



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

ЭКОСИСТЕМЫ



Флора и фауна
Биоценология
Биология и экология
видов
Охрана природы

2020 ◦ 21

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

2020

ВЫПУСК 21

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

V. I. VERNADSKY CRIMEAN FEDERAL UNIVERSITY

EKOSISTEMY

2020

ISSUE 21

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 № _____.

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

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

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

Оригинал-макет: С. В. Леонов

На обложке: Суворовский дуб – ботанический памятник природы (Крым, Белогорский район, с. Яблочное). Фото С. П. Иванова

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

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

Редакционный совет

Главный редактор

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

Заместитель главного редактора

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

Технический редактор

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

Редактор текстов на английском и немецком языках

Шестакова Е. С., к. п. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Ответственный секретарь

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

Контент-менеджер сайта

Николенко В. В., к. б. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Багрикова Н. А., д. б. н., Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
Бескаравайный М. М., к. б. н., Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского –
природный заповедник РАН

Будашкин Ю. И., к. б. н., Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный
заповедник РАН

Воронин Л. В., д. б. н., доцент, Ярославский государственный педагогический университет
имени К. Д. Ушинского

Довгаль И. В., д. б. н., профессор, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского
РАН

Егоров В. Н., д. б. н., профессор, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского
РАН

Ена А. В., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Ермаков Н. Б., д. б. н., Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
Захаренко Г. С., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени

В. И. Вернадского

Ивашов А. В., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени
В. И. Вернадского

Коба В. П., д. б. н., профессор, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
Корженевский В. В., д. б. н., профессор, Никитский ботанический сад – Национальный научный
центр

Мацюра А. В., д. б. н., профессор, Алтайский государственный университет

Назаров В. В., к. б. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Оберемок В. В., к. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Пешич В., доктор наук, профессор, Университет Черногории (University of Montenegro),
Черногория

Плугатарь Ю. В., д. с.-х. н., профессор, Никитский ботанический сад – Национальный научный
центр

Репецкая А. И., к. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Сволынский А. Д., к. б. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Фатерыга А. В., к. б. н., Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный
заповедник РАН

Чаттерджи Т., доктор наук (зоологии), Международная школа Хесент (Crescent), Индия

Чуян Е. Н., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Эколого-ценотический анализ видов птеридофлоры Абхазского флористического района Кавказа

Литвинская С. А., Махлин Д. А.

Кубанский государственный университет
Краснодар, Россия
litvinsky@yandex.ru, d2222m@mail.ru

Проведен географический, экологический и ценотический анализ видов птеридофлоры, зарегистрированных на территории Абхазского флористического района Кавказа. Конспект Polypodiopsida на территории региона представлен 4 монофилетическими порядками, 8 семействами, 25 родами и 55 видами. По геоэлементам выделено 14 типов. В пределах региона произрастает 5 эндемичных видов, к локальным эндемикам относятся *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermanii-christii* Fomin и *Dryopteris alexeenkoana* Fomin. В экологическом отношении для птеридофлоры лимитирующим фактором является режим влажности. Мезоморфная структура характерна для 44 видов, из которых к мезофитам относится 31 вид, гигромезофитам – 13. По феноритмотипу 12 видов папоротников являются вечнозелёными, 27 видов – летнезелёными, 9 – зимнезелёными. В лесных ценокомплексах зарегистрировано произрастание 43 вида. На втором месте стоят скальные экотопы, на опушках, лугах и в криволесьях высокогорий произрастает по 21 виду. Самое большое количество птеридофлоры отмечено в смешанных (по 24), дубово-грабовых (23), буковых (22 вида), высокогорных (19) и темнохвойных (14) лесах. Скальные субстраты встречаются во всех типах растительности и горных поясах, где можно выделить несколько их типов: *Mogaenapetrophyton*, *Schistopetrophyton*, *Petrophyton*, *Pratopetrophyton* и *Sylvapetrophyton*. Рассмотрена ценотическая вариабильность и приуроченность к высотным поясам видов птеридофлоры.

Ключевые слова: Кавказ, Абхазский флористический район, птеридофлора, экология, география, фитоценология, классификация.

ВВЕДЕНИЕ

Абхазский флористический район Кавказа – рефугиум древней третичной флоры, формирование которой относится к верхнему плиоцену. Растительный покров отличается мозаичностью, что зависит от многообразия орографических элементов: сложные Гагрский, Бзыбский, Кодорский, Абхазский хребты, высота отдельных вершин которых достигают до 4000 м над ур. м, обилие глубоких ущелий (Пацхирское, Юпшарское, Бзыбское и др.), долины рек Бебесыр, Анышцара, Бзыбь, Инкит сочетаются с террасным ландшафтом предгорий, заболоченными ландшафтами Колхидской приморской равнины и уникальными псаммофильными прибрежными ландшафтами уроцища Мюссера. На формирование растительности влияют влажный субтропический климат (более 3000 мм осадков), высотная поясность, обилие кристаллических субстратов, мозаичность почвенного покрова. Все это привело к разнообразию экологических условий, обилию экологических ниш, формированию оригинальных, сложных по структуре и насыщенных видами, цено- и флорокомплексов. Здесь представлена древняя литоральная растительность, леса из *Pinus brutia* subsp. *pityusa* (Ten.) Holmboe, заросли ксерофитных кустарников, сложный комплекс низинных и предгорных лесов, где наиболее ярко проявляются колхидские черты. Уникальны самшитовые леса ущелий, лапиновые и ольховые леса, леса из *Quercus robur* subsp. *imeretina* (Stev. ex Woron.) Menitsky, *Q. hartwissiana* Steven, *Q. dschorochensis*, каштановые леса с *Rhododendron ponticum* L., *Hypericum xylosteifolium* (Spach) N. Robson. По северным экспозициям произрастает *Fagus orientalis* Lipsky с *Dryopteris borreri*, *Polystichum woronowii* Fomin (Колаковский, 1961). Основными убежищами реликтов являются ущелья, где представлены «распыленные» флорокомплексы колхидского типа (Долуханов, 1938). В условиях гор доминирование переходит к лесным ценокомплексам: буковым, буково-пихтовым, еловым, насыщенными вечнозелеными и летнезелёными реликтовыми видами. В

высокогорьях представлены субальпийские криволесья и редколесья, родореты, стланики, высокотравье, субальпийские и альпийские луга и ковры. Для Абхазии характерны уникальные кальцефильные флорокомплексы, насыщенные локальными эндемиками (Адзинба, 2000) Все это способствовало концентрации в экосистемах Абхазского флористического района высокого разнообразия видов птеридофлоры.

Цель работы – выявить фитоценотическую приуроченность, экологическую и географическую структуру 55 видов растений класса Polypodiopsida на основе эколого-ценотического анализа птеридофлоры Абхазского флористического района Кавказа (Западное Закавказье).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили гербарные коллекции трех фондов: Сухумского ботанического сада (Абхазия, SUCH) гербария Ботанического института РАН (LE), данные цифрового гербария МГУ (MW) (<https://plant.depo.msu.ru/>), конспекты флор по Кавказу (Гроссгейм, 1939; Кудряшова, 2003) и Абхазии (Колаковский, 1980). Всего проанализировано 1670 гербарных образцов папоротников, произрастание которых зарегистрировано на территории Абхазии. Анализ гербарных коллекций позволил установить географическое распространение, фитоценотическую приуроченность видов в Абхазском флористическом районе. Конспект Polypodiopsida уточнен согласно современной классификации европейских птеридологов (Smith et al., 2008) с дополнением исследований отечественных ученых (Шмаков, 1999, 2009; Аскеров, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно анализу таксономических обработок, основанных на современных филогенетических данных, конспект Polypodiopsida на территории Абхазского флористического района представлен 4 монофилетическими порядками, 8 семействами, 25 родами и 55 видами (табл. 1), что свидетельствует о высоком флористическом разнообразии – для России указывается 161 вид папоротников (Шмаков, 2000), для Кавказа – 71 (Кудряшова, 2003).

Все известные публикации по папоротникам Абхазии в основном касаются конспектов флор (Рейнгард, 1869; Альбов, 1891; Фомин, 1913; Колаковский, 1980; Кудряшова, 2003 и др.).

Сведения по экологии, географии и ценотической приуроченности папоротников в регионе весьма ограничены и разрознены. Общей сводки по эколого-ценотическому анализу птеридофлоры исследуемого региона нет. По геоэлементам нами выделено 14 типов (рис. 1 на стр. 9).

