. П. Декл. пат. на кор. мод. України 7840. Вулик для диких бджіл; А01К47/00 / С. П. Иванов. – № 20041109742; Заявл. 26.11.2004; Опубл. 15.07.2005а, Бюл. № 7. – 4 с.: илл.
- Иванов С. П. Декл. пат. на кор. мод. України 9550. Вулик для диких бджіл, які використовують для запилення рослин у теплицях; А01К47/00 / С. П. Иванов. – № 20041109744; Заявл. 26.11.2004; Опубл. 17.10.2005б, Бюл. № 10. – 3 с.: ил.
- Иванов С. П., Головчанская Л. И., Абдулсаллам М. Г. Эдафические условия гнездования диких пчел *Colletes cunicularius* L. в Крыму // Рациональное использование и охрана экосистем Крыма (Тематический сборник научных работ). – К.: УМК ВО, 1992. – С. 57–60.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю. Факторы, оказывающие влияние на выбор гнездовой полости самками диких пчел *Osmia bicornis* (L.) и *Osmia cornuta* (Latr.) // Перспективы развития науки и образования: сборник научных трудов по материалам Международной научно-практической конференции. 30 мая 2013 г.: в 8 частях. Ч. 1. – Тамбов: ТРОО «Бизнес – Наука – Общество», 2013. – С. 68–69.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю. Заявка на патент: полезная модель Российской Федерации МПК: А01К 47/00. Улей для диких пчел / Иванов С. П., Жидков В. Ю.; патентообладатель ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского». – № 2017128598; заявл. 10.08.2017.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю., Гауль А. М. А. Влияние конструктивных особенностей ульев Фабра на их привлекательность для пчел-осмий: *Osmia bicornis* (L.) и *O. cornuta* (Latr.) (Apoidea, Megachilidae). Сообщение I. Устройство лицевой стороны улья // Экосистемы. – 2018. – Вып. 13 (43). – С. 68–79.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю., Дубинина А. В. Изучение способности пчел-мегахилид (Hymenoptera: Megachilidae) к ориентации по результатам заселения ими гнезд-ловушек // Евразийский Союз Ученых (ЕСУ). Ежемесячный научный журнал. – 2014. – № 9, ч. 3. – С. 44–46.

- Иванов С. П., Зданевич Ю. Э. Факторы, определяющие уровень заселения гнездовых дикими пчелами *Osmia* (Hymenoptera, Megachilidae) // Республ. энтомол. конфер., посвящ. 50-й годовщине основания УЭО (Тез. докл.). – Нежин: ТОВ Наука-сервис, 2000. – С. 47.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю., Григорьев П. Ю. Затенение как фактор, определяющий выбор гнездовой полости дикими пчелами (Hymenoptera, Megachilidae) // VIII з'їзд ГО «Українське ентомологічне товариство»: 26–30 серпня 2013 р.: тез. доп. – Київ, 2013. – С. 56–57.
- Олифир В. Н. Авторск. свид. Российской федерации 1535499. Гнездилище для диких пчел; 5 А 01 К 47/00 В. Н. Олифир. № 4410801/30-15; Заявл. 22.02.88. Опубл. 15.01.90, Бюл. № 2. – 3 с.: илл.
- Песенко Ю. А. Люцерновая пчела-листорез *Megachile rotundata* и ее разведение для опыления люцерны. – Л.: Наука, 1982. – 136 с.
- Радченко В. Г., Иванов С. П. Декл. пат. на вин. України 63601. Вулик для диких бджіл-листорізів; А01К47/00 / В. Г. Радченко, С. П. Иванов. – № 2003054258; Заявл. 12.05.2003; Опубл. 15.01.2004, Бюл. № 1. – 3 с.: илл.
- Радченко В. Г., Песенко Ю. А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – СПб.: Зоологический ин-т РАН, 1994. – 350 с.
- Bosch J., Kemp W. P. Development and emergence of the orchard pollinator *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) // Environ. Entomol. – 2000. – Vol. 29, N 1. – P. 8–13.
- Bosch J., Kemp W. P., Trostle G. E. Bee population returns and cherry yields in an orchard pollinated with *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae) // J. economic Entomol. – 2006. – Vol. 99, N 2. – P. 408–413.
- Campan R., Lehrer M. Discrimination of closed shapes by two species of bee, *Apis mellifera* and *Megachile rotundata* // The Journal of Experimental Biology. – 2002. – 205. – P. 559–572
- Lupo A. *Osmia latreillei iberoafricana* (Megachilidae, Hymenoptera) as a potential pollinator // Colloq. INRA. – 1984. – N 21. – P. 467–476.
- Michener C. D. The bees of the world, second edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London, 2007. – 953 pp.
- Parker F. D. A candidate red clover pollinator *Osmia coerulescens* (L.) // J. Apicult. Res. – 1981. – Vol. 20, N 1. – P. 62–
- Tasei J.-N. Observations préliminaires sur la biologie d'*Osmia* (Chalcosmia) *coerulescens* L. (Hymenoptera: Megachilidae), pollinisatrice de la luzerne (*Medicago sativa* L.) // Apidologie. – 1972. – Vol. 3, N 3. – P. 149–165.
- Tepedino V. J., Torchio P. F. Influence of nest hole selection on sex ratio and progeny size in *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae) // Ann. entomol. Soc. Amer. – 1989. – Vol. 82, № 3. – P. 335–360.
- Torchio P. F. *Osmia rubifloris*, a native bee species developed as a commercially managed pollinator of highbush blueberry (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. – 1990. – Vol. 63, N 3. – P. 427–436.
- Torchio P. F., Asensio E. The introduction of the European bee, *Osmia cornuta* Latr., into the U. S. as a potential pollinator of orchard crops, and a comparison of its manageability with *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) // J. Kansas entomol. Soc. – 1985. – Vol. 58, N 1. – P. 42–52.

Ivanov S. P., Zhidkov V. Yu., Gaul A. M. A. Influence of constructive features of Fabre's hives on their attractiveness for mason bees: *Osmia bicornis* (L.) and *O. cornuta* (Latr.) (Apoidea, Megachilidae). Report II. Orientation in space and shading of nest cavities // Ekosystemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 99–109.

The results of experimental studies of influence of position in space and shading of nesting channels in Fabre's hives on their settlement with two species of mason bees *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758) and *O. cornuta* (Latreille, 1805) are given. Differences in attractiveness of hives located at different heights relative to the ground surface are revealed. The hives, located at a height of 2 m, were occupied by *O. bicornis* females by 36 %, and by *O. cornuta* females by 30 %; at a height of 1 m above the surface of the ground – by 46 and 45 %; located on the surface of the ground – by 16 and 24 %; located at a depth of 0.2 m below the ground surface – by 2.2 % and 1.7 %, respectively. In a separate experiment, with the location of the Fabre's hives on the wall of a multi-storey building, the percentage of their settlement gradually decreased from the first floor to the ninth, decreasing to 10 % on the top floor. When settling hives, with front walls oriented to the different sides of the world, both species preferred hives oriented to the south. According to the results of special experiments, it was shown that this choice is associated with a greater illumination of the front wall facing south, and not actually with the direction to the south. Significant differences in the attractiveness of channels of different orientations relative to the horizon line are revealed. Channels located horizontally were populated by *O. bicornis* females by 28 %, and *O. cornuta* – by 38 %; located vertically with a hole upwards – by 23 and 13 %; at an angle of 45° with a hole upwards – by 27 and 19 %; at an angle of 45° with a hole downwards – by 14 and 22 %; vertically with a hole downwards – by 7.1 and 6.7 %, respectively. Significant differences in the attractiveness of the channels depending on the degree of shading of the nest cavity and location of the shaded area are revealed. Channels shaded along the entire length of the tube were populated by *O. bicornis* females by 46 %, and *O. cornuta* – by 74 %; shaded for one third of the length from the bottom of the tube – by 20 and 27 %; shaded for short length at the bottom of the tube – by 19 and 16 %; shaded for one third of the length from the tube inlet – by 9 and 16 %; shaded for one third in the middle of the tube – by 13 and 12 %; without shading – by 22 and 13 %, respectively. In general, *O. bicornis* showed greater ecological valence to nesting conditions compared to *O. cornuta* females, which was manifested in more even distribution of *O. bicornis* females along the variants of the experiments.

Key words: Fabre's hive construction, orientation in nest cavity space, shading of nest cavity, breeding of mason bees, *Osmia bicornis*, *Osmia cornuta*.

Поступила в редакцию 15.08.18

УДК 599.4(292.471)

Новые данные по рукокрылым восточной части Южного берега Крыма

Иваницкий А. Н.¹, Сидорчук Н. В.², Васеньков Д. А.²

¹ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
nathusii@mail.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Москва, Россия
vasenkov.d@yandex.ru

Исследования фауны летучих мышей проведены в восточной части Южного берега Крыма в период с 2 по 11 июня 2018 года. Рукокрылых ловили паутинными сетями, учитывали в убежищах, а также диагностировали по ультразвуковым сигналам в сочетании с визуальными наблюдениями. Все отловленные животные (27 особей) после обследования отпускались в природу в месте отлова, при этом 19 из них были окольцованы. В ходе исследований зарегистрировано 12 видов рукокрылых: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis davidii*, *M. nattereri*, *M. emarginatus*, *M. blythii*, *Nyctalus noctula*, *N. leisleri*, *Pipistrellus pipistrellus*, *P. kuhlii*, *Eptesicus serotinus*, *Barbastella barbastellus* и *Plecotus auritus*. Большинство отмеченных видов являются синантропами и дендрофилами, в то время как основное внимание прежних исследователей рукокрылых Крыма было обращено к троглофилам и, главным образом, заключалось в проведении мониторинга колоний летучих мышей в известных пещерах. Впервые не только для побережья, но и в целом для фауны Юго-Восточного Крыма приводятся ночница Наттерера и малая вечерница, что значительно расширяет представление о распространении этих видов в Крыму. Приводятся данные по фенологии размножения 6 видов летучих мышей: *M. davidii*, *M. nattereri*, *N. leisleri*, *P. pipistrellus*, *B. barbastellus* и *Pl. auritus*. Данные этого исследования могут быть использованы при планировании и организации природоохранных мероприятий в этом регионе Крыма, который находится под мощнейшим влиянием рекреационной деятельности человека.

Ключевые слова: рукокрылые, новые находки, распространение, размножение, восточная часть Южного берега Крыма.

ВВЕДЕНИЕ

Горный Крым и Южный берег Крыма (ЮБК) в частности наряду с Кавказским регионом является одним из центров разнообразия рукокрылых России – здесь встречается около половины видов отечественной фауны. В то же время состояние изученности хироптерофауны региона остается неудовлетворительным. Другое обстоятельство, делающее работу особо актуальной, – бурное развитие курортной деятельности на ЮБК, а также реализация здесь крупных инфраструктурных проектов, что неизбежно влечет за собой и изменения в фауне региона. Изучение подверженных антропогенному влиянию колоний летучих мышей и их убежищ даст практические предложения для организации природоохранных мероприятий и минимизации ущерба окружающей среде при планировании хозяйственной деятельности. Роль рукокрылых в сельском, лесном и курортном хозяйстве колоссальна, учитывая ту пользу, которую они приносят, уничтожая огромное количество сумеречных и ночных насекомых, среди которых немалая доля кровососущих двукрылых, а также насекомых-фитофагов, повреждающих культурные и дикорастущие растения. Абсолютное большинство видов хироптерофауны Крыма относится к редким и уязвимым, включенным в республиканскую Красную книгу (Красная книга..., 2015), что придает особую актуальность их изучению.

Цель настоящих исследований – провести изучение фауны рукокрылых восточной части Южного берега Крыма в летний сезон, в период размножения этих животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в июне 2018 года в восточной части ЮБК (рис. 1). В дневное время осуществляли поиски рукокрылых в потенциальных для них убежищах – в скальных и приморских гротах Карадагского заповедника (рис. 2 а) и других потенциальных местах дневки рукокрылых. Ночью рукокрылых отлавливали двумя паутиными сетями (5×10 м). Ловчие сети растягивали между стойками, в качестве которых использовали телескопические удильца длиной 7–9 м, установленные на растяжках (рис. 2 б). Все отловленные летучие мыши (27 особей) после проведения стандартных прижизненных исследований и фотографирования выпускались в местах отлова, а 19 из них перед выпуском были окольцованы. Репродуктивное состояние (беременность) самок определяли путем пальпации брюшной полости. Опыт участия самок в размножении определяли по состоянию сосков (Борисенко, 2000). С целью идентификации видов рукокрылых в полете применяли ультразвуковые детекторы D-240x и D-500x (Pettersson Elektronik AB, Швеция) с последующей обработкой сигналов в программе BatSound 3.31. Все отловы и наблюдения проводились в пределах городского округа Феодосия Республики Крым в следующих пунктах (рис. 1):

1. Запруда на реке Байбуга у села Насыпного. 2.06.2018. Координаты: 45°02'58" N, 35°16'04" E.
2. Горный массив Тепе-Оба, южные окрестности г. Феодосии. 3.06.2018. Координаты: 45°00' 35" N, 35°21'25" E.
3. Карадагский природный заповедник: урочище Каменный город, приморские гроты. 6.06.2018.
4. Берег озера Бараколь, окрестности села Наниково. 7.06.2018. Координаты: 45°00'12" N, 35°14'29" E.
5. Лес у пруда на восточной окраине села Краснокаменки. 9.06.2018. Координаты: 44°55'39" N, 35°07'00" E.
6. Карадагский природный заповедник, дубовое редколесье на склоне балки. 11.06.2018. Координаты: 44°55'03" N, 35°12'50" E.



Рис. 1. Район проведения исследований с указанием пунктов наблюдений и отлова рукокрылых
Нумерация пунсонов соответствует списку пунктов, приведенному в тексте.