Практически половина видов имеет широкий голарктический ареал – 23 вида, в частности: *Botrychium matricariifolium* A. Braun ex W. D. J. Koch, *Salvinia natans* (L.) All., *Adiantum capillus-veneris* L., *Cystopteris montana* (Lam.) Desv., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *Asplenium viride* Huds., *Asplenium scolopendrium* L., *Thelypteris palustris* Schott, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz, *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Polypodium vulgare* L. и др. Они произрастают в Северном полушарии в Европе, Азии и Северной Америке. Среди птеридофлоры к космополитам относится 4 вида: *Botrychium lunaria* (L.) Swartz, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Asplenium trichomanes* L. На втором месте стоит разорванный европейско-кавказско-малоазийский геоэлемент – 9 видов: *Cystopteris alpina* (Lam.) Desv., *Woodsia alpina* (Bolton) S. F. Gray, *Dryopteris remota* (A. Br. ex Döll) Druce, *Dryopteris oreades* Fomin, *Dryopteris borreri* (Newm.) Newm. ex Oberh., *Polystichum setiferum* (Forsk.) T. Moore ex Woynar, *Polypodium cambricum* L., *Polypodium interjectum* Shivas и *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br., который имеет незначительную сахалино-курильскую дизьюнкцию. Палеарктический (евразийский) ареал имеют 4 вида: *Ophioglossum vulgatum* L., *Pteris cretica* L., *Asplenium*

ceterach L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Интересны 2 вида, распространенные в Европе и Азии, но имеющие дизъюнкции в Африке: *Asplenium adiantum-nigrum* L. и европейско-переднеазиатский с иррадиацией в Центральную Африку *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. Средиземноморский геоэлемент характерен для *Paraceterach marantae* (L.) R.M. Tryon и *Pteris vittata* L., но последний вид для Западного Закавказья является адвентиком. Интересен

Таблица 1

Таксономия Polypodiopsida (Subclass Ophioglossidae) Абхазского флористического района

Подкласс, порядок	Семейство, подсемейство	Род	Вид
1	2	3	4
Ophioglossaceae			
Ordo Ophioglossales	Subfamily Ophioglossoideae	<i>Ophioglossum</i>	<i>Ophioglossum vulgatum</i> <i>Ophioglossum lusitanicum</i>
	Subfamily Botrychioideae	<i>Botrychium</i>	<i>Botrychium lunaria</i> <i>Botrychium matricariifolium</i>
Subclass: POLYPODIIDAE			
Ordo Osmundales	Osmundaceae		
		<i>Osmunda</i>	<i>Osmunda regalis</i>
Ordo Salviniales	Salviniaceae		
		<i>Salvinia</i>	<i>Salvinia natans</i>
Ordo Polypodiales	Dennstaedtiaceae		
		<i>Pteridium</i>	<i>Pteridium aquilinum</i> <i>Pteridium tauricum</i>
	Pteridaceae		
	Subfamily Cryptogrammoideae	<i>Cryptogramma</i>	<i>Cryptogramma crispa</i>
	Subfamily Pteridoideae	<i>Pteris</i>	<i>Pteris cretica</i> <i>Pteris vitata</i>
	Subfamily Cheilanchoideae	<i>Paraceterach</i>	<i>Paraceterach marantae</i>
	Subfamily Vittarioideae	<i>Adiantum</i>	<i>Adiantum capillus-veneris</i>
	Cystopteridaceae		
	Subfamily Cystopterideae	<i>Cystopteris</i>	<i>Cystopteris alba</i> <i>Cystopteris fragilis</i> <i>Cystopteris montana</i>
		<i>Gymnocarpium</i>	<i>Gymnocarpium robertianum</i> <i>Gymnocarpium dryopteris</i>
	Aspleniaceae		
	Subfamily Asplenoideae	<i>Asplenium</i>	<i>Asplenium viride</i> <i>Asplenium trichomanes</i> <i>Asplenium septentrionale</i> <i>Asplenium ruta-muraria</i> <i>Asplenium adiantum-nigrum</i> <i>Asplenium woronowii</i> <i>Asplenium pseudolanceolatum</i>
			<i>Asplenium hermanii-christii</i>
			<i>Asplenium ceterach</i>
			<i>Asplenium scolopendrium</i>

Таблица 1 (Продолжение)

1	2	3	4
Ordo Polypodiales	Subfamily Thelypteridoideae	<i>Thelypteris</i>	<i>Thelypteris palustris</i> <i>Thelypteris limbosperma</i>
		<i>Phegopteris</i>	<i>Phegopteris connectilis</i>
		<i>Hymenocystis</i>	<i>Hymenocystis fragilis</i>
	Subfamily Woodsioideae	<i>Woodsia</i>	<i>Woodsia alpina</i>
		<i>Matteuccia</i>	<i>Matteuccia struthiopteris</i>
	Subfamily Blechnoideae	<i>Struthiopteris</i>	<i>Struthiopteris spicant</i>
		<i>Athyrium</i>	<i>Athyrium filix-femina</i> <i>Athyrium distentifolium</i>
	Polypodiaceae		
	Subfamily Dryopteridoideae	<i>Dryopteris</i>	<i>Dryopteris campyloptera</i> <i>Dryopteris alexenkoana</i> <i>Dryopteris carthusiana</i> <i>Dryopteris remota</i> <i>Dryopteris villarii</i> <i>Dryopteris filix-mas</i> <i>Dryopteris caucasica</i> <i>Dryopteris pseudorigida</i> <i>Dryopteris borreri</i> <i>Dryopteris oreades</i>
	Subfamily Polypadioideae	<i>Polystichum</i>	<i>Polystichum lonchitis</i> <i>Polystichum woronowii</i> <i>Polystichum setiferum</i> <i>Polystichum aculeatum</i> <i>Polystichum braunii</i>
		<i>Polypodium</i>	<i>Polypodium vulgare</i> <i>Polypodium interjectum</i> <i>Polypodium cambricum</i>

эндемичный компонент среди птеридофлоры. В пределах региона произрастают эндемичные виды: *Asplenium pseudolanceolatum* Fomin, *Hymenocystis fragilis* (Trev.) A. Askerov, *Dryopteris pseudorigida* (Christ.) A. Askerov, *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermanii-christii* Fomin и *Dryopteris alexenkoana* Fomin.

В экологическом отношении для птеридофлоры лимитирующим фактором является режим влажности, т.к. развитие гаметофита и гидрогамия происходят при наличии воды. Тем не менее, по гидроморфе во флоре птеридофитов рассматриваемого региона не наблюдается резких колебаний (рис. 2). Виды птеридофлоры предпочитают достаточно увлажненные экотопы. Мезоморфная структура характерна для 44 видов (87 % от всей флоры), из которых к мезофитам относится 31 вид, гигромезофитам – 13. Ксероморфная структура (сильное опушение с нижней стороны вайи, сворачиваемость и твёрдость вайи, развитие кутикулы) характерна для *Paraceterach marantae* (ксерофит) и *Asplenium ceterach*; *Asplenium septentrionale*, *Dryopteris villarii* (Bellardi) Woynar ex Schinz et Thell. (ксеромезофиты) имеют адаптации, позволяющие произрастать в условиях разного режима влажности.