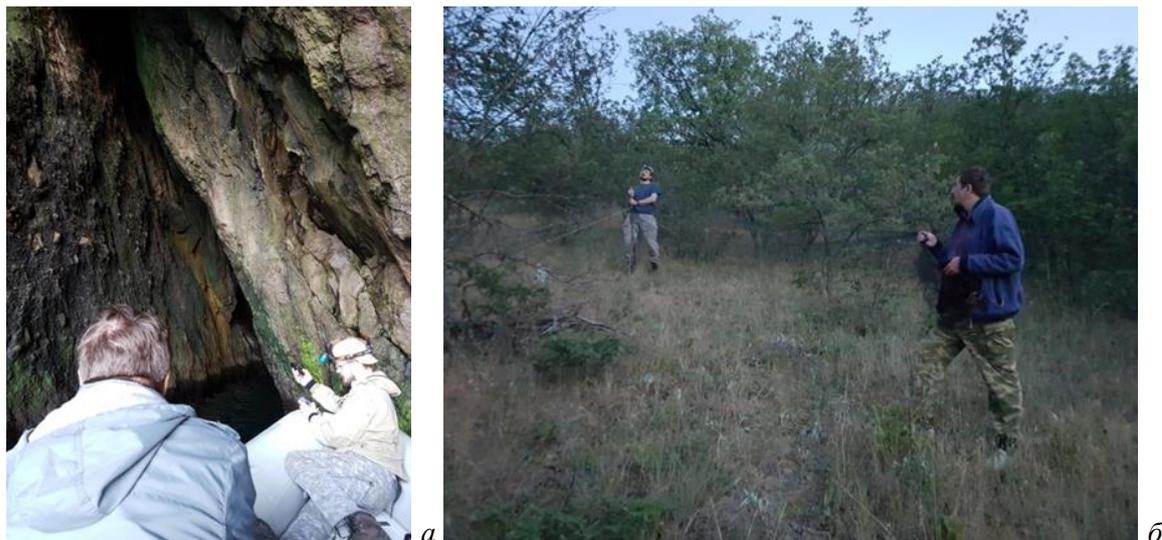


Рис. 2. Рабочие моменты полевых исследований
а – обследование приморских гротов в Карадагском заповеднике; б – установка паутинных сетей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Нашими исследованиями на территории восточной части ЮБК выявлено 12 видов рукокрылых из 2 семейств.

Сем. *Rhinolophidae*

Подковонос большой (*Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774)). Одиночная особь этого вида наблюдалась в сквозном гроте в урочище Каменный город в Карадагском заповеднике. Идентификация вида подтверждена бэтдетектором.

Сем. *Vespertilionidae*

Ночница степная (*Myotis davidii* Peters, 1869). Эти ночницы из группы «усатых ночниц» в исследуемом регионе нами отмечались и ранее (Смирнов и др., 2017). Отловленные нами животные имели светло-бурую окраску меха. На р. Байбуге у с. Насыпного в сеть попали две беременные самки, а у Краснокаменки – одна, тоже беременная.

Ночница Наттерера (*Myotis nattereri* (Kuhl, 1817)). На восточной окраине с. Краснокаменки у пруда в широколиственном лесу нами отловлены два самца и самка этого вида. Наша находка значительно расширяет представление о распространении вида в Крыму – более 60 км на восток (при том, что длина Крымских гор 160 км). Находка ночницы Наттерера у Краснокаменки является первой для Юго-Восточного Крыма и свидетельствует о широком распространении вида в Горном Крыму.

Ночница трехцветная (*Myotis emarginatus* (Geoffroy St.-Hilaire, 1806)). Самец этого вида нами отловлен в дубовом редколесье Карадагского заповедника. Находки трехцветных ночниц на Карадаге были известны и ранее, в том числе и во время недавних наших исследований (Дулицкий, Коваленко, 2003; Смирнов и др., 2017; коллекция ЗИН РАН).

Ночница остроухая (*Myotis blythii* (Tomes, 1857)). В гроте Мышиная щель в бухте Львиная с судна нами наблюдалась колония этого вида, насчитывавшая в общей сложности по меньшей мере 350 особей. В колонии присутствовало также некоторое количество мелких ночниц другого вида. Вероятно, этот же вид рукокрылых мы видели с воды в гротах Ревущий, Шайтан-1 и Шайтан-2. Также в дубовом редколесье на территории Карадагского заповедника были отловлены две нерожавшие самки, хотя в прежних наших исследованиях попадались и беременные (Смирнов и др., 2017). Учитывая тот факт, что остроухая ночница

– редкий и исчезающий вид, включенный в Красную книгу РФ, колонии этого вида на территории Карадагского заповедника представляют особую ценность как объект охраны. Идентификация вида подтверждена бэтдетектором.

Вечерница рыжая (*Nyctalus noctula* (Schreber, 1774)). Единственный самец этого вида попался в паутинную сеть на р. Байбуге у с. Насыпного.

Вечерница малая (*Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817)) нами была отловлена на р. Байбуге у с. Насыпного, а также на южной окраине Феодосии – на хребте Тепе-Оба. В обоих пунктах отловленные животные оказались беременными самками. Наши находки передвинули восточную границу распространения малой вечерницы в Крыму более чем на 80 км по прямой на восток и являются первыми для этого вида в Юго-Восточном Крыму. Кроме того, находка на р. Байбуге демонстрирует, что через интразональные биотопы, в данном случае берега водоемов, поросшие древесной растительностью, позволяют дендрофильной малой вечернице проникать и в зону степей. Это не единственные находки беременных самок этого вида в Крыму. По данным украинских исследователей (Bat census..., 2007), 14 лет назад (19.06.2004) в окрестностях с. Переваляного Симферопольского района на реке Кизил-Кобинке паутинными сетями были отловлены 2 самца и 4 самки малой вечерницы, причем 3 из них оказались беременными. Найдены беременные и кормящие самки и молодые особи малых вечерниц и на кавказском Причерноморье (Казаков, Ярмыш, 1974; Цыцулина, 1999; Смирнов и др., 2016; Иваницкий, 2018; Gazaryan, Bukhnikashvili, 2005). Как видно, изолированная часть ареала в Крыму и на Кавказе используется малой вечерницей, в том числе и для размножения. Зимовки данного вида на юге России (Крым и Кавказ), являющимся юго-восточной периферией ареала вида, пока неизвестны, прежде всего из-за общей слабой изученности вида в южной части ареала. В то же время есть данные (Панютин, 1980) о зимовке малой вечерницы, окольцованной в Воронежской области, на Черноморском побережье Турции, не имеющем принципиальных отличий в условиях для зимовки. Поэтому трудно сказать, существует ли у малой вечерницы в Горном Крыму наложение ареала размножения и ареала зимовок, как это известно для близкого вида, также мигрирующего дендрофила – рыжей вечерницы (Стрелков, 2002). Прояснить этот вопрос позволит не только поиск зимних убежищ, но и изучение смежных вопросов: соотношение полов в летний период, миграционные пути и так далее.

Нетопыр-карлик (*Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774)) относится к наиболее широко распространенным видам в регионе. Нами отловлены 3 беременные самки в трех различных пунктах: на р. Байбуге у с. Насыпного, на озере Бараколь у с. Наниково и у пруда с. Краснокаменки. Все отловленные нетопыри имели жилкование крыловой перепонки, характерное для *Pipistrellus pipistrellus*.

Нетопыр средиземноморский (*Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1817)). Самец этого синантропного вида попал в сеть в горном массиве Тепе-Оба на южной окраине города Феодосии.

Кожан поздний (*Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774)). Еще один преимущественно синантропный вид. Нами отловлен в двух пунктах: самец – на хребте Тепе-Оба в окрестностях Феодосии, молодой самец – в дубовом редколесье на территории Карадагского заповедника.

Широкоушка европейская (*Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774)). Во время отлова паутинными сетями в дубовом редколесье в Карадагском заповеднике нам попала беременная самка. В прежние годы известны лишь 2 находки этого вида более чем 15-летней давности (Бескаравайный, Шевченко, 1989; Кукушкин, 2004). Наша находка – первая из подтверждающих размножение вида в Юго-Восточном Крыму – представляет особый интерес, учитывая слабую изученность вида в Крыму.

Ушан бурый (*Plecotus auritus* L., 1758). У пруда в лесу на окраине с. Краснокаменки нами отловлены 1 самец и 5 самок этого вида, четыре из них – на поздней стадии беременности, а одна – лактирующая. Эта находка важна для уточнения сроков размножения данного вида в Крыму.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восточная часть Южного берега Крыма – это юго-восточная периферия Горного Крыма, переходящая на востоке в зону степей и обращенная к Кавказу. Изучение распространения рукокрылых в таком регионе представляет особый научный интерес. Тем более что предыдущие исследования, проведенные на территории восточного южного берега Крыма, носили избирательный характер. Они были посвящены в основном изучению троглофильных видов на основе мониторинга колоний рукокрылых в подземных убежищах и почти не затрагивали две другие важные экологические группы летучих мышей – синантропные и дендрофильные виды. В наших исследованиях, благодаря использованию паутиных сетей и ультразвуковых детекторов, эти две группы нашли большее отражение. В ходе исследований нами были отловлены и идентифицированы представители 12 видов летучих мышей: *Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis davidii*, *M. nattereri*, *M. emarginatus*, *M. blythii*, *Nyctalus noctula*, *N. leisleri*, *Pipistrellus pipistrellus*, *P. kuhlii*, *Eptesicus serotinus*, *Barbastella barbastellus* и *Plecotus auritus*. В наших отловах к группе синантропных видов можно отнести: *P. kuhlii*, *E. serotinus*, также в меньшей степени *M. davidii* и *P. pipistrellus*, к группе дендрофильных – *M. nattereri*, *N. noctula*, *N. leisleri*, *B. barbastellus* и *Pl. auritus*. Именно слабой изученностью данных экологических групп рукокрылых мы объясняем впервые сделанные нами в исследуемом регионе находки таких видов, как *M. nattereri* и *N. leisleri*. Видимо, по этой же причине по единичным находкам была известна в данном регионе *B. barbastellus*. Немногочисленны здесь были и находки других лесных видов, таких как *N. noctula* и *Pl. auritus*.

Наши исследования пришлись на важнейший период в жизни рукокрылых – период беременности и родов. Это позволило получить дополнительную и весьма ценную информацию по размножению в восточной части Южного берега Крыма 6 видов: *M. davidii*, *M. nattereri*, *N. leisleri*, *P. pipistrellus*, *B. barbastellus* и *Pl. auritus*.

Данные этого исследования могут быть использованы при планировании и организации природоохранных мероприятий в этом регионе ЮБК, который находится под мощнейшим влиянием рекреационной деятельности.

Благодарности. Авторы благодарят к. г. н. Р. В. Горбунова за содействие в организации наблюдений на территории Карадагского заповедника.

Список литературы

- Бескаравайный М. М., Шевченко Л. С. Млекопитающие // Природа Карадага. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 221–228.
- Борисенко А. В. Сравнительная морфология и эволюция женской репродуктивной системы и биология размножения гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera) // Зоологические исследования. – 2000. – № 6. – 152 с.
- Дулицкий А. И., Коваленко И. С. Материалы по рукокрылым Крыма в зоологических собраниях Украины и России // Вопросы развития Крыма: Проблемы инвентаризации крымской биоты. Симферополь: Таврия-Плюс, 2003. – № 15. – С. 197–210.
- Иваницкий А. Н. Рукокрылые (Chiroptera) Абхазии и сопредельных территорий (фауна, экология, зоогеография, охрана): монография. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 156 с.
- Казаков Б. А., Ярмыш Н. Н. О фауне рукокрылых Предкавказья // Матер. I Всесоюзн. совещ. по рукокрылым – Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1974. – С. 69–72.
- Красная книга Республики Крым. Животные / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 440 с.
- Кукушкин О. В. Млекопитающие // Летопись природы, т. XX, 2003 год. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 239–240.
- Панютин К. К. Рукокрылые // Вопросы териологии. Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 23–46.
- Смирнов Д. Г., Иваницкий А. Н., Курмаева Н. М., Муравьев И. В. Новые находки рукокрылых (Chiroptera) в Абхазии // *Plecotus et al.* – 2016. – № 19. – С. 56–62.
- Смирнов Д. Г., Курмаева Н. М., Иваницкий А. Н. К изучению рукокрылых (Chiroptera) на Востоке Крыма // *Plecotus et al.* – 2017. – № 20 – С. 17–29.

Стрелков П. П. Материалы по зимовке перелетных видов рукокрылых (Chiroptera) на территории бывшего СССР и смежных регионов. Сообщение 2. *Nyctalus noctula* // Plecotus et al. – 2002. – № 5. – С. 35–56.

Цыгулина Е. А. Новые находки рукокрылых (Chiroptera) на Западном Кавказе // Plecotus et al. – 1999. – № 2. – С. 79–84.

Bat census in Crimean caves. A final report on the BP Conservation project. Lena Godlevska (project leader). – Kyiv, 2007. – 41 p. [Электронный ресурс] – Режим доступа: http://www.conservationleadershipprogramme.org/media/2014/11/001304_Ukraine_FR_BatCensus.pdf.

Gazaryan S. V., Bukhnikashvili A. Preliminary data on the status of the Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in the Caucasus // *Nyctalus* (N.F). – Berlin, 2005. – Vol. 10, N 3–4. – P. 261–266.

Ivanitsky A. N., Sidorchuk N. V., Vasenkov D. A. New data on bats of eastern part of the Southern coast of Crimea // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 16 (46). P. 110–115.

In the period from 2 to 11 June 2016, we carried the study of bats fauna in in the eastern part of the South Coast of Crimea. We caught bats with mist nets, counted them in shelters, and also recorded them by ultrasound signals in combination with visual observation. All captured animals were released at the site of capture, while 19 individuals were ringed before. During the survey in 6 localities of Feodosia district 12 species (*Rhinolophus ferrumequinum*, *Myotis davidii*, *M. nattereri*, *M. emarginatus*, *M. blythii*, *Nyctalus noctula*, *N. leisleri*, *Pipistrellus pipistrellus*, *P. kuhlii*, *Eptesicus serotinus*, *Barbastella barbastellus* and *Plecotus auritus*) were captured and counted. Most of the species in our collections are synanthropic and dendrophilic bats, while the focus of previous researchers of the bats of the Mountain Crimea was on the troglomorphic bats and, mainly, monitoring of bat colonies in known caves. For the first time in the South-Eastern Crimea, we found the *M. nattereri* and *N. leisleri*. Also, we obtained valuable data on the reproduction of 6 species of bats (*M. davidii*, *M. nattereri*, *N. leisleri*, *P. pipistrellus*, *B. barbastellus* and *Pl. auritus*). The results of this research can be used in the planning and organization of environmental projects in this region of Crimea, which is under the powerful influence of recreational activities.

Key words: bats, new records, distribution, reproduction, eastern part of the Southern Coast of Crimea.

Поступила в редакцию 10.09.18

УДК 599.735.34:630*221.2

Влияние косули европейской на лесовозобновление в насаждениях Карадагского природного заповедника

Ярыш В. Л.¹, Иванов С. П.², Антонец Н. В.³

¹ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
galina.yarish65@gmail.com

² Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
spi2006@list.ru

³ Днепровско-Орельский природный заповедник
Днепропетровская область, Украина
antonez_48@mail.ru

В работе обсуждаются состояние и возможность возобновления основных лесообразующих пород Карадагского природного заповедника: дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd., 1796) и дуба скального (*Quercus petraea* Liebl., 1784) в условиях сверхвысокой плотности населения косули европейской (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758). Экспонентный рост численности косули в заповеднике наблюдается с момента его создания. В 2016 году численность вида достигла 750 особей, что в 8,2 раза превышает норму. На фоне высокой численности отмечена повышенная активность самцов косули по маркировке индивидуальной территории. Заламыванию подростка в заповеднике подвержен 21 вид древесно-кустарниковых пород. Преимущественному повреждению при этом подвергались ясень обыкновенный, фисташка туполистная и грабинник восточный, которые заламывались в 5–12 раз чаще, чем другие породы. По мере увеличения численности косули доля поврежденного древесно-кустарникового подростка и подлеска в заповеднике с 2005–2006 годов по 2017 год возросла в 7,5 раз – с 11,5 % до 86,7 %. Учеты численности и степени поврежденности подростка и подлеска основных лесообразующих пород заповедника – дуба скального и дуба пушистого – показали, что с 2005–2006 годов по 2017 год численность поврежденного подростка увеличилась для первого вида в 3,4 раза, а для второго – в 2,4 раза. При этом дуб скальный снизил общую численность подростка, а дуб пушистый несколько увеличил в основном за счет мелкого подростка. В тоже время доля пораженного подростка дуба скального возросла с 5,2 до 88,5 %, а дуба пушистого – с 10,5 до 17,9 %. Отмечено снижение до абсолютного минимума численности среднего и полное отсутствие крупного подростка как дуба скального, так и дуба пушистого. На основании совокупности полученных данных сделан вывод, что в отношении лесовозобновления чрезмерная численность косули в заповеднике играет исключительно негативную роль. Возобновление дуба пушистого и дуба скального в заповеднике следует считать неудовлетворительным.

Ключевые слова: плотность копытных, лесовозобновление, дуб пушистый, дуб скальный, Карадагский природный заповедник.

ВВЕДЕНИЕ

Карадагский природный заповедник был создан 9 августа 1979 года на землях государственного лесного фонда. Он расположен в юго-восточной части Крымского полуострова с координатами 44° 35' с. ш. и 35° 14' в. д. Площадь заповедника составляет 2874,2 га, при этом территория суши – 2060,07 га, акватория Черного моря – 808,1 га (Проект..., 2005). Многие годы на территории заповедника наблюдается высокая плотность косули европейской, которая в несколько раз превышает оптимальную (Ярыш, Иванов, 2017; Ярыш, Антонец, 2018).

Дикие копытные животные потребляют большие объемы растительных кормов в течение всего года. При высокой численности их пищевая активность сопровождается изреживанием растительности, уменьшением ее биомассы, изменением целого ряда других фитоценологических показателей, а также уменьшением численности многих видов беспозвоночных под влиянием вытаптывания травянистой растительности и уплотнения

поверхностного слоя почвы (Динесман, 1961; Ходашева, Елисеева, 1967; Козло, 1975; Антонец, Ярыш, 2012).

Заповедный режим своеобразно влияет на особенности динамики численности диких копытных животных (Филонов, 1977). На территориях некоторых заповедников плотность населения диких копытных животных настолько велика, что создается опасность разрушения биогеоценозов (Гусев, 1984; Мишнев, 1984, 1986, 2002). Высокая численность и плотность населения копытных, их средообразующая деятельность в Карадагском заповеднике рассмотрены в ряде публикаций (Иванов и др., 2004; Ярыш и др., 2014; Ярыш, Иванов, 2015; Ярыш, Иванов, 2017). В частности, показано влияние территориального поведения самцов косули, заламывающих молодые деревья различных пород с целью обозначения границ занятого ими участка леса (Антонец, Ярыш, 2012; Антонец, Ярыш, 2014). Подобного рода дендроактивность характерна также для некоторых крупных хищников (бурый медведь, амурский тигр) и ряда диких копытных животных, например, лося (Антонец, 2007). Можно предположить, что не меньшее влияние на растительность оказывает дендроактивность косули, связанная с питанием веточными кормами, особенно в зимний период. Однако изучение результатов такой активности и количественной оценки степени повреждения косулей подростка основных лесобразующих пород в Карадагском заповеднике до настоящего момента не проводилось.

Цель данной работы – оценить влияние косули европейской на лесовозобновление в дубовых насаждениях Карадагского заповедника по результатам учета ее дендроактивности, связанной с территориальным поведением самцов и питанием веточным кормом в зимний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований по выявлению влияния территориального поведения самцов косули европейской (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) на древесную растительность в дубовых насаждениях Карадагского заповедника послужили данные учета поврежденных деревьев по периферии индивидуальных участков самцов. Фиксировались видовая принадлежность заломленных деревьев, их возраст, диаметр ствола и характер повреждения. В ходе работы обнаружено и обследовано 250 заломленных самцами косули единиц древесно-кустарниковой растительности, из них 171 единица древесных пород и 79 кустарниковых, принадлежащих к 21 ботаническому виду. Учеты территориальной деятельности самцов косули проводили на протяжении 2010–2014 годов.

Материалом для исследований по выявлению влияния пищевой активности косули на подрост в дубовых насаждениях Карадагского заповедника послужили данные, полученные путем обследования пробных площадей постоянных научных стационаров, которые были заложены лесоустроительной экспедицией (г. Ирпень Киевской области) в 2005–2006 годах с целью мониторинга состояния основных лесобразующих пород Карадагского заповедника (Проект..., 2005).

История этих пробных площадей берет свое начало с 1983 года, когда во время лесоустройства, проводимого в Карадагском природном заповеднике, для изучения состояния основных лесобразующих пород было заложено 18 постоянных пробных площадей, в том числе 4 пробных площади – в насаждениях с преобладанием дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd., 1796) и 3 – в насаждениях с преобладанием дуба скального (*Quercus petraea* Liebl., 1784). На каждой пробной площади были проведены картирование проекций крон деревьев и обмер пронумерованных деревьев по десяти параметрам. При лесоустройстве в 2005–2006 годах на этих же пробных площадях были повторно проведены измерения по отмеченным выше таксационным параметрам и дополнительно на каждой пробной площади было заложено по десять пробных площадок площадью 20 м² каждая для изучения наличия и состояния подростка. Учет подростка проводился с разделением по высоте: мелкий – до 0,5 м, средний – от 0,5 м до 1,5 м и крупный – от 1,5 м и выше. В каждой из этих групп отмечались здоровые и поврежденные

деревья, а также их возраст. В 2017 году нами повторно на четырех постоянных пробных площадях с преобладанием дуба пушистого и трех с преобладанием дуба скального было заложено по 10 пробных площадок. Эти пробные площадки были заложены по той же методике, которая была использована лесоустроительной экспедицией в 2005–2006 годах. Таким образом, были получены приемлемые для сравнения и анализа данные о состоянии подроста дуба на одних и тех же территориях Карадагского заповедника в 2005 и в 2017 году.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Дендроактивность косули европейской, связанная с территориальным поведением самцов

Территориальная деятельность самца косули проявляется в том, что он, обозначая свою индивидуальную территорию по периферии, ревностно ее охраняет. Обозначение своей территории самец косули осуществляет нанося задиры на кору стволов или заламывая молодые деревья или ветки кустарника на ее границах. Задир коры или слом ствола дерева, или его веток, или веток отдельно стоящего куста служит своеобразной меткой, указывающей другим самцам, что территория занята. Задир – это метки в виде содранной зубами косули коры на стволе дерева. Сломы могут выглядеть как надломленные ветки или полностью сломанный ствол дерева (рис. 1).



Рис. 1. Повреждение подроста дуба – результат маркировочной деятельности самца косули (фото Н. В. Антонец (а) и В. Л. Ярыш (б–г))

Чаще всего задиры и сломы – маркеры границ индивидуальной территории самцов косули – располагаются на опушке леса, вдоль просек, дорог и троп. Наибольшую активность в маркировке своей индивидуальной территории самцы косули проявляют весной. Важно отметить, что самец косули, занимая определенную территорию на протяжении нескольких лет, каждый год обновляет метки, как правило, заламывая новые деревца или ветки.

По результатам специальных учетов маркировочной деятельности самцов косули на территории заповедника было подвержен 21 вид древесно-кустарниковых пород. В целом, заломы зарегистрированы для 9 видов подроста древесных пород и 12 видов кустарников. В процентном отношении среди древесных пород на первом месте ясень обыкновенный – 40,1 % от числа всех заломленных деревьев, на втором месте фисташка туполистная – 24,6 %, на третьем месте подрост дубов двух видов – 13,5 %, на четвертом месте граб обыкновенный – 8,0 %. Заломы каждого из остальных 5 видов деревьев (альча, клен полевой, груша, вяз граболистный, яблоня лесная) не превышают 2,5 %.

Среди кустарников на первом месте по числу растений, промаркированных косулями, стоит кизильник крымский (11,7 %), на втором – шиповник (6,6 %), на третьем – скумпия (4,0 %). Далее идут: кизил, терн, можжевельник колючий, держи-дерево (от 1,1 до 2,2 % каждый из видов). Остальные 5 видов кустарников в составе промаркированных растений – менее 1 % каждый.

В основном для нанесения меток самцы использовали самые молодые деревца или кустарники. Растения с диаметром ствола до 2,5 см составили 55,4 % от всех маркированных растений. Маркированные самцами косули растения старших возрастов встречаются реже и по убывающей вслед за увеличением диаметра ствола. Диаметром 3–4 см – 28,1 %, 5–6 см – 9,9 %, 7–15 см – 5,8 %. Следует заметить, что у растений с диаметром ствола более 5–6 см заламывались отдельные верхние ветки.

Как правило, помеченные самцом косули молодые растения погибают уже в течение 1–2 последующих лет или дают поросль. Деревья с неоднократным повреждением вершины начинают куститься, приобретая вид чайного куста.

Выбирая определенные растения для залама, самцы косули проявляют избирательность в отношении не только размера, но и вида растений. Об этом свидетельствуют данные, представленные на рисунке 2.

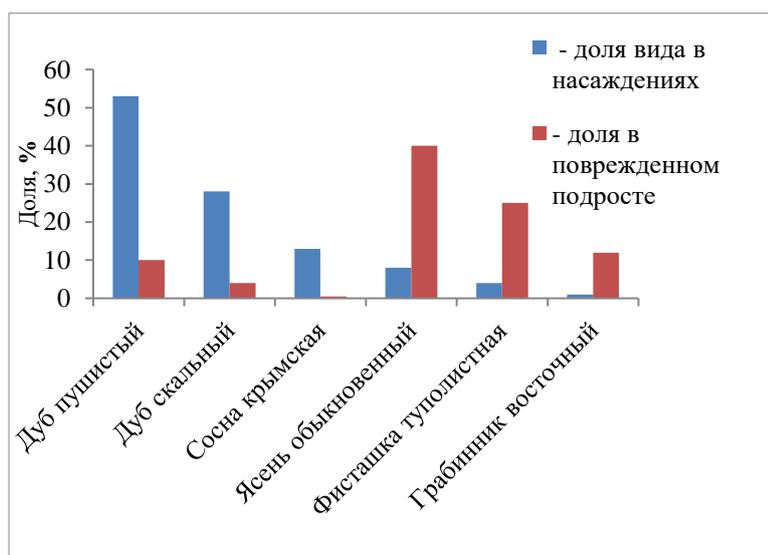


Рис. 2. Доля основных древесных пород в насаждениях Карадагского заповедника и их доля в поврежденном подросте, маркированном самцами косули

Такие виды, как ясень обыкновенный, фисташка и грабинник, поражались в 5–12 раз чаще, чем если бы они выбирались для мечения территории пропорционально их общей численности в насаждениях. С другой стороны, такие виды, как дуб пушистый и дуб скальный, несмотря на их большую распространенность, использовались для маркировки в 5–7 раз реже по сравнению с тем, если бы они избирались косулей для мечения в пропорции численности этих видов в заповеднике.

Таким образом, самцы косули наносят определенный и довольно избирательный вред древесно-кустарниковым породам, повреждая отдельные растения, а в некоторых случаях и уничтожая их. При этом следует отметить, что маркировочная деятельность самцов косули в целом, видимо, не представляет большую опасность для насаждений заповедника. В то же время, учитывая преимущественное расположение маркированных растений вдоль опушек, такая деятельность самцов может существенно сдерживать зарастание полян древесно-кустарниковой растительностью и мезотификации его территории в целом.

Дендроактивность косули европейской, связанная с питанием веточными кормами

Численность косули в заповеднике. Основное влияние европейской косули на возобновление древесно-кустарниковых пород состоит в том, что в зимний период она питается исключительно веточными кормами, существенно повреждая подрост и подлесок тем заметней, чем выше плотность особей данного вида копытных. Именно такая картина в настоящее время наблюдается в Карадагском природном заповеднике. Перенаселение европейской косули (сверхвысокая плотность населения) в заповеднике отмечается на протяжении последних двух десятилетий – начиная с 1997 года (рис. 3). При оптимальной плотности 44 особи на 1000 га, или 91 особь на всю территорию заповедника (Проект..., 2005; Антонец, Ярыш, 2014; Антонец, Ярыш, 2018), численность косули к 2016 году достигла 750 особей (Ярыш, Иванов, 2017).