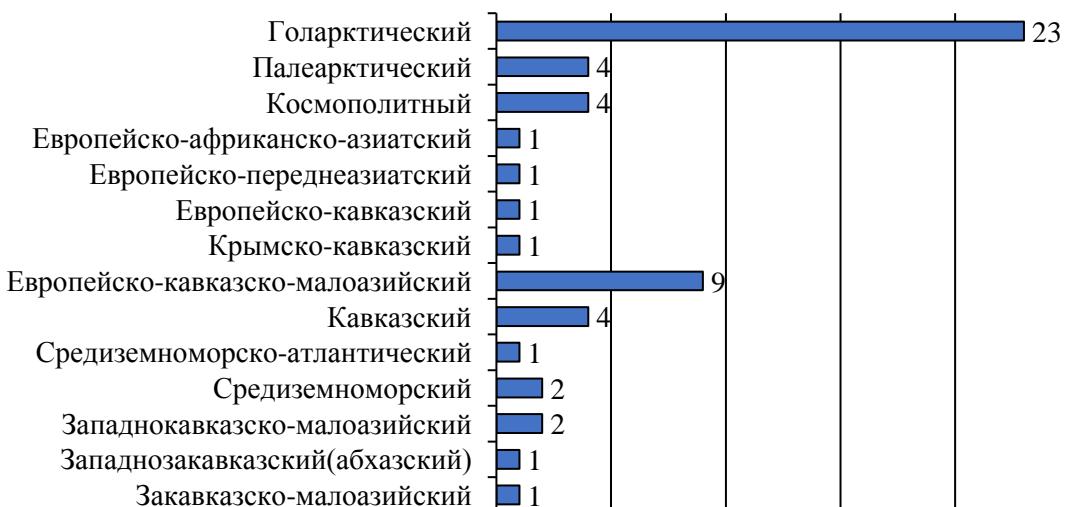


Рис. 1. Распределение птеридофлоры по геоэлементам

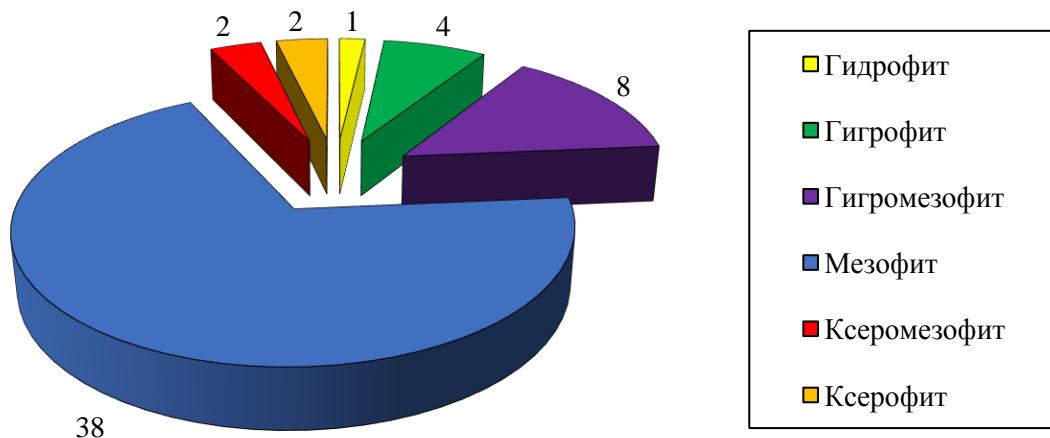


Рис. 2. Распределение птеридофлоры по гидроморфе

К гидрофитам относится водный папоротник *Salvinia natans*, к гигрофитам *Thelypteris palustris*, *Adiantum capillus-veneris* и *Osmunda regalis* L. Они произрастают на торфяных болотах, влажных лесах, болотистых лугах, кустарниковых болотах, в лиманах, в зарослях тростника и меч-травы, в ольшанниках.

Нет значительной дифференциации у птеридофлоры и по отношению к гелиоморфе (рис. 3). В целом доминируют сциофиты (26 видов): *Polypodium cambricum*, *Polypodium vulgare*, *Polystichum woronowii*, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée, *Polystichum setiferum*, *Polystichum aculeatum*, *Dryopteris borreri*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Fuchs, *Struthiopteris spicant* (L.) F. W. Weiss, *Phegopteris connectilis* и гелиосциофиты (15 видов). Светолюбивая группа (гелиофиты и сциогелиофиты) составляют 25 % от всей птеридофлоры. Это виды, произрастающие на открытых скальных обнажениях, вырубках, опушках и выработавшие ксероморфные признаки (волоски, чешуи, восковой налёт и др.). К последним относятся *Woodsia alpina*, *Dryopteris villarii*, *Asplenium ceterach*.

Требовательность папоротников к температуре более разнообразна (рис. 4). К теплолюбивым относятся *Osmunda regalis*, *Pteris cretica*, *Adiantum capillus-veneris*, *Dryopteris remota*, *Polystichum woronowii*, *Polypodium cambricum*, к микротермам – *Cryptogramma crispa*,

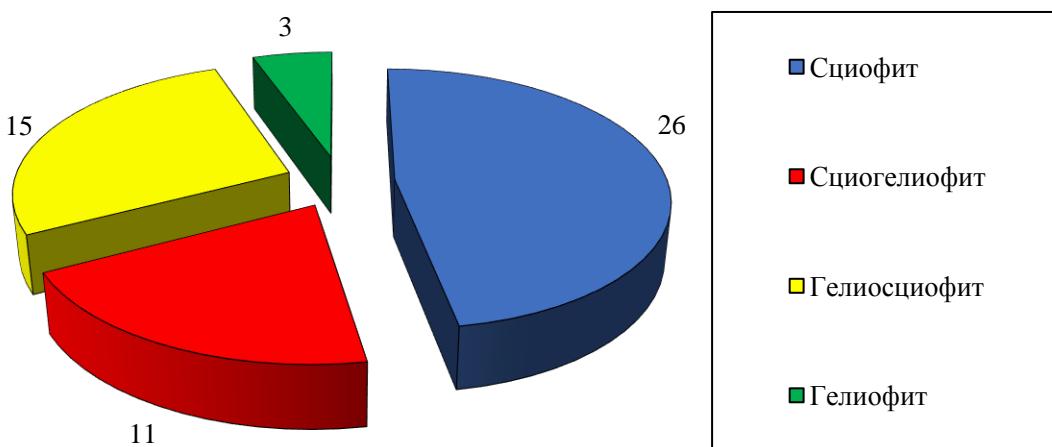


Рис. 3. Распределение птеридофлоры по гелиоморфу

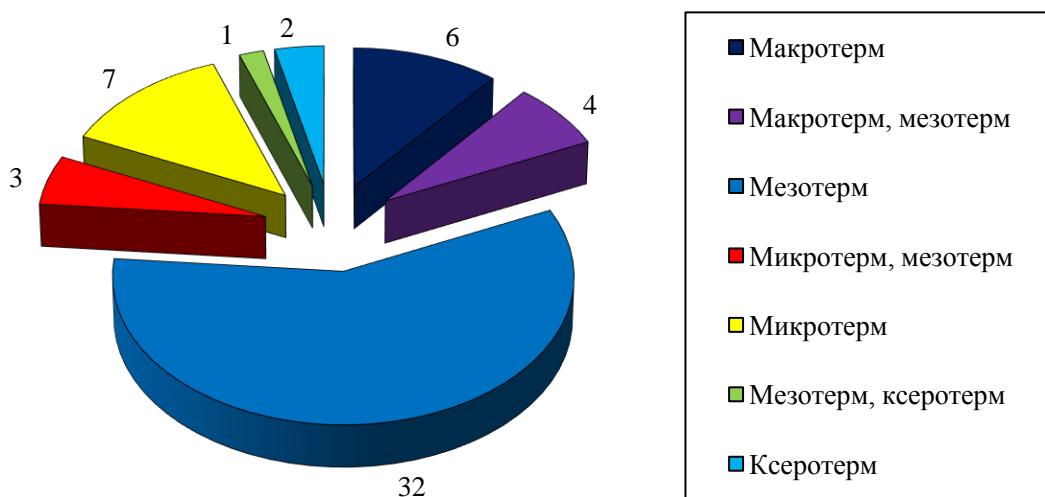


Рис. 4. Распределение птеридофлоры по термоморфу

Cystopteris alpina, *Cystopteris montana*, *Asplenium viride*, *Dryopteris borreri*, *Dryopteris villarii*. Остальные виды произрастают в широком диапазоне температурного режима.

По феноритмотипу 12 видов папоротников являются вечнозелёными: *Osmunda regalis*, *Pteris cretica*, *Adiantum capillus-veneris*, *Asplenium viride*, *Polystichum lonchitis*, 27 видов – летнезелёными: *Salvinia natans*, *Cryptogramma crispa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Gymnocarpium robertianum*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium distentifolium*, *Matteuccia struthiopteris* и др., 9 – зимнезелёными: *Asplenium scolopendrium*, *Struthiopteris spicant*, *Polystichum aculeatum*, *Dryopteris campyloptera* и др., 7 – летнезимнезелёными: *Ophioglossum lusitanicum*, *Cystopteris montana*, *Cystopteris fragilis*, *Asplenium septentrionale*, *Dryopteris carthusiana* и другие (рис. 5).

По типу подземных побегов выделяются длиннокорневищные – *Osmunda regalis*, *Pteridium aquilinum*, *Pteris cretica*, *Cystopteris fragilis*, *Gymnocarpium robertianum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Thelypteris palustris*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium filix-femina*, *Polypodium vulgare*, короткокорневищные – *Ophioglossum vulgatum*, *Botrychium lunaria*, *Botrychium matricariifolium*, *Adiantum capillus-veneris*, *Cystopteris alpina*, *Asplenium viride*,

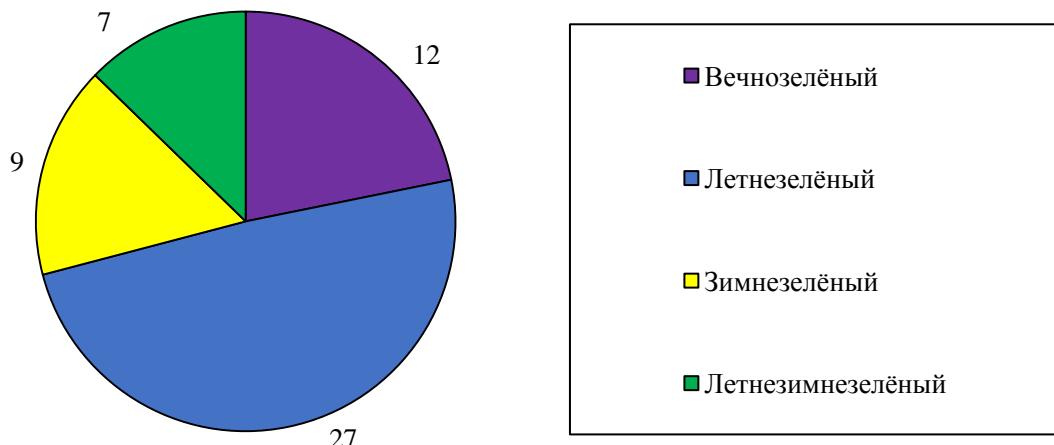


Рис. 5. Распределение птеридофлоры по феноритмотипу

Asplenium woronowii, *Thelypteris limbosperma* и др., а также дерновинные – *Cryptogramma crispa*, *Asplenium septentrionale*, *Asplenium trichomanes*, *Asplenium pseudolanceolatum*, *Asplenium ruta-muraria*, *Asplenium hermanii-christii*, *Asplenium ceterach officinarum*, *Woodsia alpina*, *Hymenocystis fragilis* (рис. 6).

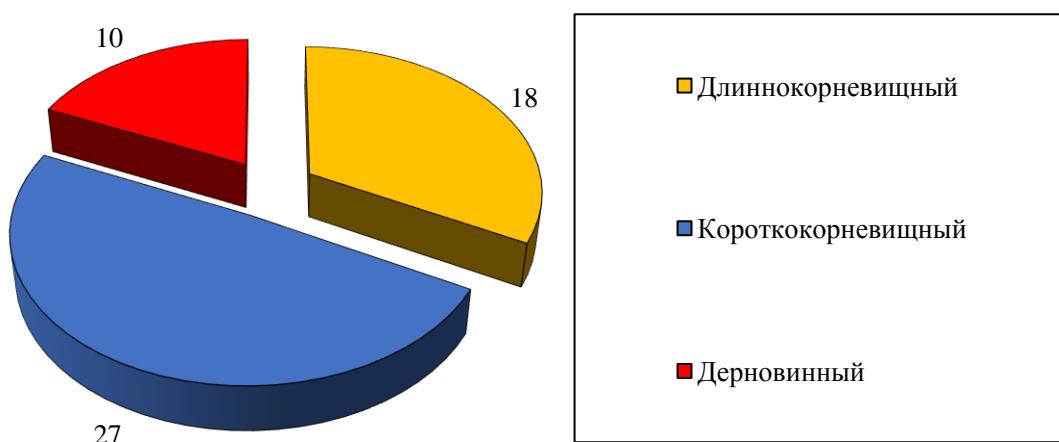


Рис. 6. Распределение птеридофлоры по типу подземных органов

Папоротники играют значительную роль в сложении растительного покрова, могут доминировать в травянистом ярусе и формировать своеобразные лесные сообщества со старусопёром, щитовником, петрофитные ценозы на высокогорных лугах, ледниковых моренах, карстовых формах рельефа. По ценоморфе папоротники относятся к петрофантам (21 вид), пратантам, маргантам, аквантам (по 1 виду), сильвантам (32), синантропофантам (1) и палюдантам (2) (рис. 7).

Анализ показал, что в лесных ценокомплексах зарегистрировано произрастание 43 вида (рис. 8). На втором месте стоят скальные экотопы, на опушках, лугах и в криволесьях высокогорий произрастает по 21 виду.

Непосредственно лесные виды (сильванты – 32 вида) не имеют четкой приуроченности к определенному типу леса и обычно произрастают в двух, трех и более лесных ценокомплексах. Самое большое количество птеридофлоры отмечено в смешанных (по 24), дубово-грабовых (23), буковых (22 вида), высокогорных (19) и темнохвойных (14) лесах (рис. 9).

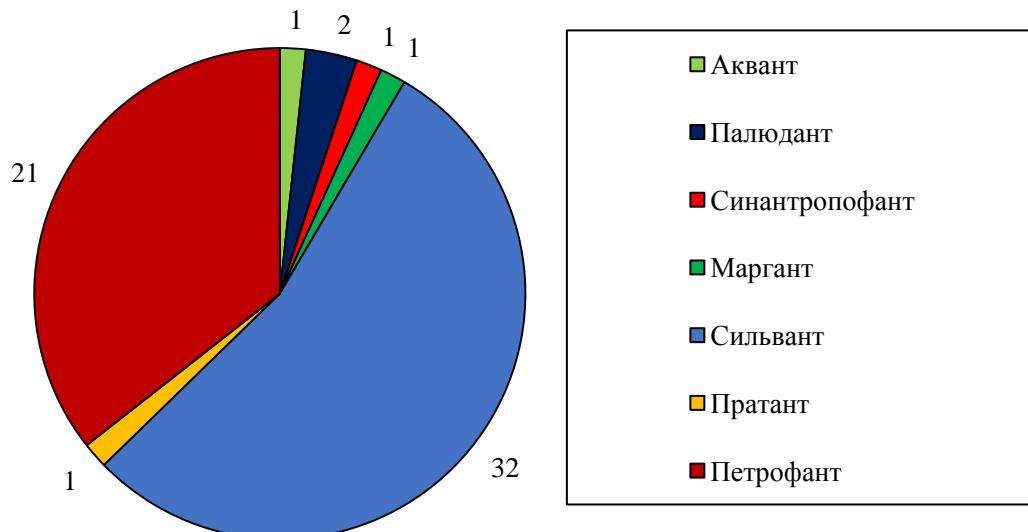


Рис. 7. Распределение птеридофлоры по ценоморфе

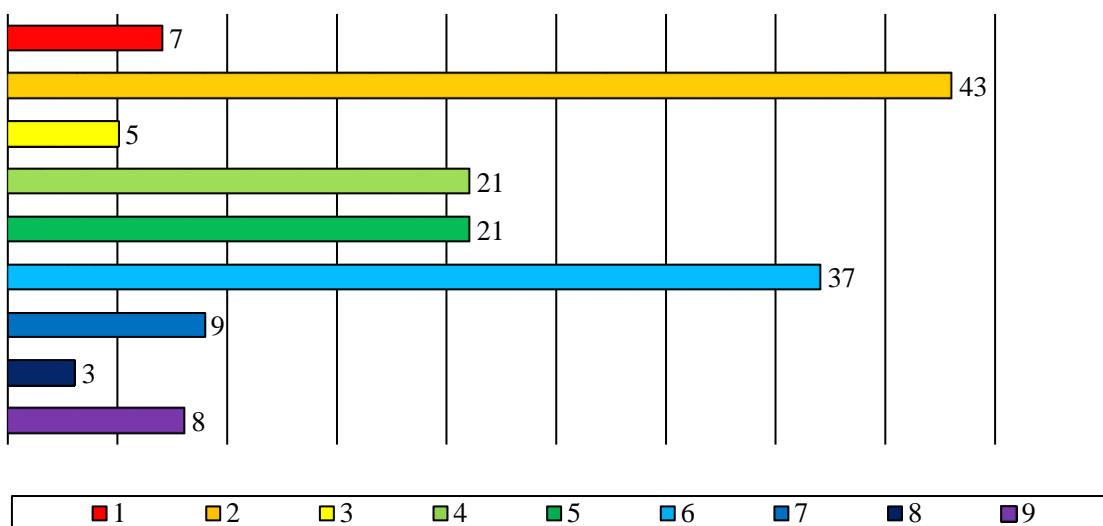


Рис. 8. Распределение птеридофлоры по местам произрастания

1 – переувлажнённые места; 2 – леса; 3 – эпифиты; 4 – опушки и кустарниковые заросли; 5 – луга и криволесье (высокогорье); 6 – скальные субстраты; 7 – каменные ограды и стены; 8 – гроты и пещеры; 9 – урбосистемы.