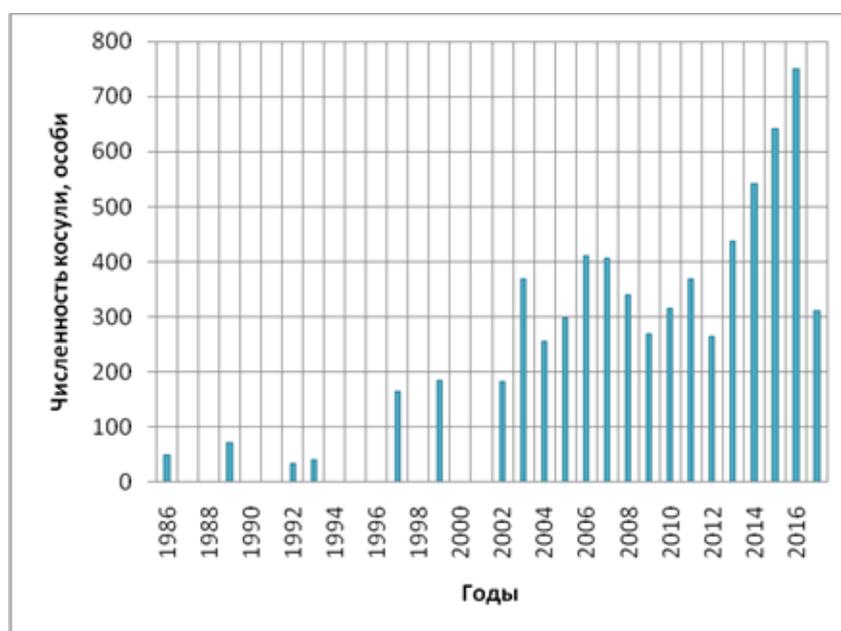


Рис. 3. Динамика численности косули европейской в Карадагском заповеднике в период с 1986 по 2017 год (по Ярыш, Иванов, 2017)

Кормовая база косуль в заповеднике (древесная и кустарниковая растительность). Покрытая лесной растительностью территория заповедника составляет 1131,9 га, или 54,7 % от площади земель особо охраняемой территории. Согласно Проекту организации

территории и охраны природных комплексов Карадагского природного заповедника от 2005 года (Проект..., 2005), основными лесообразующими породами являются: дуб пушистый (Дп) – 531,6 га, дуб скальный (Дс) 278,1 га, сосна крымская (Ск) – 130,1 га, ясень обыкновенный (Яо) – 77,2 га, фисташка туполистная (Фт) – 44,3 га, грабинник (Гр) – 11,1 га, можжевельник высокий (Мжв) – 9,9 га, можжевельник красный (Мжк) – 8,6 га, держидерево обыкновенное (Ддо) – 7,9 га, груша лохолистная (Гл) – 6,7 га, скумпия обыкновенная (Ско) – 6,5 га, вяз пробковый (Взп) – 5,1 га, кизил (Киз) – 4,6 га, миндаль обыкновенный (Мио) 3,7 га, сосна пицундская (Сп) – 2,8 га, туя западная (Туз) – 2,5 га, боярышник Поярковой (Бпр) – 0,8 га, айлант высокий (Анв) – 0,2 га, маклюра (Мк) – 0,2 га (Ярыш, 2018). Меньшую площадь в заповеднике занимают, но вошли в состав учетных площадей, следующие виды: клен полевой (Клп), ясень обыкновенный (Яо), вяз пробковый (Взп), береза (Бер), липа серебристая (Лпс), граб обыкновенный (Го).

Тенистые, относительно высокоствольные скальнодубовые леса высотой 10–15 м (с сомкнутостью крон 0,8–1,0) занимают 24,5 % покрытой лесом площади Карадагского природного заповедника и произрастают в предвершинной части северных, северо-западных склонов и на вершине горы Святой, а также между горой Легенер и хребтом Сюрю-Кая выше 400 м н. у. м., формируя верхний пояс растительности заповедника (рис. 4 а). Он относительно теневынослив и растет на достаточно увлажненных почвах (Проект..., 2005; Карадаг заповедный, 2012).



Рис. 4. Насаждения дуба скального на южном склоне горы Святая (а) и дуба пушистого на северном склоне горы Зуб (б) (фото Р. С. Кветкова (а) и В. Л. Ярыша (б))

Тенистые высокоствольные леса на южных и юго-западных склонах ниже высоты 450 м н. у. м. постепенно сменяются более светлыми и низкорослыми пушистодубовыми лесами (рис. 4 б), которые преобладают по площади над всеми другими видами лесных сообществ заповедника и составляют 47,0 %. Дуб пушистый – засухоустойчивый и светолюбивый вид, а в условиях резервата это дерево 4–8 м высотой и в основном порослевого происхождения (сомкнутость крон – 0,6–0,7). Насаждения с существенным преобладанием дуба пушистого произрастают на высоте от 150 до 400 м над уровнем моря. (Проект..., 2005; Карадаг заповедный, 2012).

Из вышеприведенных данных видно, что главными лесообразующими породами в Карадагском природном заповеднике являются дуб пушистый и дуб скальный. На Карадаге дуб пушистый представлен в основном насаждениями 5А и 5Б бонитетов, дуб скальный – 5 и 5А.

Результаты обследования пробных площадей. Пробная площадь № 2 (постоянный пробный стационар №2) заложена в кв.12, выд. 17. Возраст дуба – 92 года (данные 2006

года). Бонитет – 5А. Происхождение – вегетативное. Тип леса – С₁. Высота над уровнем моря – 400 м. Состав насаждения – 6Дс3Яо1Лпс+Бер. Состав подроста – 4Го2Бер2Яо1Лпс1Взп.

На данной постоянной пробной площади в 2006 году было заложено 10 пробных площадок и было учтено 95 шт. подроста, из них здорового подроста – 78 шт., поврежденного – 9 шт., сухостойного – 8 шт., в переводе на 1 га – 4,8 тыс. шт./га, из них здоровых – 3,9 тыс. шт./га, поврежденных – 0,5 тыс. шт./га, сухостойных – 0,4 тыс. шт./га.

В 2017 году на пробной площади № 2 было заложено 10 пробных площадок, на которых нами учтено 77 шт. подроста, из них 6 шт. здоровых и 71 шт. поврежденных. В переводе на 1 га – 3,9 тыс. шт./га, из них здоровых – 0,3 тыс. шт./га, поврежденных – 3,6 тыс. шт./га. Состав подроста – 8Бер1Дс1Яо+Гр ед.Клп.

Обобщенные данные о составе насаждений, составе подроста и его состоянии на данной и других пробных площадях в 2005–2006 и 2017 годы отражены в таблице 1.

Таблица 1

Состав насаждений и подроста и его состояние в Карадагском заповеднике по результатам учетов в 2005–2006 и 2017 годы на отдельных пробных площадях

Номер пробной площади	Состав насаждений	Состав подроста по годам		Плотность всего подроста / плотность поврежденного подроста, тыс. шт./га	
		2005–2006	2017	2005–2006	2017
2	6Дс3Яо1Лпс+Бер	4Го2Бер2Яо1Лпс 1Взп	8Бер1Дс1Яо +Гр ед.Клп	4,8/0,5	3,9/3,6
7	9Дс1Яо+Бер ед. Го,Гр,Клп	7Бер2Клп1Яо	6Дс2Клп1Яо1Бер ед.Гр	40,9/0,1	13,0/11,5
9	10Дс ед. Бер, Клп, Го	9Дс1Бер+Яо	5Гр3Дс1Яо1Бер	17,4/3,7	1,7/1,3
В среднем для трех участков				21,0/1,4	6,2/4,4
11	10Дп+Гр	5Гр2Дп2Гл1Клп	6Дп4Гр	6,2/0,1	15,5/14,1
12	9Дп1Гр ед. Яо	5Дп4Гр1Яо	5Гр4Дп1Яо	16,6/0	15,7/14,2
13	10Дп+Гр	9Дп1Гр+Яо	10Дп ед.Гр	5,7/1,3	16,3/13,8
18	5Дп4Дс1Бер+ЯоГр	4Дп5Яо1Гр	5Дп5Яо ед.Бер	10,3/1,9	6,6/3,1
В среднем для четырех участков				9,5/1,2	13,5/11,3
В среднем для всех участков				14,6/1,1	10,4/8,7

Пробная площадь № 7 (постоянный пробный стационар № 7) заложена в кв. 5, выд. 1. Возраст дуба – 80 лет (данные 2005 года). Бонитет – 5. Происхождение – вегетативное. Тип леса – С₁. Высота над уровнем моря – 390 м. Состав насаждения – 9Дс1Яо+Бер ед.Го,Гр,Клп. Состав подроста – 5Бер4Клп1Го+Яо.

На данной постоянной площади в 2005 году было заложено 10 пробных площадок и было учтено 818 шт. подроста, из них здорового подроста – 816 шт., поврежденного – 2 шт., в переводе на 1 га – 40,9 тыс. шт./га, из них здоровых – 40,8 тыс. шт./га, поврежденных – 0,1 тыс. шт./га.

В 2017 году на пробной площади № 7 было заложено 10 пробных площадей, на которых нами учтено 260 шт. подроста, из них 30 шт. здоровых и 230 шт. поврежденных. В переводе на 1 га – 13,0 тыс. шт./га, из них здоровых – 1,5 тыс. шт./га, поврежденных – 11,5 тыс. шт./га. Состав подроста – 6Дс2Клп1Яо1Бер ед.Гр.

Пробная площадь № 9 (постоянный пробный стационар № 9) заложена в кв. 21., выд. 1. Возраст дуба – 90 лет (данные 2005 года). Бонитет – 5А. Происхождение – вегетативное. Тип леса – С₁. Высота над уровнем моря – 350 м. Состав насаждения – 10Дс ед.Бер,Клп,Го. Состав подроста – 9Дс1Бер+Яо.

На данной постоянной пробной площади в 2005 году было заложено 10 пробных площадок и было учтено 348 шт. подроста, из них здорового подроста – 274 шт., поврежденного – 74 шт., в переводе на 1 га – 17,4 тыс. шт./га, из них здоровых – 13,7 тыс. шт./га, поврежденных – 3,7 тыс.шт./га.

В 2017 году на пробной площади № 9 было заложено 10 пробных площадок и было учтено 33 шт. подроста, из них 7 шт. здоровых и 26 шт. поврежденных. В переводе на 1 га – 1,7 тыс. шт./га, из них здоровых – 0,4 тыс. шт./га, поврежденных – 1,3 тыс. шт./га. Состав подроста – 5Гр3Дс1Яо1Бер.

Пробная площадь № 11 (постоянный научный стационар № 11) заложена в кв. 16, выд. 3. Возраст дуба – 82 года (данные 2006 года). Бонитет – 5Б. Происхождение – вегетативное. Тип леса – С₁. Высота н. у. м. – 170 м. Состав насаждения – 10Дп+Гр. Состав подроста – 5Гр2Дп2Гл1Клп.

На данной постоянной пробной площади в 2006 году было заложено 9 пробных площадок и учтено 111 шт. подроста, из них 109 здоровых и 2 поврежденных, в переводе на 1 га – 6,2 тыс. шт./га. Из них 6,1 тыс. шт./га здоровых и 0,1 тыс. шт./га поврежденных.

В 2017 году на пробной площади № 11 нами было заложено 10 пробных площадок. На данных пробных площадках было учтено 309 шт. подроста, из них 28 здоровых и 281 поврежденных. В переводе на 1 га – 15,5 тыс. шт./га, из них здоровых – 1,4 тыс. 9 шт./га, поврежденных – 14,1 тыс. шт./га. Состав подроста – 6Дп4Гр.

Пробная площадь № 12 (постоянный научный стационар № 12) заложена в кв. 16, выд. 3. Возраст дуба – 80 лет (данные 2005 года). Бонитет – 5Б. Происхождение – вегетативное. Тип леса – С₁. Высота над уровнем моря – 240 м. Состав насаждения – 9Дп1Гр, единично Яо. Состав подроста – 10Гр.

На данной постоянной пробной площади в 2005 году было заложено 10 пробных площадок, на которых учтено 332 шт. здорового подроста, в переводе на 1 га – 16,6 тыс. шт./га.

В 2017 году на пробной площади № 12 было заложено 10 пробных площадок и в результате перечета учтено 314 шт. подроста, из них 30 здоровых и 284 поврежденных. В переводе на 1 га – 15,7 тыс. шт./га, из них здоровых – 1,5 тыс. шт./га, поврежденных – 14,2 тыс. шт./га. Состав подроста – 5Гр4Дп1Яо.

Пробная площадь № 13 (постоянный научный стационар № 13) заложена в кв. 24, выд. 18. Возраст дуба – 87 лет (данные 2006 года). Бонитет – 5Б. Происхождение – вегетативное. Тип леса – В₀. Высота над уровнем моря – 150 м. Состав насаждения – 10Дп+Гр. Состав подроста – 9Дп1Гр+Яо.

На данной постоянной пробной площади в 2006 году было заложено 10 пробных площадок и было учтено 113 шт. подроста, из них здорового подроста – 87 шт., поврежденного – 26 шт., в переводе на 1 га – 5,7 тыс. шт./га, из них здоровых – 4,4 тыс. шт./га, поврежденных – 1,3 тыс. шт./га.

В 2017 году на пробной площади № 13 было заложено 10 пробных площадок и учтено 325 шт. подроста, из них 49 здоровых и 276 поврежденных. В переводе на 1 га – 16,3 тыс. шт. га, из них здоровых – 2,5 тыс. шт.га, поврежденных – 13,8 тыс. шт./га. Состав подроста – 10Дп ед.Гр.

Пробная площадь № 18 (постоянный научный стационар № 18) заложена в кв. 14, выд. 30. Возраст дуба – 88 лет (данные 2006 года). Бонитет – 5Б. Происхождение – вегетативное. Тип леса – С₁. Высота над уровнем моря – 290 м. Состав насаждения – 5Дп4Дс1Бер+ЯоГр. Состав подроста – 4Дп5Яо1Гр.

На данной постоянной пробной площади в 2006 году было заложено 10 пробных площадок и было учтено 206 шт. подроста, из них здорового подроста – 168 шт., поврежденного – 38 шт., в переводе на 1 га – 10,3 тыс. шт./га, из них здоровых – 8,4 тыс. шт./га, поврежденных – 1,9 тыс. шт./га.

В 2017 году на пробной площади № 18 было заложено 10 пробных площадок, на которых нами учтено 126 шт. подроста, из них 69 здоровых и 57 – поврежденных. В переводе на 1 га – 6,6 тыс. шт./га, из них здоровых – 3,5 тыс. шт./га, поврежденных – 3,1 тыс. шт./га. Состав подроста – 5Дп5Яо ед.Бер.

При рассмотрении данных таблицы 1 обращают на себя внимание сильные отклонения по составу подроста при относительно одинаковом составе насаждений пробных площадей № 2, 7 и 9 (площади, выделенные в скальнодубовых насаждениях) как между отдельными площадями, так и в пределах одной площади по годам. Так, только на площади № 9 подрост дуба скального в 2005–2006 годах оказался представленным в пропорции состава насаждений этого участка, а именно: 10Дс в составе насаждений и 9Дс в составе подроста. В то же время на двух других участках подрост дуба скального в 2005–2006 годах вообще отсутствовал, но в 2017 году неожиданно был зарегистрирован в количестве, которое составило 60 % от общего числа подроста на участке № 7, а на двух других участках, № 9 и № 2, подрост дуба скального в 2017 году составил 30 и 10 % соответственно.