В самшитниках отмечены *Polypodium interjectum*, кроме этого, он зарегистрирован в смешанных и буковых лесах. В самшитниках, черноольховых, грабовых и лесах из *Quercus iberica*, черноольховых и грабовых лесах произрастает *Polypodium cambricum*. В буковых, буково-грабовых, дубово-грабовых и другие тенистые лесах, в тенистых лесах с ольхой – *Polystichum woronowii*. *Polystichum setiferum* можно встретить в сосновых, дубовых, буковых, грабовых, дубово-грабовых, каштановых, буково-липовых, самшитовых лесах, *Polystichum aculeatum* – в тенистых широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, но предпочитает грабовые, буковые сообщества, тенистые леса из лапина, субальпийские букняки. Широкий ценотический диапазон имеет *Athyrium filix-femina* (L.) Roth.,

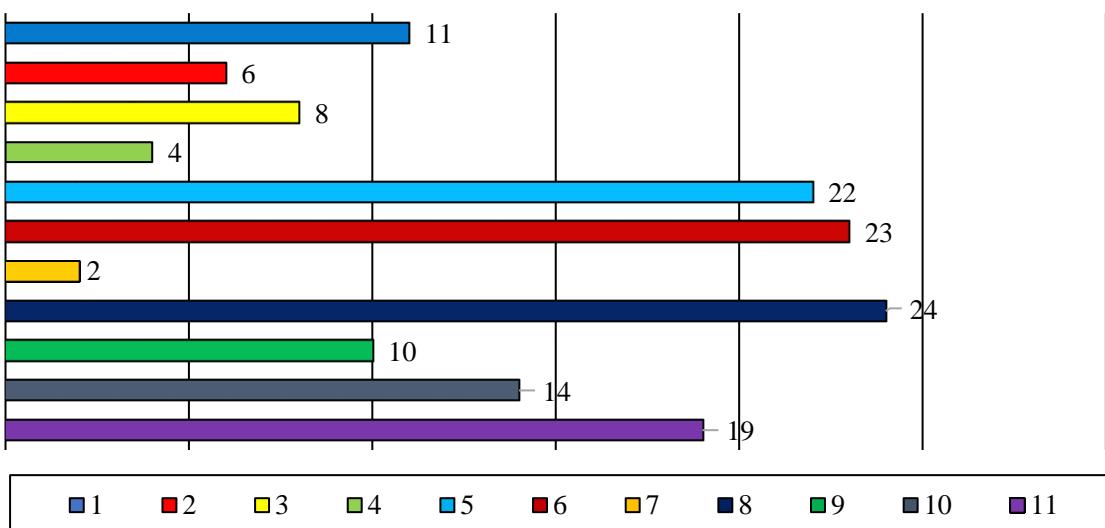


Рис. 9. Распределение птеридофлоры по типам леса

1 – ольховые, долинные; 2 – берёзовые; 3 – самшитовые; 4 – каштановые; 5 – буковые; 6 – дубовые, грабовые; 7 – колхидские; 8 – смешанные; 9 – сосновые; 10 – тёмнохвойные; 11 – высокогорные леса, криволесья.

произрастающий в тенистых широколиственных (дубовые, грабово-дубовые, буково-дубовые, буково-грабовые, березовые, каштановые), смешанных (буково-пихтовые), хвойных (пихтовые) лесах, в парковых высокогорных лесах из клена Траутвэттера. *Dryopteris borreri* приурочивается только к тенистым буковым и хвойным лесам, *Osmunda regalis*, *Thelypteris palustris* – к болотам и переувлажненным экотопам.

Значительное количество папоротников (37 видов) в качестве места произрастания выбирают скальные экотопы. Но скальная птеридофлора также весьма неоднородна. Скальные субстраты встречаются во всех типах растительности и горных поясах, где можно выделить несколько мест произрастания: каменистые морены (моренофиты – *Moraenapetrophyton*: *Cystopteris montana*, *Cystopteris fragilis*, *Athyrium distentifolium*, *Dryopteris oreades*), осьпи (схистофиты – *Schistopetrophyton*: *Cryptogramma crispa*, *Cystopteris fragilis*, *Cystopteris montana*, *Cystopteris alpina*, *Asplenium viride*, *Woodsia alpina*), скалы (эпилиты – *Petrophyton*: *Paraceterach marantae*, *Adiantum capillus-veneris*, *Asplenium septentrionale*, *Asplenium woronowii*, *Hymenocystis fragilis*, *Athyrium distentifolium*, *Polystichum lonchitis*), каменистые высокогорные луга (*Pratopetrophyton*: *Thelypteris limbosperma*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris pseudorigida*, *Dryopteris oreades*, *Botrychium lunaria*) и скальные обнажения в лесах (*Sylvapetrophyton*: *Polystichum setiferum*, *Polystichum brauni*, *Polypodium cambricum*, *Polypodium interjectum*, *Dryopteris pseudorigida*, *Struthiopteris spicant*, *Phegopteris connectilis*, *Asplenium scolopendrium*, *Asplenium adiantum-nigrum*, *Asplenium ruta-muraria*, *Cystopteris fragilis*, *Pteris cretica*) (рис. 10).

Отдельно выделены каменные ограды, стены заброшенных строений, которые приближаются по экологии к скальным экотопам. На разрушенных каменистых стенах зарегистрировано 10 видов. *Pteris vittata* зарегистрирован на стенке бордюра в оранжерее Сухумского ботанического сада [20.XII.1990, С. Читанава, SUCH], *Adiantum capillus-veneris* – в Пицунде, на стене старого замка [3.II.2007, М. Кожин, С. Дудов, MW], *Asplenium adiantum-nigrum*, *Asplenium ruta-muraria* L., *Asplenium ceterach*, *Asplenium hermanii-christii* (рис. 11) – на стенах Бзыбской крепости, *Polypodium interjectum* – трещины Ново-Афонского монастыря, *Asplenium scolopendrium* – в Новоафонской пещере, 1 зал у прожектора [II.2005, З. Адзинба, SUCH] и в зале грузинских спелеологов [VI.1987, З. Тинтиловоз, SUCH], *Polypodium cambricum* – в Бзыбской школе на стене у дороги [26.VI.1978, З. Адзинба, SUCH].

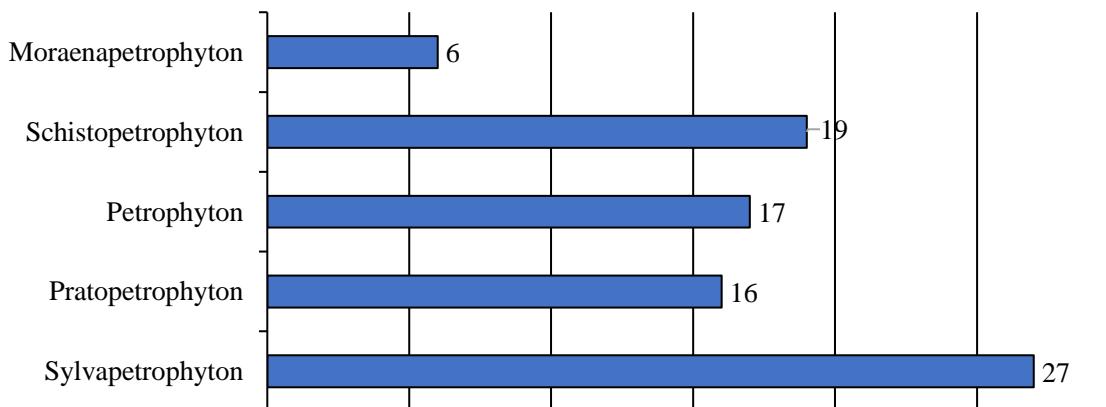


Рис. 10. Распределение папоротников по скальным экотопам



Рис. 11. *Asplenium hermanii-christii* Fomin (фото С. А. Литвинской)

Излюбленные места произрастания папоротников – ущелья, являющиеся местом концентрации третичной колхидской флоры. Можно выделить ущельную птеридофлору в особую ценотическую группу. *Cryptogramma crispa* произрастает в ущ. р. Дуаб [9.VIII.1934, А. Колаковский, SUCH], *Pteris cretica* – в Венецианском ущ. [1905, В. Маркович, MW], Маджарском ущ. [1.II.1907, Казнаков, Шелковников, LE], *Adiantum capillus-veneris* – в ущельях р. Гумиста [20.VI.1900, Б. Игнатьева, MW], р. Гагрипш [28.VII.1926, С. Петяев, SUCH], р. Беслетка [19.IV.1926, В. Малеев, SUCH], Юпшарском ущ. [16.VIII.1936, А. Колаковский, SUCH], Бзыбском ущ. [9.VI.1976, Е. Шенгелия, SUCH], ущ. р. Кодори [24.VI.1989, В. Дорофеев, SUCH], *Gymnocarpium dryopteris* – Бзыбском ущ. [25.IV.1947, В. Яброва, SUCH], ущ. р. Юпшара [26.V.1975, А. Колаковский, SUCH], *Asplenium adiantum-nigrum* – Венецианском ущ. [3.XI.1934, А. Колаковский, SUCH], ущ. р. Жуэквара [16.VIII.1924, С. Григорьев, MW], ущ. р. Чхалта [VIII.1925, Захаров, SUCH], Бзыбском ущ. [18.VII.1973, А. Колаковский, SUCH], *Asplenium scolopendrium* – ущ. Холодной речки [24.VI.1989, Д. Гельтман, SUCH], ущ. р. Жуэквара [1932, В. Арсеньев, MW], ущ. левого берега р. Келасури [18.V.1959, С. Липшиц, LE], ущ. Окуми [28.IX.1972, А. и В. Колаковские, SUCH], Бзыбском ущ. [27.VII.1976, Э. Габриэлян, В. Агабабян, LE], *Thelypteris limbosperma* – ущельях рек Анахомста [25.VII.1927, С. Петяев, SUCH], Чхалта [18.VIII.1933, А. Колаковский, SUCH],

Юпшара [15.VI.1976, Е. Шенгелия, SUCH], *Hymenocystis fragilis* – ущельях рек Жуэквара [3.VII.1917, Захарова, LE], Гега [26.VII.1930, С. Петяев, SUCH], Бзыбь [21.VI.1980, А. Аскеров, SUCH], Юпшара [17.VII.1980, А. Колаковский, SUCH]) и так далее.