В насаждениях с преобладанием дуба пушистого состав подроста в большей мере соответствует составу насаждений, чем в насаждениях с преобладанием дуба скального. Лишь на участке № 11 в 2005–2006 годах подрост зарегистрировано в 5 раз меньше, чем в составе насаждений. Однако в 2017 году его в уже меньше только в 2 раза, как и на участке № 12 за все годы наблюдений. На участках № 13 и 18 отмечено почти полное соответствие состава подроста и состава насаждений по всем годам наблюдений.

Большая выровненность состава подроста по сравнению с составом насаждений отмечается для всех участков и, видимо, является нормой.

В целом, на площадях с преимущественным участием дуба скального в 2006–2006 годах зарегистрирована большая плотность подроста (21,0 тыс. шт./га), чем плотность подроста на площадях с преимущественным участием дуба пушистого (9,5 тыс. шт./га). Однако это довольно большое превышение, возможно, связано с сильным отклонением в большую сторону количества подроста на одном из участков (№ 7). Но и без учета данных по этому участку превышение сохраняется, хотя и не такое большое – 11,1 против 9,5 тыс. шт./га.

Сравнительные данные о степени повреждения подроста в 2005–2006 и 2017 годах на отдельных пробных площадях и в среднем по всем площадям (табл. 2) свидетельствуют, что общее поражение подроста в 2017 году по сравнению с 2006–2006 годами увеличилось в 7,5 раз – с 11,5 % до 86,7 %. При этом при относительно более низкой в целом степени поражения площадей в 2005–2006 годах наблюдается большой разброс в степени поражения отдельных площадей – от нуля до 28,8 %. Повреждение подроста в 2017 году на большинстве участков значительно выше и равномерней – от 76,5 до 92,3 %. По степени повреждения подроста пробные площади с преобладанием дуба скального практически не отличаются от площадей с преобладанием дуба пушистого.

Таблица 2

Сравнительные данные о состоянии подроста древостоя в Карадагском заповеднике по результатам учетов в 2005–2006 и 2017 годах

Номер пробной площади	Состав подроста в отдельные годы, 2005–2006 / 2017	Состояние подроста древостоя по годам, % поврежденного подроста	
		2005–2006	2017
1	2	3	4
2	4Го2Бер2Яо1Лпс1Взп/ 8Бер1Дс1Яо+Гр ед.Клп	10,4	92,3
7	5Бер4Клп1Го+Яо/ 6Дс2Клп1Яо1Бер ед.Гр	0,2	88,5
9	9Дс1Бер+Яо/ 5Гр3Дс1Яо1Бер	21,3	76,5
В среднем по трем участкам		10,6	85,8

Продолжение табл. 2

1	2	3	4
11	5Гр2Дп2Гл1Клп/ 6Дп4Гр	1,6	91,0
12	10Гр/ 5Гр4Дп1Яо	0	90,4
13	9Дп1Гр+Яо/ 10Дп ед.Гр	28,8	84,7
18	4Дп5Яо1Гр/ 5Дп5Яо ед.Бер	18,4	83,7
В среднем по четырем участкам		12,2	83,3
В среднем по всем участкам		11,5	86,7

Состояние подроста по отдельным размерным категориям. Пробные площади № 2, 7, 9 (с преобладанием дуба скального). В результате обработки данных постоянных пробных площадей, заложенных в насаждениях дуба скального в 2005–2006 годы, получены следующие данные по подросту дуба скального. Мелкого подроста зарегистрировано 18,8 тыс. шт./га, в том числе здорового – 17,5 тыс. шт./га, поврежденного – 1,3 тыс. шт./га; среднего подроста – 2,0 тыс. шт./га, весь подрост здоровый; крупного подроста 10,2 тыс./га шт., здорового – 10,1 тыс. шт./га, поврежденного – 0,1 тыс. шт./га (рис. 4 а).

По данным 2017 года, мелкого подроста дуба скального зарегистрировано 5,9 тыс. шт./га, из них здорового – 0,7 тыс. шт./га, поврежденного – 5,2 тыс. шт./га; среднего подроста – 0,02 тыс. шт./га, весь подрост поврежденный; крупного подроста – 0,02 тыс. шт./га, весь подрост поврежденный.

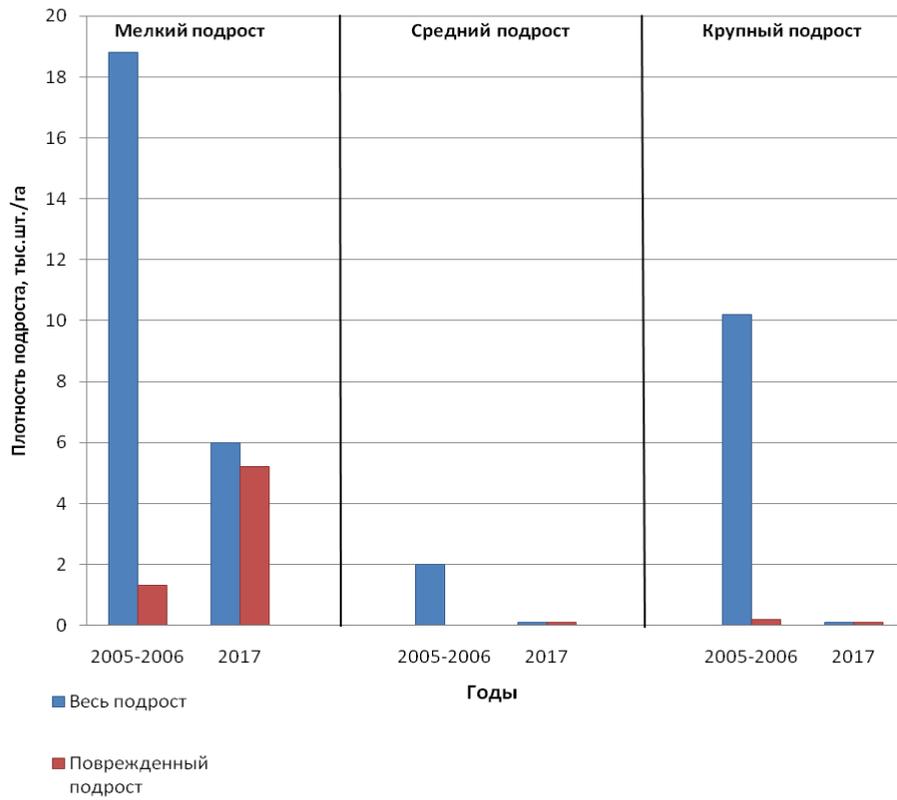
Пробные площади № 11, 12, 13, 18 (с преобладанием дуба пушистого). В результате обработки данных постоянных пробных площадей, заложенных в насаждениях дуба пушистого в 2005–2006 годы, получены следующие данные по подросту дуба пушистого. Мелкого подроста зарегистрировано 7,0 тыс. шт./га, в том числе здорового – 6,2 тыс. шт./га, поврежденного – 0,8 тыс. шт./га; среднего подроста – 1,1 тыс. шт./га, в том числе здорового – 1,0 тыс. шт./га, поврежденного – 0,1 тыс. шт./га; крупного подроста – 1,4 тыс. шт./га, поврежденного не обнаружено (рис. 4 б).

В 2017 году мелкого подроста дуба пушистого зарегистрировано 12,4 тыс. шт./га, в том числе здорового – 0,7 тыс. шт./га, поврежденного – 5,2 тыс. шт./га; среднего подроста – 0,78 тыс. шт./га тыс., весь подрост поврежденный; крупного подроста – 0,2 тыс. шт./га, весь подрост поврежденный.

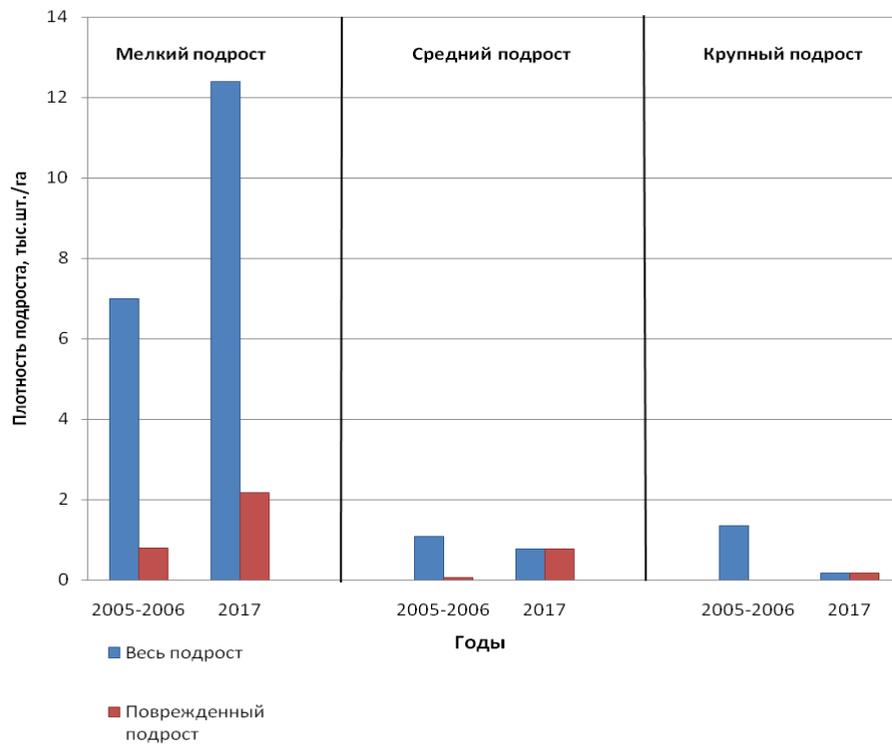
Таким образом, в насаждениях дуба пушистого в 2005–2006 годах мелкий подрост был поврежден на 11,4 %, средний на 5,5 %, крупный вообще не был поврежден; в 2017 году мелкий подрост поврежден на 17,6 %, а средний и крупный подрост поврежден на 100 %.

В насаждениях дуба скального в 2005–2006 годах мелкий подрост был поврежден на 6,9 %, средний подрост не был поврежден, крупный подрост поврежден на 9,8 %; в 2017 году мелкий подрост поврежден на 88,1 %, а средний и крупный подрост – на 100 %.

Сравнивая данные повреждений подроста в насаждениях дуба пушистого и дуба скального, следует отметить, что в 2005–2006 годах поврежденность подроста дуба пушистого составила 9,5 %, а подрост дуба скального – 5,2 %, в то время как в 2017 году в насаждениях дуба пушистого подрост был поврежден на 17,9%, а подрост в насаждениях дуба скального – на 88,5%. То есть в 2005–2006 годах подрост в насаждениях дуба пушистого был поврежден в 2 раза больше, чем подрост в насаждениях дуба скального, а в 2017 году, наоборот, подрост в насаждениях дуба пушистого был поврежден в 5 раз меньше, чем подрост в насаждениях дуба скального. Данное расхождение связано с относительным обилием мелкого и крупного подрост дуба скального в 2005–2006 годах и, напротив, относительно высокой плотностью мелкого подрост дуба пушистого в 2017 году.



a



б

Рис. 4. Плотность подроста дуба скального (*a*) и дуба пушистого (*б*) и степень его повреждения по результатам учета в 2005–2006 и 2017 годах в Карадагском природном заповеднике

В абсолютных значениях количество подроста дуба скального с 2005–2006 годов по 2017 год снизилось с 31,0 тыс. шт./га до 6,1 тыс. шт./га, а дуба пушистого возросло с 9,5 до 13,4 тыс. шт./га. При этом и в насаждениях дуба скального, и дуба пушистого отмечен рост количества поврежденного подроста: для дуба скального – с 1,0 до 2,4 тыс. шт./га, для дуба пушистого – с 1,6 до 5,2 тыс. шт./га. В процентном отношении подрост дуба скального в 2005–2006 годах повреждался меньше дуба пушистого – 5,2 % по сравнению с 10,5 %, однако в 2017 году повреждение подроста достигло 88,5 %, в то время как повреждение подроста дуба пушистого возросло только до 17,9 %.

Следует обратить внимание на то, что как в 2005–2006 годах, так и в 2017 году повреждение подроста дуба скального по сравнению с дубом пушистым в абсолютном выражении было выше – 1,6 и 1,0 тыс. шт./га в 2005–2006 годах и 5,4 и 2,4 тыс. шт./га в 2017 году соответственно.

Эти данные в совокупности, на наш взгляд, свидетельствуют, что дуб пушистый в условиях чрезмерно высокой численности косули проявляет большую устойчивость по сравнению с дубом скальным. В этих условиях дуб пушистый увеличивает численность и плотность подроста, сводя к минимуму степень его повреждения.

Однако в целом следует признать, что сверхвысокая численность косули в заповеднике играет резко отрицательную роль, об этом свидетельствуют минимальная численность среднего и полное отсутствие крупного подроста как дуба скального, так и дуба пушистого в насаждениях заповедника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рост численности косули европейской в Карадагском природном заповеднике отмечается с момента его создания в 1979 году. В 1997 году численность косули впервые превысила оптимальную и в дальнейшем, увеличиваясь по экспоненте, к 2016 году достигла 750 особей, что в 8,2 раза превышает норму.

В условиях перенаселения в заповеднике самцы косули вынуждены проявлять повышенную маркировочную активность. Заламыванию древесного подроста и ветвей кустарника в заповеднике подвержен 21 вид древесно-кустарниковых пород. Выбирая определенные растения для залама, самцы косули проявляют избирательность в отношении размера и вида растений. Ясень обыкновенный, фисташка туполистная и грабник восточный поражались в 5–12 раз чаще, чем если бы они выбирались самцами косули для мечения территории пропорционально их общей численности в насаждениях.

Маркировочная деятельность самцов косули в целом не представляет большую опасность для насаждений заповедника. В то же время, учитывая преимущественное расположение маркированных растений вдоль опушек, такая деятельность самцов может существенно сдерживать зарастание полян древесно-кустарниковой растительностью и мезотификацию его территории в целом.

Учеты степени повреждения древесно-кустарникового подроста в заповеднике в результате пищевой активности косули, проведенные в 2005–2006 и 2017 годах, показали увеличение доли поврежденного подроста за этот период в 7,5 раз – с 11,5 % до 86,7 %.

Учеты плотности и степени поврежденности подроста основных лесобразующих пород заповедника – дуба скального и дуба пушистого – показали, что с 2005–2006 годов по 2017 год численность поврежденного подроста увеличилась для первого вида в 3,4 раза, а для второго – в 2,4 раза. При этом дуб скальный снизил общую численность подроста, а дуб пушистый несколько увеличил в основном за счет мелкого подроста. При этом доля поврежденного подроста дуба скального возросла с 5,2 до 88,5 %, а дуба пушистого – с 10,5 всего до 17,9 %. Эти данные в совокупности, на наш взгляд, свидетельствуют, что дуб пушистый в условиях чрезмерно высокой численности косули проявляет большую устойчивость по сравнению с дубом скальным.

В целом, чрезмерная численность косули в заповеднике в отношении лесовозобновления играет исключительно негативную роль, об этом свидетельствуют

снижение до абсолютного минимума численности среднего и полное отсутствие крупного подростка как дуба скального, так и дуба пушистого.

Необходимо особо подчеркнуть, что сложившуюся ситуацию с косулей в заповеднике следует признать катастрофической, особенно учитывая крайнюю уязвимость маргинальных дубовых лесов резервата с участием граба и ясеня, расположенных на южной границе распространения леса в Северном полушарии.

Список литературы

Антонец Н. В. Дендроактивность диких копытных животных Днепроовско-Орельского природного заповедника // Актуальные проблемы охраны природы и рационального использования животного мира. – Кишинев, 2007. – С. 9.

Антонец Н. Возобновление дуба под влиянием средообразующей деятельности кабана. – Germany, LAP LAMBERT: Academic publishing, 2013. – 254 с.

Антонец Н. В., Ярыш В. Л. Дендроактивность косули европейской (*Capreolus capreolus*) // IX Всероссийская научно-практ. конф. (с международным участием) «Тобольск научный – 2012». – Тобольск: Тюменский издательский дом, 2012. – С. 78–82.

Антонец Н. В., Ярыш В. Л. Средообразующая деятельность диких копытных животных Карадагского природного заповедника // Сто лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов. – Симферополь: Н. Орианда, 2015. – С. 177–188.

Антонец Н. В., Ярыш В. Л. Особенности динамики численности объектов промфауны в Карадагском природном заповеднике // Междунар. конф. «Биологический вид в структурно-функциональной иерархии биосферы». – Белгород: БелГУ, 2018. – С. 139–143.

Волох А. М. Великі савці південної України в ХХ ст. (динаміка ареалів, чисельність, охорона та управління): автореф. дис. ... на соиск. учен. степени доктора биол. наук / А. М. Волох. – Київ: Інститут зоол. НАНУ, 2004. – 35 с.

Гусев А. А. Роль диких копытных в функционировании биогеоценозов Центрально-Черноземного заповедника: автореф. дисс. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук / А. А. Гусев. – М., 1984. – 19 с.

Динесман Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 165 с.

Иванов С. П., Паршинцев А. В., Евстафьев А. И., Товпинец Н. Н., Ярыш В. Л. Проблема избытка диких копытных на заповедных территориях // А. Л. Морозова, В. Ф. Гнубкин (ред.). – Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника). – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 1. – С. 445–463.

Карадаг заповедный. Научно-популярные очерки. Издание второе. – Н. Орианда. – Симферополь, 2012. – 288 с.

Козло П. Г. Дикий кабан. – Минск: Урожай, 1975. – 223 с.

Мишнев В. Г. Заповедники и принцип жесткой резервации территорий // Ботан. журн. – 1984. – Т. 69, № 8. – С. 1106–1113.

Мишнев В. Г. Воспроизводство буковых лесов Крыма. – Киев – Одесса: Вища школа, 1986. – 130 с.

Мишнев В. Г. Заповедники – резерваты биоразнообразия (?) // Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях: 5 лет после Гурзуфа: Материалы II научной конференции (Симферополь, 25–26 апреля 2002 г.). – Симферополь, 2002. – С. 166–169.

Природа Карадага / [под ред. Морозовой А. Л.]. – Киев: Наукова думка, 1989. – С. 226.

Проект організації території та охорони природних комплексів Карадазького природного заповідника НАН України. – Ірпінь, 2005. – 210 с.

Филонов К. Н. Динамика численности копытных животных и заповедность // Охотоведение: сборник научных трудов ЦНИЛ. – М., 1977. – 229 с.

Ходашева К. С., Елисеева В. И. Участие позвоночных животных – потребителей веточных кормов в круговороте веществ в лесостепных дубравах // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. – М., 1967. – С. 81–84.

Ярыш В. Л. Анализ подростка в насаждениях дуба пушистого на территории Карадагского заповедника // Современные задачи и актуальные вопросы лесоведения, дендрологии, парковедения и ландшафтной архитектуры. Сборник научных трудов ГНБС. – Ялта, 2018. – Т. 147. – С. 73–75.

Ярыш В. Л., Антонец Н. В., Балалаев А. К., Иванов С. П. Динамика численности косули европейской, зайцарусака и хищничество горно-крымской лисицы в Карадагском природном заповеднике // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 144–157.

Ярыш В. Л., Иванов С. П. Динамика численности копытных в Карадагском природном заповеднике // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сб. научн. раб. / Ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. – Симферополь: Н. Орианда, 2015. – С. 372–384.

Ярыш В. Л., Иванов С. П. Феномен высокой плотности копытных в Карадагском природном заповеднике в Крыму. Сообщение I. Особенности проведения учетов численности и интерпретации данных // Ученые записки

Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2017. – Том 3 (69). № 3.– С. 232–248.

Ярыш В. Л., Иванов С. П. Феномен высокой плотности копытных в Карадагском природном заповеднике в Крыму. Сообщение II. Многолетняя динамика численности // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2017. – Том 3 (69). – № 4. – С. 253–267.

Yarysh V. L., Ivanov S. P., Antonets N. V. The Influence of European Roe Deer on Reforestation in Plantations of the Karadag Natural Reserve // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 116–129.

The paper discusses state and possibility of renewal of the main forest-forming species of the Karadag natural reserve – downy oak (*Quercus pubescens* Willd., 1796) and sessile oak (*Quercus petraea* Liebl., 1784) in conditions of excessive density of European roe deer (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758). The exponential increase in the number of roe deer in the reserve was observed since its creation. In 2016, the number of individuals of the species reached 750 individuals, which is 8.2 times higher than the norm. Against the background of high abundance, increased activity of individual territory marking by male roe deer was observed. In the reserve, 21 species of tree-shrub species are prone to breaking of undergrowth. In this case, European ash, terebinth and oriental hornbeam were subjected to predominant damage as they were broken 5–12 times more often than other species. With the increase in the number of roe deer, the share of damaged tree and shrub undergrowth in the reserve from 2005–2006 to 2017 increased 7.5 times – from 11.5 % to 86.7 %. Records of density and extent of undergrowth damage of the main forest-forming species of the reserve, sessile oak and downy oak, showed that from 2005–2006 to 2017, the number of damaged undergrowth increased for the first species by 3.4 times, and for the second one by 2.4 times. At the same time, sessile oak reduced the total number of undergrowth, and downy oak slightly increased it mainly due to small undergrowth. Meanwhile, the share of affected undergrowth of sessile oak increased from 5.2 to 88.5 %, and the share of downy oak – from 10.5 to 17.9 %. Decrease to the absolute minimum of the number of medium undergrowth, and complete absence of big undergrowth of sessile oak and downy oak was observed. Based on the data set obtained, it was concluded that in relation to reforestation, the excessive number of roe deer in the reserve plays an extremely negative role. Renewal of downy oak and sessile oak in the reserve should be considered unsatisfactory.

Key words: ungulates' density, reforestation, downy oak, sessile oak, Karadag natural reserve.

Поступила в редакцию 22.07.18

УДК 582.688.3:631.53.04:632.931.1

Особенности культивирования видов и сортов рододендронов (*Rhododendron*) в условиях умеренно- континентального климата

Мазина И. Г.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
mazina335066@mail.ru

Дана биоэкологическая и декоративная характеристика рододендрона *Rhododendron* L. Выделены неблагоприятные климатические и погодные факторы, оказывающие влияние на рост и развитие растений в условиях умеренно-континентального климата. Определены наиболее устойчивые таксоны: листопадные азалии 'Goldpracht', 'Goldtopas', *Rh. schlippenbachii*, 'Schneegold', 'Sunte Nectarine', *Rh. viscosum*, японские азалии *Rh. impeditum* 'Ramapo', *Rh. obtusum* 'Ledikanense', вечнозеленые рододендроны *Rh. smirnowii* 'Gradito', *Rh. yakushmanum* 'Mist Maiden', *Rh. yakushmanum* 'Silberwolke', *Rh. yakushmanum* 'Sylver Lady', *Rh. yakushmanum* 'Trinity'; неустойчивые: листопадная азалия 'Cannon's Double', японские азалии *Rh. 'Geisha Orange'*, *Rh. obtusum* 'Gislinde', *Rh. obtusum* 'Diamant', *Rh. obtusum* 'Melina', вечнозеленый рододендрон 'Oberschleisen'. Описаны основные методы сохранения растений в культуре: выбор оптимального места посадки, соблюдение благоприятных сроков и технологии посадки, необходимых агротехнических мероприятий по уходу за растениями. При культивировании рододендронов рекомендуются методы их сохранения, включающие влагозарядковый и поддерживающий поливы, внесение в почву абсорбента для сохранения влаги, полив зимой в теплице, своевременную санитарную обрезку, корневую и некорневую подкормки растений физиологически кислыми органическими и минеральными удобрениями, защиту растений от заморозков, укрытие надземных и подземных частей растений на зиму, защиту от болезней и вредителей.

Ключевые слова: *Rhododendron*, культивирование, сохранность, посадка, уход.

ВВЕДЕНИЕ

Рододендроны *Rhododendron* L. обладают высокой декоративностью, которую могут сохранять свыше 200 лет. Они отличаются разнообразием окрасок, величины и формы цветков, листьев и габитуса, а широкий диапазон их цветения с апреля по июнь позволяет создавать сады непрерывного цветения в течение трех месяцев. Рододендроны применяются в озеленении различных объектов садово-паркового строительства, однако наибольшей популярности они достигли в качестве основного компонента японских садов, не теряющих своей актуальности в разных климатических зонах. Род *Rhododendron* L. из семейства вересковых (Ericaceae Juss.) включает, по разным сведениям, от 1000 до 1300 диких видов, однако только половина из них используется в озеленении. Естественный ареал их распространения включает Северную Америку, Скандинавский полуостров, горы Европы, Малой Азии, Гималаи, Сибирь, Дальний Восток, Китай, Индокитайский полуостров, Японию и северо-восточную часть Австралии (Кондратович, 1982; Петухова, 2006).

Применение рододендронов в садово-парковом строительстве в России началось с середины XIX века (Кондратович, 1982). Большой вклад по внедрению в озеленение рододендронов природной флоры бывшего СССР внесли М. С. Александрова (2001), И. Е. Ботяновский (1981), А. У. Зарубенко (2006), В. Т. Зорикова (1973), Р. Я. Кондратович (1982) и др. В Никитском ботаническом саду (НБС) опыт культивирования рододендронов был заложен Х. Х. Стевенем в 1813–1819 годах (Малева, 1931). В каталоге 1821 года значились *Rh. caucasicum* Pall. (по Krüssmann, 1978), *Rh. dauricum* L., *Rh. ferrugineum* L., *Rh. hybridum* Ker. (по А. У. Зарубенко, 2006), *Rh. maximum* L., *Rh. ponticum* L. По информации О. Ф. Малевой (1931), не сохранилось данных о методах, применяемых для их культуры, и о том, насколько они удачно развивались. В последующие годы сведения о культивировании рододендронов в НБС в литературе не встречались.

Исследованиями установлено, что успех интродукции во многом зависит от условий, которые создаются для интродуцентов с учетом их экологических требований. Растения предпочитают легкую полутень, рыхлые, гумусные, достаточно влажные почвы с уровнем рН 4,5–5,5. Для того, чтобы растения могли перенести неблагоприятные зимние условия, они должны своевременно закончить рост, период закаливания, перестроить ход физиологических и биохимических процессов так, чтобы максимально повысить морозо- и зимостойкость (Кондратович, 1982). В практике зеленого строительства в условиях умеренно-континентального климата России рододендроны применяются относительно редко в связи со слабой их изученностью в условиях культивирования, отсутствием необходимых рекомендаций по агротехнике. До сих пор спорным остается вопрос о способах защиты надземных частей растений от неблагоприятных зимних факторов.

Цель работы – на основе анализа причин неудовлетворительного состояния некоторых видов и сортов рододендрона в условиях умеренно-континентального климата выделить наиболее зимостойкие таксоны, разработать практические рекомендации по посадке и уходу за растениями для более широкого их использования в культуре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – 4 вида и 50 сортов рододендрона *Rhododendron* из групп листопадных и японских азалий, а также вечнозеленых рододендронов. Методы исследования – анализ опыта интродукции рододендронов на основании литературных источников и работы на частных объектах озеленения в условиях умеренно-континентального климата (лесостепная зона Киевской области). Изучали особенности посадки и содержания растений в культуре, определяли специфику влияния различных факторов на их рост и развитие. Используя архивные материалы, литературные данные, анализировали особенности их культивирования (Александрова, 2001; Ботяновский, 1981; Зарубенко, 2006; Кондратович, 1982; Малеева, 1931 и др.).

Оценка засухоустойчивости и обмерзаемости растений проводилась по методикам И. Е. Ботяновского (1981), П. И. Лапина и С. В. Сидневой (1973); фенологические наблюдения – по методике Г. Н. Зайцева (1981). Влияние погодных условий на рост и развитие растений осуществляли, используя метеорологические данные (Научно-прикладной справочник..., 1990). Видовой состав вредителей и болезней изучали путем визуального осмотра всех органов растений (Александрова, 2001; Кондратович, 1982; Ochropa roślin..., 2001). Названия таксонов приведены согласно Международному индексу названий растений (IPNI), «The Plant List», G. Krüssmann (1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Степень чувствительности рододендронов обусловлена комплексом неблагоприятных для них факторов. Успех интродукции определяет пластичность растений, их способность адаптироваться в новых условиях произрастания (Кондратович, 1982).