Только в Пацхирском ущелье произрастают *Pteris cretica* [13/26.VIII.1902, Ю. Воронов, MW, LE], *Adiantum capillus-veneris* [18.VIII.1937, Е. Победимова, LE], *Asplenium trichomanes* [18.28.VIII.1902, Ю. Воронов, LE], *Asplenium adiantum-nigrum* [15(28).VII.1911, Ю. Воронов, MW], *Asplenium scolopendrium* [12/25.VIII.1902, Ю. Воронов, LE], *Athyrium filix-femina* [12.25.VIII.1902, Ю. Воронов, LE], *Dryopteris remota* (A. Br. ex Döll) Druce [30.IX.1910, LE], *Dryopteris borreri* [25.VII.1902, Ю. Воронов, MW], *Dryopteris villarii* [25.IX.1910, Ю. Воронов, LE], *Polystichum aculeatum* [20.VI.1902, Ю. Воронов, MW], *Polystichum woronowii* [25.IX.1910, Ю. Воронов, LE].

Некоторые папоротники отличаются высокой ценотической вариабильностью, произрастают на лугах, скальных экотопах, в лесах, ущельях. Так, *Thelypteris limbosperma* произрастает в хвойных и лиственных (каштановые, буковые, буково-грабовые, буково-пихтовые) тенистых лесах с колхидским подлеском, на опушках, в высокотравье, по окраинам болот, на субальпийских лугах, щебнистых и влажных склонах, в сообществах с *Pteris cretica* и другими папоротниками. *Cystopteris fragilis* отмечен на обнажениях осадочных и кристаллических горных пород, в трещинах сланцевых, известняковых и гранитных скал, кустарниках, лесах (грабовые, грабово-дубовые, буковые, дубовые из *Quercus petraea* и *Q. iberica*, берёзовые, сосновые, кленовые, кленово-буковые, еловые, пихтовые, пихтово-грабовые, буково-пихтовые, елово-пихтовые), в берёзовом криволесье, зарослях рододендрона кавказского, на каменистых крутых склонах, карстовых воронках, во влажных глубоких лесистых оврагах, валунах, осыпях, каменистых россыпях, ледниковых моренах, около водопадов, у родников, ключей, на стволах старых деревьев.

Птеридофлора Абхазского флористического округа Кавказа произрастает от низменности до альпийского пояса, приурочиваясь или к одному-двум горным поясам: низменность (4), нижнегорный (5), альпийский (2), альпийский-субальпийский (3 вида) или произрастают в нескольких горных поясах. Есть виды, которые встречаются в широком высотном диапазоне: от нижнего до верхнего горного пояса (12 видов), от нижнегорного до альпийского – 6 видов (рис. 12).

Проведенный поясной анализ показал, что максимальное количество папоротников связано с экосистемами высокогорий: от верхнегорного до альпийского пояса произрастает 44 вида, что подтверждает мнение о связи происхождения и видеообразования современной птеридофлоры с горными регионами (Шмаков, 2000).

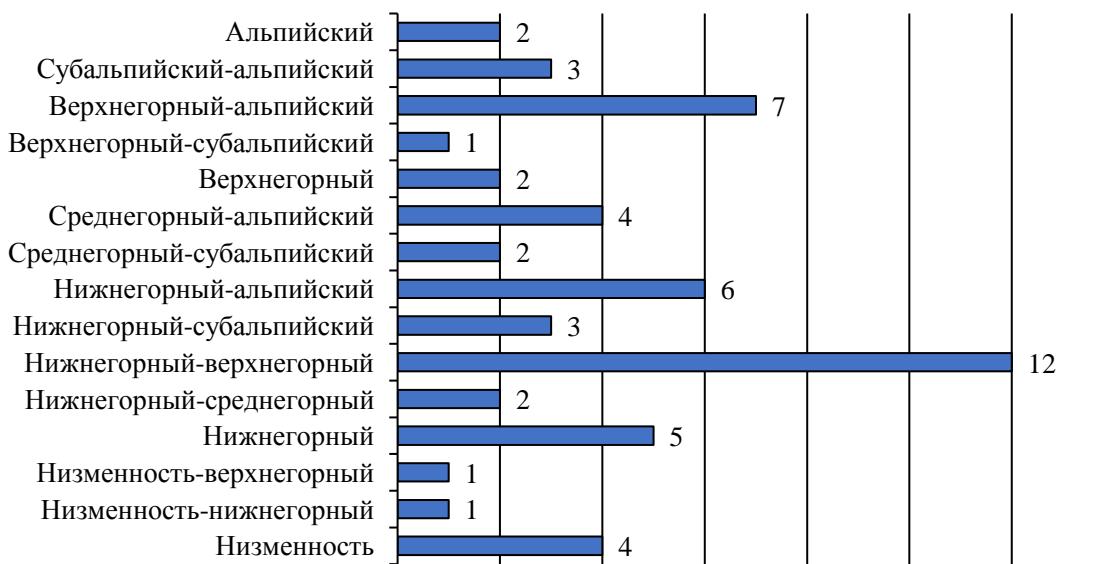


Рис. 12. Распределение видов птеридофлоры по вертикальным поясам

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Конспект Polypodiopsida Абхазского флористического округа представлен 4 монофилетическими порядками, 8 семействами, 25 родами и 55 видами, что свидетельствует о высоком разнообразии этой древней группы растений и обусловлено наличием экосистем разного возраста, сложным генезисом флоры, многообразием орографических элементов и экологических факторов. В регионе произрастает 4 локальных эндемика: *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermanii-christii* Fomin и *Dryopteris alexeenkoana* Fomin. По геоэлементам выделено 14 типов. В экологическом отношении для птеридофлоры лимитирующим фактором является режим влажности. По феноритмотипу 12 видов папоротников являются вечнозелёными, 27 видов – летнезелёными, 9 – зимнезелёными. В лесных ценокомплексах зарегистрировано произрастание 43 видов. В скальных экотопах выделены *Moraenapetrophyton*, *Schistopetrophyton*, *Petrophyton*, *Pratopetrophyton* и *Sylvapetrophyton*. Максимальное количество птеридофлоры связано с экосистемами высокогорий (44 вида).

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность коллегам Сухумского ботанического института, канд. геогр. наук, неутомимому исследователю флоры Абхазии Зурабу Иосифовичу Адзинбе, сотрудникам Кавказского отдела гербария БИН РАН Л. В. Аверьянову, И. В. Татанову, В. В. Швановой за возможность работать с уникальными коллекциями растений.

Список литературы

- Адзинба З. И. Известняковый эндемизм колхидской флоры // Материалы научной сессии, посвященной 90-летию А. А. Колаковского. – Сухум, 2000. – С. 28–38.
- Альбов Н. М. Абхазские папоротники // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. – 1891. – Т. 16, вып. 1. – С. 97–107.
- Аскеров А. Папоротники Кавказа. – Баку: Элм, 2001. – 244 с.
- Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 1. – Баку, 1939. – 402 с.
- Долуханов А. Г. Геоботанический очерк лесов ущелья р. Чхалты // Труды Тбилисского Ботанического института. – Т. V. – 1938. – С. 1–103.
- Колаковский А. А. Растильный мир Колхиды. – Москва, 1961. – 459 с.
- Колаковский А. А. Флора Абхазии. Т. 1. – Тбилиси: Мецниереба, 1980. – 211 с.
- Кудряшова Г. Л. Polypodiophyta. Конспект флоры Кавказа / [Отв. ред. А. Л. Тахтаджян, ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова]. – СПб, 2003. – С. 152–173.
- Рейнгард Л. Заметка о папоротниках Абхазии // Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете. – 1869. – Т. 1. – С. 1–5.
- Фомин А. В. Pteridophyta флоры Кавказа. – Юрьев, 1913. – 248 с.
- Шмаков А. И. Определитель папоротников России. – Барнаул: Издательство Алтайского гос. ун-та, 1999. – 108 с.
- Шмаков А. И. Папоротники России (систематика, экология, география, охрана и народнохозяйственное значение): автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Новосибирск, 2000. – 33 с.
- Шмаков А. И. Конспект папоротников Северной Азии // Turczaninowia, 2009. – 12 (3–4). – С. 88–148.
- Smith, A. R., Pryer K. M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., & Wolf P. G. Fern classification in: Ranker, T.A., & Haufler, C.H. (eds.). Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. – Cambridge, Cambridge University Press, 2008. – P. 417–467.