Анализ причин неудовлетворительного состояния рододендронов в условиях умеренно-континентального климата за десятилетний период (2004–2014 гг.), включая суровые зимы 2005–2006 годов и 2011–2012 годов, показал, что основными негативными факторами, оказывающими влияние на рост и развитие растений, являются: неблагоприятные климатические и погодные условия, неудачный выбор места посадки, нарушение сроков и технологии посадки, несоблюдение правил агротехнического ухода за растениями, поражение болезнями и вредителями.

Неблагоприятные климатические и погодные условия.

- 1) Затяжная прохладная весна, условия которой отодвигают начало вегетационного периода.
- 2) Летняя воздушная засуха, жара с температурой воздуха более 31 °С.

- 3) Суховеи, приводящие к перегреву растений.
- 4) Затяжная теплая и сырая осень, способствующая несвоевременному прохождению растениями фаз закаливания.
- 5) Ранние осенние заморозки, повреждающие не закончившие рост растения.
- 6) Резкое снижение температуры в конце осени – начале зимы, способствующее подмерзанию неодревесневших и плохо одревесневших побегов.
- 7) Длительный (5 дней и более) период низких температур ($-17\text{ }^{\circ}\text{C} \dots -30\text{ }^{\circ}\text{C}$), приводящий к подмерзанию побегов и нарушению функционирования проводящей системы.
- 8) Резкие колебания дневных и ночных температур при сильных морозах, вызывающие образование морозобоин.
- 9) Продолжительные оттепели, приводящие к преждевременному выходу растений из состояния глубокого покоя и снижению морозостойкости.
- 10) Высокая солнечная радиация, обуславливающая сильное испарение воды при невозможности ее поступления из замерзшей почвы (зимняя засуха).
- 11) Весенние заморозки, совпадающие с периодом активной вегетации рододендронов и вызывающие повреждение распускающихся почек, задержку роста и развития растений.

Комплекс неблагоприятных погодных условий, которые наблюдались в суровые зимы 2005–2006 годов и 2011–2012 годов, привел к значительным повреждениям рододендронов. Это резкое похолодание в конце января, сильные продолжительные морозы от $-23\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ с ярким солнцем и сильным ветром, зимние оттепели и резкие суточные перепады температур в конце января – начале и середине февраля (2006 год), в конце февраля – середине марта (2012 год).

Часть растений (554 экземпляров из 33 таксонов) была высажена в защищенном месте под кронами разреженного соснового насаждения. После суровой зимы 2005–2006 годов у 117 экземпляров была потеряна декоративность (21 % от общего количества). Из них наибольший процент ослабленных растений отмечен среди японских азалий (42 %), далее следуют листопадные азалии (13 %) и вечнозеленые рододендроны (12 %).

Наиболее массовая потеря декоративности (до 71 %) отмечена у японской азалии *Rh. 'Geisha Orange'* (24 экземпляра из 34). Высокий процент ослабленных растений отмечен также у вечнозеленого рододендрона 'Oberschleisen' (68 %) и листопадной азалии 'Cannon's Double' (67 %). У *Rh. obtusum* Hort. ex Wats. 'Schneeglantz' декоративность потеряна у 25 % растений (23 экземпляра из 42). У японских азалий *Rh. obtusum* 'Diamant' и *Rh. obtusum* 'Melina' ослаблены 55 и 50 % растений соответственно. Не утратили декоративности после перезимовки листопадные азалии 'Goldpracht', 'Goldtopas', *Rh. schlippenbachii* Maxim., 'Schneegold', 'Sunte Nectarine', *Rh. viscosum* (L.) Torr., а также японские азалии *Rh. impeditum* Balf. f. & W. W. Sm. 'Ramapo', *Rh. obtusum* 'Ledikanense', вечнозеленые рододендроны *Rh. smirnowii* Trautv. Hybr. 'Gradito', *Rh. yakushmanum* Nakai (по Krüssmann, 1978) 'Mist Maiden', *Rh. yakushmanum* 'Silberwolke', *Rh. yakushmanum* 'Sylver Lady', *Rh. yakushmanum* 'Trinity'.

Некоторые из ослабленных и потерявших декоративность растений плохо перенесли следующую обычную зиму 2006–2007 годов. Погибли 5 растений: 1 экземпляр *Rh. obtusum* 'Diamant', 1 экземпляр *Rh. obtusum* 'Melina', 1 экземпляр *Rh. obtusum* 'Schneeglantz', 2 экземпляра *Rh. yakushmanum* 'Mist Maiden'; полностью потеряли декоративность 9 растений: 3 экземпляра *Rh. obtusum* 'Rosalind', 1 экземпляр *Rh. 'Sunte Nectarine'*, 2 экземпляра *Rh. smirnowii* 'Gradito', 2 экземпляра *Rh. yakushmanum* 'Sylver Lady' и 1 экземпляр *Rh. yakushmanum* 'Silberwolke'.

Неудачный выбор места посадки. Неудачный выбор места посадки, главным образом открытое местоположение, также является одним из наиболее неблагоприятных факторов для сохранности рододендронов.

- 1) Яркое солнце с 11 до 16 часов, вызывающее подгорание, усыхание и опадение листьев, ажурность крон.

2) Большая разница температур воздуха (15–18 °С) и почвы (5 °С), обычно ранней весной, приводящая к активизации транспирации, пожелтению и опадению листьев.

3) Открытость ветрам (особенно восточным) и сквознякам, способствующая иссушению листьев и побегов, обезвоживанию и ослаблению растений.

4) Глухая тень, вызывающая вытянутость побегов, ажурность крон, слабое цветение.

5) Низинные места, в которых наблюдается застой холодного воздуха, весной долго не сходит снег. Происходит подмерзание и подпревание корневой шейки, ослабление растений.

Нарушение сроков и технологии посадки.

1) Неблагоприятное время посадки (осень), при котором отсутствует укоренение и подготовка к зиме. Вызывает повреждение или гибель растений. Осенняя посадка (сентябрь – октябрь) предпочтительна в южных районах с теплой и продолжительной осенью, мягкой зимой, так как следующей весной растения раньше тронутся в рост и меньше пострадают от вероятной засухи. Весенняя посадка предпочтительна в центральных и северных районах страны, где вероятность весенней засухи невысока (апрель – середина мая).

2) Заглубленная посадка (заглубление корневой шейки), вызывающая слабое цветение, подпревание и отслоение коры, поражение вредителями и болезнями, ослабление растений.

3) Неподходящая почва: тяжелая глинистая или легкая песчаная. Тяжелая по механическому составу почва с недостаточной аэрацией приводит к нарушению нормального роста и развития растений, поражению паразитарными грибами. Песчаная почва вызывает недостаток влаги и питания, мелколистность, усыхание побегов, ажурность кроны. Оптимальным для рододендронов является легкий суглинок.

4) Реакция почвенного раствора от нейтральной (рН 7) до щелочной (рН 7,5–8,0), приводящая к появлению признаков хлороза. Наблюдаются уменьшение роста, ослабление растений и их поражение инфекционными заболеваниями.

Несоблюдение правил агротехнического ухода за растениями снижает их устойчивость и способствует развитию инфекционных болезней, поражению вредителями.

1) Неудовлетворительный полив (недостаточный или чрезмерный), вызывающий опадение листьев и усыхание растений.

2) Задержка освобождения корневой шейки после зимы, приводящая к подпреванию и отслоению коры.

3) Несвоевременное удаление отцветших соцветий, способствующее ослаблению растений из-за перераспределения пластических веществ на плодообразование.

4) Отсутствие санитарной обрезки, повышение уровня заболеваемости и заселения вредителями.

5) Несоблюдение оптимальных сроков и правил подготовки рододендронов к зиме, укрытия корневых систем и крон растений.

Поражение болезнями и вредителями. Наиболее распространенные болезни рододендронов: фитофтороз, вертициллез и фузариоз, вызывающие корневые гнили и отмирание побегов, кольцевое поражение корневой шейки грибницей, ослабление или гибель растений в случае сильного поражения; пятнистости, серая гниль и хлороз, приводящие к появлению различных пятен на листовых пластинках, их пожелтению и побурению, опадению. Наиболее опасные вредители: паутинный клещ, акациевая ложнощитовка, бороздчатый долгоносик, рододендровые клопы, мучнистый червец, рододендровая муха и белокрылка, вызывающие скручивание и опадение листьев, поражение корней. Данные заключения сделаны по результатам обследований на основании литературных источников (Александрова, 2001; Кондратович, 1982; Ochrona roślin..., 2001).

Опыт показывает, что декоративность рододендронов в условиях культивирования зависит прежде всего от правильного выбора места посадки. Для вечнозеленых рододендронов наиболее благоприятным является небольшое затенение и несколько часов в

день яркого солнца, для листопадных – полное освещение в первой половине дня и рассеянная полутьма во второй. Необходимо избегать слишком закрытых (защищенных) мест, так как листья у растений могут желтеть от резких перепадов температур. Открытые для ветра места, особенно со сквозняками между зданиями, также не подходят для рододендронов. Опыт сохранности рододендронов после суровой зимы 2005–2006 годов показал, что в защищенном месте растения повреждаются на 20 % меньше, чем на открытом.

Рекомендации. Важным условием успешного культивирования рододендронов является правильная их посадка и подготовка достаточно плодородной, рыхлой почвенной смеси с уровнем рН 4,5–5,5 (гибриды Инкаро до 6,5). Если почва на участке представлена тяжелым суглинком, ее плотность необходимо снизить путем добавления крупного речного песка и органических веществ. Легкие песчаные почвы можно улучшить путем их смешивания с органическим материалом (кора, хвоя, опилки, древесная щепа и др.). На неподходящих почвах производят частичную ее замену в посадочном месте до глубины 40–60 см, с устройством дренажа из щебня (слой 15–20 см) и песка (5–10 см), который предотвращает застой воды и гниение корней, а также останавливает поднятие грунтовых вод. Рекомендуется почвенная смесь из чернозема, крупного речного песка, верхового торфа (рН 4,0–4,5) в соотношении 1:3:3, с добавлением органического и комплексного минерального удобрения. Если чернозем тяжелый по механическому составу, то количество песка в смеси увеличивается до 5 частей. Количество верхового торфа также может быть увеличено до 5 частей при высоких значениях рН чернозема. Почвенная смесь готовится за 30 дней до начала подготовки почвы на основе анализов образцов всех ее составляющих.

Рододендроны имеют поверхностную корневую систему, поэтому глубина посадочного места может быть до 50–70 см (без учета дренажного слоя), ширина 70–100 см (в зависимости от вида и сорта, размера прикорневого кома). Расстояние между растениями при посадке составляет в среднем 0,7–3,0 м (в зависимости от диаметра кроны). При посадке необходимо учитывать усадку почвы. Растение нужно сажать с учетом заглубления корневой шейки в коме (определять заранее) и его будущего проседания примерно на 2–4 см выше основного уровня. Растения, высаженные с заглублением корневой шейки, обычно через 2–3 года начинают болеть и терять декоративность, вплоть до гибели.

Для улучшения адаптации рододендронов в условиях умеренно-континентального климата рекомендуются следующие методы их сохранности.

1. Подготовка растений к началу вегетационного периода: обильный весенний влагозарядковый полив; корневая подкормка калийными и фосфорными удобрениями; опрыскивание крон регуляторами роста (адаптогенами).

2. Защита от засухи и жары: своевременный обильный полив почвы; внесение калийных минеральных удобрений; обработка листьев антитранспирантами; притенение крон на открытых местах.

3. При отсутствии необходимых погодных условий для закаливания – помощь в накоплении растениями защитных веществ: полив почвы и опрыскивание крон регуляторами роста.

4. При наличии неодревесневших побегов – защита от заморозков: дождевание крон; полив почвы; опрыскивание крон регуляторами роста.

5. Защита от резкого снижения температуры в конце осени – начале зимы, резких колебаний дневных и ночных температур при сильных морозах, продолжительных оттепелях: влагозарядковый полив; осенняя подкормка органическими удобрениями; мульчирование почвы (корой или щепой слоем 5 см); снегозадержание; укрытие надземных частей растений; обработка листьев антитранспирантами; внесение в почву абсорбента для сохранения влаги, полив растений в оттепели.

6. Защита от высокой солнечной радиации, большой разницы температур воздуха и почвы: укрытие надземных частей растений на зиму, своевременное и поэтапное их раскрытие весной; притенение крон летом.

Опыт применения различных энергосберегающих материалов для укрытия растений на зиму (алюминет 050, сетка притеняющая белая 50 % притенения, сетка притеняющая зеленая 45, 70 и 85 % плотности, спанбонд плотностью 17, 30, 42 и 60 г/м²) показал, что оптимальным способом является укрытие крон зеленой притеняющей сеткой средней плотности (42 г/м²), на открытых местах в 2 слоя: вечнозеленых растений – каркасно, листопадных – контактно. Контактное укрытие вечнозеленых рододендронов приводит к обгоранию и почернению листьев в местах их соприкосновения с материалом, особенно сильному на открытых местах при запоздалом весеннем раскрытии. Укрытие растений сеткой исключает увеличение перепадов температур под укрытием при внезапных оттепелях, как это происходит при использовании спанбонда. Наблюдения за показателями температуры воздуха снаружи и внутри каркасного укрытия из спанбонда (1 слой плотностью 42 г/м²) показали, что в зимний период разница между внутренней и наружной температурой воздуха может быть выше на 2–17 °С, что в целом является положительным. Однако зимой при низких отрицательных температурах и солнечной погоде температура воздуха под укрытием может резко подниматься до положительной, сохраняться достаточно долго (несмотря на проветривание) и вновь опускаться до отрицательной температуры ночью, что оказывает неблагоприятное воздействие на растения, находящиеся в состоянии покоя. С усилением солнечной активности под укрытием наблюдается увеличение разницы температуры утром и днем по сравнению с наружными показателями. Например, 23 января 2016 года разность температур утром и днем внутри укрытия составила 14 °С (–19 °С и –5 °С соответственно), снаружи 5 °С (–21 °С и –16 °С). Снимать укрытие с крон растений рекомендуется в начале апреля (начиная с затененных мест), так как в конце марта часты заморозки. Чтобы избежать солнечных ожогов, на вечнозеленых рододендронах рекомендуется ненадолго оставлять 1 слой сетки. При укрытии крон вечнозеленых растений на зиму важно учитывать необходимость попадания света на листья. Использование для этих целей толи, рогожи, мешковины, щитов и пр., часто рекомендуемых в литературе, приводит к хлоротичности листьев и ослаблению растений. Маленькие кусты рододендрона подмерзают зимой в меньшей степени, так как покрываются снегом, однако могут пострадать при возвратных морозах и сильной солнечной радиации, как это наблюдалось в середине марта 2012 года. Их декоративность была восстановлена к концу июня.