Litvinskaya S. A., Makhlin D. A. Ecological and cenotic analysis of pteridoflora species registered on the territory of the Abkhazian floristic region of the Caucasus // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 5–17.

The geographical, ecological and cenotic analysis of pteridoflora species registered on the territory of the Abkhazian floristic region of the Caucasus is carried out. In this region Polypodiopsida is represented by 4 monophyletic orders, 8 families, 25 genera and 55 species. Fourteen types of geoelements are identified there. Five endemic species grow within the region, local endemics include *Asplenium woronowii* Christ., *Polystichum woronowii* Fomin, *Asplenium hermanii-christii* Fomin and *Dryopteris alexeenkoana* Fomin. In environmental terms, humidity regime is the limiting factor for pteridoflora. Mesomorphic structure is typical for 44 species, of which 31 species belong to mesophytes, 13 – to hygromesophytes. According to the phenorhythmotype, 12 species of ferns are evergreen, 27 species are summer-green, 9 are winter-green. Forty-three species were recorded in the forest. The second place is taken by rocky ecotopes: 21 species grow in forest edges, meadows, highlands. The largest number of pteridoflora was observed in mixed (24 species), oak-hornbeam (23 species), beech (22 species), alpine zone (19 species) and dark coniferous (14 species) forests. Rock substrates are found in all types of vegetation and mountain belts, where several types can be distinguished: *Moraenapetrophyton*, *Schistopetrophyton*, *Petrophyton*, *Pratopetrophyton* and *Sylvapetrophyton*. Coenotic variability and distribution in altitudinal belts of the types of pteridoflora is considered.

Key words: the Caucasus, the Abkhazian floristic region, pteridoflora, ecology, geography, phytocenology, classification.

Поступила в редакцию 18.10.19

Таксономические особенности флор лесостепной зоны Среднего Поволжья

**Иванова А. В.¹, Васюков В. М.¹, Костина Н. В.¹, Горбушина Т. В.², Новикова Л. А.³,
Лысенко Т. М.^{1,4}**

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН
Тольятти, Россия

nastia621@yandex.ru, vvasjukov@yandex.ru, knva2009@yandex.ru, ltm2000@mail.ru

² Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»

Пенза, Россия

astrawa@yandex.ru

³ Пензенский государственный университет

Пенза, Россия

la_novikova@mail.ru

⁴ Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН

Санкт-Петербург, Россия

Пензенская область расположена в юго-западной части лесостепной зоны Среднего Поволжья. Ее территория занимает, в основном, западные склоны Приволжской возвышенности и, в меньшей степени, Окско-Донскую низменность; принадлежит двум крупным речным бассейнам: Волжскому (реки Сура и Мокша) и Донскому (реки Хопер и Ворона). Юго-западная часть области (бассейн р. Хопра) расположена в пределах подзоны разнотравно-дерновиннозлаковых степей степной зоны, территория юга Пензенской области, относящаяся к бассейну реки Суры, находится в лесостепной зоне. Флора области включает более 1700 видов сосудистых растений и принадлежит к Rosaceae-типу. Для выявления локальных флористических особенностей юга Пензенской области нами был применен подход, основанный на выделении опорных флор, который использовался нами ранее при изучении лесостепной зоны Самарского Заволжья (Сокский и Мелекесско-Ставропольский физико-географические районы). На основе данных, полученных в результате экспедиций 2014–2019 годов в южной и юго-западной частях Пензенской области, нами выделены три опорные флоры – Тамалинская, Малосердобинская и Кунчевская, таксономические особенности которых проанализированы в сравнении с семью опорными флорами, выделенными ранее на территории Самаро-Ульяновского Поволжья. Спектры семейств выделенных опорных флор южных районов Пензенской области демонстрируют иной – Fabaceae-тип флоры, несмотря на принадлежность флоры всей территории Пензенской области к Rosaceae-типу. В родовом спектре самыми многочисленными являются роды *Carex* L. и *Galium* L., а также роды *Salix* L., *Campanula* L. и *Veronica* L. В семействе Fabaceae ведущим является род *Vicia* L.; *Astragalus* L. находится на 2 или 3 месте (в разных опорных флорах). Численность семейства Rosaceae определяется обилием рода *Potentilla* L., а также общей совокупностью родов данного семейства. В спектре семейств адVENTивной фракции флоры на рассмотренной территории первые четыре места занимают семейства Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae и Chenopodiaceae.

Ключевые слова: Среднее Поволжье, флора, таксономические спектры, опорные флоры, Пензенская область, Fabaceae-тип флоры, Rosaceae-тип флоры.

ВВЕДЕНИЕ

Среднее Поволжье включает Пензенскую, Самарскую, Ульяновскую области, Чувашскую Республику, Республики Мордовия и Татарстан. Изучение флоры каждого из этих административных подразделений имеет свою историю; в настоящее время по всем указанным регионам существуют современные флористические сводки.

Изучение флор по административному признаку обычно не позволяет выявить локальные флористические различия внутри территории. Для выявления локальных флористических особенностей юга Пензенской области нами был применен подход, основанный на выделении ряда опорных флор на обследованной территории, который использовался нами ранее при изучении лесостепной зоны Самарского Заволжья (Иванова и др., 2017; Иванова, Костина, 2018).

Исследование флоры и растительности Пензенской области началось с XIX века, и ее описание приводится в ряде публикаций (Космовский, 1890; Спрыгин, 1896, 1925; Келлер, 1903), в том числе и в настоящее время (Солянов, 1966, 2001 и др.; Васюков, 2004; Силаева, 2006; Новикова, 2012 и др.). Согласно последним данным флора Пензенской области включает более 1700 видов сосудистых растений. Семейственный спектр флоры области принадлежит к Rosaceae-типу, который определяется по третьему члену спектра семейств (Хохряков, 2000). Четвертое место в спектре занимает семейство Fabaceae, при этом различия в степени участия этих семейств во флоре данной территории несущественны.

Цель работы – выявить таксономические особенности флоры южной части Пензенской области (Бековский, Малосердобинский, Неверкинский и Тамалинский р-ны) и сравнить ее с аналогичными результатами флористических исследований в Самарской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пензенская область (площадь 43 200 км²) расположена в юго-западной части лесостепной зоны Среднего Поволжья. Ее территория занимает, в основном, западные склоны Приволжской возвышенности и, в меньшей степени, Окско-Донскую низменность; принадлежит двум крупным речным бассейнам: Волжскому (реки Сура и Мокша) и Донскому (реки Хопер и Ворона). Флоры двух данных бассейнов, рассматриваемых в пределах южной половины области, имеют определенные различия (Васюков, 2002).

Район исследований расположен в провинции лесостепи Приволжской возвышенности, которая на северо-западе сменяется провинцией смешанных лесов Окско-Донской низменности. В связи с тем, что западная часть области до реки Суры покрывалась ледником, здесь представлены ландшафты широколиственных лесов и лесостепи, вторичных моренных и эрозионно-денудационных равнин, а также долинные ландшафты (Ямашкин и др., 2015а, 2015б).

Поскольку большая часть территории региона занята лесостепью, то зональными типами растительности являются широколиственные леса, луговые степи и остеиненные луга. На основной территории области зональная травяная растительность относится к северной разности среднерусского регионального варианта Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции в пределах Евразиатской степной области и только на крайнем юго-западе – к южной (Лавренко, 1980, 1991).

С целью изучения флоры Пензенской области нами было организовано несколько экспедиций (2014–2017 гг.), в том числе и в южную часть области (рис. 1). Особенно детально были изучены три опорные флоры:

1. Малосердобинская опорная флора (площадь около 500 км²), расположена в Малосердобинском муниципальном районе на юге области. В ее составе выявлено 633 вида сосудистых растений (Васюков и др., 2019).

2. Тамалинская опорная флора (площадью около 500 км²), находится на территории Бековского и Тамалинского муниципальных районов в юго-западной части области. Обнаружено 620 видов сосудистых растений (Васюков и др., 2019).

3. «Кунчеровская лесостепь» (площадь 35 км²) – участок государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» принадлежит Неверкинскому муниципальному району на юго-востоке области. Установлено 694 вида (Васюков и др., 2016; Горбушина и др., 2016).

Первичной основой для работы явились флористические описания, которые представляют собой списки встреченных видов в окрестностях определенного географического пункта. Они различаются между собой по числу видов (120–600), фитоценотической приуроченностью описания (для полноты характеристики флоры был предпринят максимально полный охват имеющихся биотопов), а также по частоте наблюдения (часть географических пунктов посещались неоднократно и в разные периоды вегетационного сезона). В состав описаний включались только фактически обнаруженные

виды растений. Дополнение списков, составленных на местности, осуществлялось при определении собранного гербария при дальнейшей камеральной обработке.