7. Улучшение светового режима рододендронов в глухой тени осуществляется путем прореживания крон соседних деревьев.

8. Защита корневой шейки в низинных местах предполагает окучивание растений на зиму, своевременное удаление снега и мульчи весной.

9. Соблюдение благоприятных сроков посадки (апрель – середина мая), технологий посадки и ухода: недопущение переувлажнения почвы (регулирование полива, дренаж); при заглублении корневой шейки более 10 см – пересадка растений на необходимый уровень; при наличии тяжелой почвы или чистого песка в посадочном месте – частичная замена почвы в корневой зоне или (лучше) пересадка растений в подходящую почвенную смесь; регулярное внесение физиологически кислых органических (верховой торф) и минеральных удобрений (аммиачная селитра, сернокислый аммоний, суперфосфат, сернокислый калий, сульфат магния и др.) из расчета 25–40 г/м² в апреле – июне, желателен на слой мульчи; регулярный полив почвы растворами кислот (лимонная, уксусная, щавелевая и др. из расчета 3–4 г/10 л воды).

Наряду с факторами среды большое значение для рододендронов имеет возраст: молодые растения обычно менее устойчивы, чем взрослые.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Успех культивирования рододендронов во многом зависит от условий, которые создаются для растений с учетом их экологических требований. В условиях умеренно-континентального климата рододендроны в зимний период более всего страдают от поздних

заморозков и резких перепадов температур. Основными причинами повреждений растений после суровых зим являются сильные и продолжительные морозы – $-23... -30^{\circ}\text{C}$ после продолжительной оттепели, которая снижает морозостойкость, зимняя засуха при солнечной погоде, когда растения сильно испаряют влагу и усыхают, так как не могут ее пополнить из промерзшей почвы. Ослабленные после суровой зимы растения могут погибнуть в последующие обычные зимы от незначительных морозов, безопасных для здоровых растений.

Важной особенностью культивирования вечнозеленых рододендронов является выбор места посадки с небольшим затенением и несколькими часами в день яркого солнца. Для листопадных рододендронов рекомендуется полное освещение в первой половине дня и рассеянная полутень во второй. Необходимо избегать открытых для ветра и слишком закрытых (защищенных) мест. Условием успешного культивирования рододендронов является правильная их посадка и подготовка достаточно плодородной, рыхлой почвенной смеси с уровнем pH 4,5–5,5 (гибриды Инкаро до 6,5). Почвенная смесь для посадки готовится с участием верхового торфа и крупного речного песка, с добавлением органического и комплексного минерального удобрения. Оптимальным для рододендронов является легкий суглинок. Посадку рододендронов в условиях умеренно-континентального климата рекомендуется производить весной (апрель – середина мая). При посадке необходимо учитывать усадку почвы и не допускать заглубления корневой шейки.

При культивировании рододендронов в условиях умеренно-континентального климата рекомендуются следующие методы их сохранности: влагозарядковый полив (весна, осень); поддержание почвы во влажном состоянии, недопущение ее пересыхания или переувлажнения; постепенное уменьшение полива с конца августа для предотвращения вторичного роста побегов и лучшей подготовки к зиме; внесение в почву абсорбента для сохранения влаги, полив зимой в оттепели; своевременное освобождение корневой шейки после зимы; удаление отцветших соцветий; своевременная санитарная обрезка; корневая и некорневая подкормки растений физиологически кислыми органическими (осень) и минеральными (апрель – июнь) удобрениями, опрыскивание крон регуляторами роста (адаптогенами); защита растений от заморозков (дождевание крон, полив почвы, опрыскивание крон регуляторами роста); укрытие надземных и подземных частей растений на зиму; обработка растений антитранспирантами и притенение крон летом; защита от болезней и вредителей.

Укрытие крон растений на зиму рекомендуется производить зеленой притеняющей сеткой средней плотности (на открытых местах двойной): вечнозеленых – каркасно, листопадных – контактно; своевременное и поэтапное их раскрытие – в начале апреля. Укрытие растений сеткой исключает опасное для растений увеличение перепадов температур при внезапных оттепелях, как это наблюдается при использовании спанбонда. С усилением солнечной активности под укрытием из спанбонда происходит увеличение суточного колебания температуры воздуха по сравнению с наружными показателями.

Устойчивыми видами и сортами рододендрона в условиях умеренно-континентального климата являются листопадные азалии 'Goldpracht', 'Goldtopas', *Rh. schlippenbachii*, 'Schneegold', 'Sunte Nectarine', *Rh. viscosum*, японские азалии *Rh. impeditum* 'Ramapo', *Rh. obtusum* 'Ledikanense', вечнозеленые рододендроны *Rh. smirnowii* 'Gradito', *Rh. yakushmanum* 'Mist Maiden', *Rh. yakushmanum* 'Silberwolke', *Rh. yakushmanum* 'Sylver Lady', *Rh. yakushmanum* 'Trinity', неустойчивыми – листопадная азалия 'Cannon's Double', японские азалии *Rh. 'Geisha Orange'*, *Rh. obtusum* 'Gislinde', *Rh. obtusum* 'Diamant', *Rh. obtusum* 'Melina', вечнозеленый рододендрон 'Oberschleisen'. Устойчивые сорта рододендрона рекомендуется использовать для озеленения при условии их ежегодного укрытия. Наряду с факторами среды большое значение для адаптации рододендронов в условиях культивирования имеет возраст: молодые растения менее устойчивы, чем взрослые. Долговечность и декоративность растений в разных климатических зонах зависит от правильного выбора места посадки, подготовки почвы и ухода за растениями в процессе их жизнедеятельности.

Список литературы

- Александрова М. С. Рододендроны. – М.: ЗАО «Фитон+», 2001. – 112 с.
- Ботяновский И. Е. Культура рододендронов в Белоруссии: автореф. дис... на соиск. учен. степени канд. с.-х. наук / И. Е. Ботяновский. – Минск, 1981. – 18 с.
- Зайцев Г. Н. Фенология древесных растений. – М.: Наука, 1981. – 120 с.
- Зарубенко А. У. Вічнозелені рододендрони в Україні. – Київ: КП «Дім, сад, город», 2006. – 78 с.
- Зорикова В. Т. Биологические особенности дальневосточных рододендронов и введение их в культуру в условиях Приморского края: автореф. дис... на соиск. учен. степени канд. биол. наук / В. Т. Зорикова. – Владивосток, 1973. – 24 с.
- Кондратович Р. Я. Рододендроны в Латвийской ССР (биологические особенности культуры): автореф. дис. ... на соиск. учен. степени д-ра биол. наук / Р. Я. Кондратович. – М., 1982. – 60 с.
- Лапин П. И., Сиднева С. В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. – М.: Наука, 1973. – С. 7–67.
- Малеева О. Ф. Никитский сад при Стевене (1812–24 г.) Очерк по истории Государственного ботанического сада. // Записки Госуд. Никитского опытного ботанического сада. Крым – Ялта. – Ялта: Ботанический сад, 1931. – Т. XVII. – Вып. 1. – 34 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1–6. Вып. 10. Украинская ССР. Книга 1. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – 605 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Части 1–6. Вып. 10. Украинская ССР. Книга 2. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – 320 с.
- Петухова И. П. Рододендроны на юге Приморья. Интродукция, культура. – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2006. – 131 с.
- Krüssmann G. Manual of cultivated broad-leaved trees & shrubs, Volum III, PRU-Z. – Timber Press. Portland, Oregon, 1978. – P. 119–196.
- Ochrona roślin wrzosowatych. Rododendrony, azalie / [G. Łabanowski, L. Orlikowski, G. Soika et al.]. – Kraków: Drukarnia COLONEL, 2001. – 111 p.

Mazina I. G. Peculiarities of cultivation of species and cultivars of rhododendrons (*Rhododendron*) in the moderate continental climate // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 130–137.

Bioecological and decorative characteristics of rhododendron *Rhododendron* L. is given. Adverse climatic and weather factors affecting the growth and development of plants under the conditions of moderate continental climate are specified. The most stable taxa are determined: deciduous azaleas 'Goldpracht', 'Goldtopas', *Rh. schlippenbachii*, 'Schneegold', 'Sunte Nectarine', *Rh. viscosum*, Japanese azaleas *Rh. impeditum* 'Ramapo', *Rh. obtusum* 'Ledikanense', evergreen rhododendrons *Rh. smirnowii* 'Gradito', *Rh. yakushmanum* 'Mist Maiden', *Rh. yakushmanum* 'Silberwolke', *Rh. yakushmanum* 'Silver Lady', *Rh. yakushmanum* 'Trinity', there are unstable taxa: deciduous azalea 'Cannon's Double', Japanese azaleas *Rh. obtusum* 'Geisha Orange', *Rh. obtusum* 'Gislinda', *Rh. obtusum* 'Diamant', *Rh. obtusum* 'Melina', evergreen rhododendron *Rh. yakushmanum* 'Oberschleisen'. Principal methods of preservation of plants in culture are described: choosing optimal planting site, compliance with the favorable time requirements and planting technologies, the necessary agro-technical activities to care for plants. In the cultivation of rhododendrons there are recommended methods of preservation, including off-season and sustaining irrigations, applying an absorbent in the soil for retaining moisture, watering in the winter during a thaw, timely sanitary pruning, root and foliar feeding of plants with physiologically acidic, organic and mineral fertilizers, protection of plants from frost, cover overground and underground parts of plants for the winter, protection from disease and pests.

Key words: *Rhododendron*, cultivation, safety, planting, care.

Поступила в редакцию 17.10.18

СОДЕРЖАНИЕ

Петров С. А., Мамаева Н. Л. Особо охраняемые природные территории и традиционные виды хозяйственной деятельности коренных народов севера	3
Воронин А. А. Лесостепные ботанические сады: общая стратегия сохранения биоразнообразия региональных флор.....	12
Голосова Е. В., Будилова И. Ю., Рындин Д. С., Николаева А. А. Японская этноботаника как ключ к разработке ассортимента японских садов.....	18
Коба В. П., Сахно Т. М., Хромов А. Ф. Оценка биоэкологического взаимодействия древесных растений в парках Южного берега Крыма	27
Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Долговременные изменения пространственного распределения запасов макрофитов в бухте Ласпи (Черное море)	33
Стецюк А. П., Поповичев В. Н., Мирзоева Н. Ю., Родионова Н. Ю., Богданова Т. А. Ртуть в абиотических и биотических компонентах экосистем соленых озер Крыма.....	47
Андропова Е. В., Филиппов Е. Г. Генетический полиморфизм <i>Orchis militaris</i> L. и <i>O. simia</i> Lam. (Orchidaceae) на Кавказе и в Крыму	58
Летухова В. Ю., Потапенко И. Л. Оценка стратегий жизни орхидных, произрастающих на территории горного массива Кизилташ (Крым)	68
Фардеева М. Б. Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере <i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter.....	75
Аверьянова Е. А. Морфология семян некоторых видов орхидей (Orchidaceae) Западного Закавказья.....	86
Шаповалов М. И., Коротков Э. А. Материалы к фауне стрекоз (Odonata) Ботанического сада Адыгейского государственного университета	94
Иванов С. П., Жидков В. Ю., Гауль Абдулсаллам М. А. Влияние конструктивных особенностей ульев Фабра на их привлекательность для пчел-осмий <i>Osmia bicornis</i> (L.) и <i>O. cornuta</i> (Latr.) (Apoidea, Megachilidae). Сообщение II. Ориентация в пространстве и затенение гнездовых полостей	99
Иваницкий А. Н., Сидорчук Н. В., Васеньков Д. А. Новые данные по рукокрылым восточной части Южного берега Крыма	110
Ярыш В. Л., Иванов С. П., Антонен Н. В. Влияние косули европейской на лесовозобновление в насаждениях Карадагского природного заповедника	116
Мазина И. Г. Особенности культивирования видов и сортов рододендронов (<i>Rhododendron</i>) в условиях умеренно-континентального климата	130

CONTENT

Petrov S. A., Mamaeva N. L. Specially protected natural territories and traditional types of economic activity of the indigenous peoples of the North.....	3
Voronin A. A. Forest-steppe botanical gardens: the general strategy for the conservation of regional flora biodiversity.....	12
GolosoVA E. V., Budilova I. U., Ryndin D. S., Nikolaeva A. A. Japanese ethnobotany as the key to the selection of plants for Japanese gardens.....	18
Koba V. P., Sakhno T. M., Khromov A. F. Assessment of the environmental interactions of woody plants in the parks of the Southern coast of the Crimea.....	27
Mironova N. V., Pankeeva T. V. Long time changes of spatial distribution of phytomasses stock of seaweeds in the Laspi bay (the Black Sea)	33
Stetsiuk A. P., Popovichev V. N., Mirzoyeva N. Yu., Rodionova N. Yu., Bogdanova T. A. Mercury in abiotic and biotic components of the ecosystem of the salt lakes of the Crimea	47
Andronova E. V., Filippov E. G. Genetic polymorphism of <i>Orchis militaris</i> L. and <i>O. simia</i> Lam. (Orchidaceae) in the Caucasus and in the Crimea	58
Letukhova V. Ju., Potapenko I. L. Life strategy of Orchids on the territory of the Kiziltash mountain massive (Crimea)	68
Fardeeva M. B. Spatial heterogeneity of populations of tuber-forming orchids and methods of its study by the example of <i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter.....	75
Averyanova E. A. Seed morphology of some species of orchids (Orchidaceae) in Western Transcaucasia.....	86
Shapovalov M.I., Korotkov E.A. Materials to the fauna of dragonflies (Odonata) of the botanical garden of Adyge State University.....	94
Ivanov S. P., Zhidkov V. Yu., Gaul A. M. A. Influence of constructive features of Fabre's hives on their attractiveness for mason bees: <i>Osmia bicornis</i> (L.) and <i>O. cornuta</i> (Latr.) (Apoidea, Megachilidae). Report II. Orientation in space and shading of nest cavities.....	99
Ivanitsky A. N., Sidorchuk N. V., Vasenkov D. A. New data on bats of eastern part of the Southern coast of Crimea.....	110
Yarysh V. L., Ivanov S. P., Antonets N. V. The influence of the European roe deer on reforestation in the plantations of the Karadag natural reserve.....	116
Mazina I. G. Peculiarities of cultivation of species and cultivars of rhododendrons (<i>Rhododendron</i>) in the moderate continental climate.....	130