Списки видов, составленные в соответствующих географических пунктах, пополнили базу данных FD SUR (Аристова и др., 2018). Ее функциональные возможности позволяют получить автоматически объединенные списки по нескольким отдельным описаниям, а также построить спектры родов и семейств рассматриваемых флор. Всего при изучении флоры южной части Пензенской области было использовано 21 флористическое описание. Для выявления формирования тройки ведущих семейств при увеличении числа видов в Малосердобинском районе использовано еще 73 их комбинации.

Номенклатура и объемы таксонов преимущественно стандартизированы по «Plants of the World online» (<http://plantsoftheworldonline.org>). Объем родов *Alchemilla* L. и *Rosa* L. принимался нами до микровидов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Флористические данные, собранные в южной, юго-восточной и юго-западной частях Пензенской области, дают возможность использовать их для характеристики флоры в качестве опорных флор. Они представляют собой объединенные списки флористических описаний (состоящих из серии описаний на местности с максимальным охватом имеющихся экотопов), географически принадлежащих одному природному выделу и имеющих 600–700 видов. Ранее было установлено, что именно такое количество видов отражает основные черты флоры лесостепной зоны Самаро-Ульяновского Поволжья. Следовательно, флористические выборки, содержащие такое число видов, допустимо использовать для сравнения флор (Иванова, Костина, 2016). Площади, на которых выявлено данное количество видов, сильно различаются по размерам, так как они отличаются как по природным условиям, так и по степени их антропогенной нарушенности.

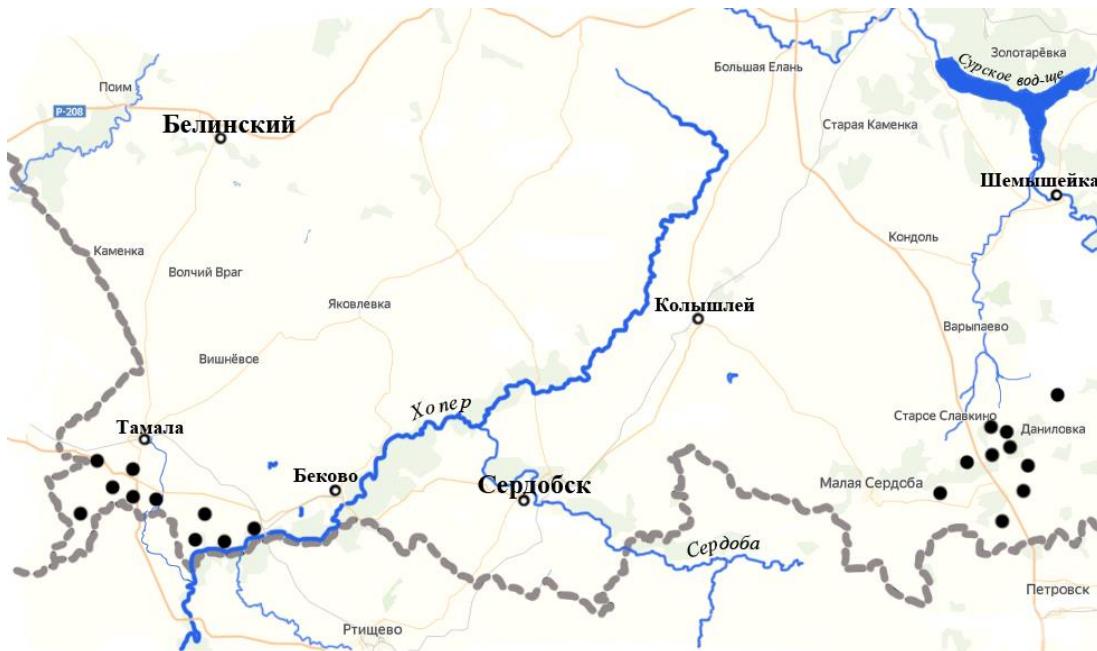


Рис. 1. Пункты флористических описаний (обозначены точками), выполненных на территории Бековского, Малосердобинского и Тамалинского муниципальных районов Пензенской области

Благодаря разнообразию природных условий на территории Пензенской области для выделенных трех опорных флор (рис. 2), следует ожидать некоторых локальных флористических различий по таксономическим характеристикам.

Целесообразно провести сравнение пензенских флор с флорами, выделенными в лесостепной зоне Самарской и Ульяновской областей: Заволжья (6 опорных флор) и Предволжья (1 опорная флора). Шесть флор Заволжья относятся к Сокскому (N, Y, P) и Мелекесско-Ставропольскому (T, D, A) физико-географическим районам согласно районированию А. В. Ступишина (Физико-географическое районирование..., 1964). Списки видов сосудистых растений для рассматриваемых опорных флор сформированы на основе экспедиционных исследований 2006-2018 гг., данные о которых частично опубликованы (Раков, 2006; Кудашкина и др., 2009; Корчикова, 2010; Савенко и др., 2011; Корнилов и др., 2012; Саксонов и др. 2013; Сенатор и др., 2015 и др.). Одна флора Предволжья (M) территориально расположена в массиве Жигулевских гор – гора Могутова на Самарской Луке (Сенатор и др., 2013). Особенности флор этих территорий нами описывались ранее (Иванова, Костина, 2016; Иванова и др., 2017, 2018 и др.). Все они принадлежат лесостепной зоне. Общее расположение всех сравниваемых опорных флор представлено на рисунке 2.



Рис. 2. Расположение сравниваемых опорных флор

Пензенская область: Та – Тамалинская, Ма – Малосердобинская, Ку – Кучеровская; Самарская и Ульяновская области: N, Y, P, T, D, A – опорные флоры Заволжья, М – опорная флора Предволжья.

Важное значение для сравнительного изучения флор имеют таксономические спектры. Они отражают их основные черты, являясь определенными индикаторами экологических условий формирования флор. Таксономический анализ традиционно сопутствует публикациям конспектов флор (Бакин и др., 2000 и др. Силаева и др., 2010). Кроме того, основа ряда работ построена на анализе таксономических показателей флор (Малышев, 1972; Морозова, 2011 и др.).

В данной работе сравнение опорных флор проведено по таксономическим показателям, среди которых первостепенную роль играют семейственные и родовые спектры.

Спектр семейств. Анализ спектра семейств имеет первостепенное значение. Состав и порядок расположения семейств отражают как региональные, так и локальные природные особенности флоры. Особенно подробно рассматривается десятка самых многочисленных по видовому составу семейств, так называемая головная часть спектра (Шмидт, 1980; Толмачев, 1974; Хохряков, 2000).

Представленные в таблице 1 головные части спектров семейств опорных флор демонстрируют некоторое их своеобразие (вероятно, не полное), характерное для

лесостепной зоны. Можно видеть, что флоры различаются и составом семейств, входящих в первую десятку, и еще в большей степени их положением. Это касается и «ключевых» в плане характеристики семейств: Rosaceae и Fabaceae. Несмотря на указанную вначале принадлежность флоры Пензенской области Rosaceae-типу, южные районы демонстрируют иной, Fabaceae-тип. Очевидно, что различие участия этих семейств более существенны именно в южной части.

Несмотря на принадлежность флор Пензенской области разным природным подзонам, мы не видим существенных различий в их семейственных спектрах.

Таблица 1
Головные части семейственных спектров сравниваемых опорных флор

№ п/п	Сокский			Мелекесско-Ставропольский			Могутова гора		Пензенская область (юг)		
	Высокое Заволжье, лесостепная зона			Низменное Заволжье, лесостепная зона			Пред-волжье, лесостепная зона		Северная лесостепная подзона		Южная лесостепная подзона
	Y	N	P	A	D	T	M	Kу	Ma	Tа	
<i>Число видов</i>											
670	741	682	766	774	860	664	694	597	595		
1	<i>Ast</i> 0,16	<i>Ast</i> 0,167	<i>Ast</i> 0,166	<i>Ast</i> 0,142	<i>Ast</i> 0,124	<i>Ast</i> 0,151	<i>Ast</i> 0,16	<i>Ast</i> 0,134	<i>Ast</i> 0,152	<i>Ast</i> 0,175	
2	<i>Poa</i> 0,081	<i>Poa</i> 0,089	<i>Poa</i> 0,086	<i>Poa</i> 0,102	<i>Poa</i> 0,090	<i>Poa</i> 0,101	<i>Poa</i> 0,098	<i>Poa</i> 0,094	<i>Poa</i> 0,089	<i>Poa</i> 0,113	
3	<i>Fab</i> 0,079	<i>Fab</i> 0,076	<i>Fab</i> 0,076	<i>Fab</i> 0,063	<i>Ros</i> 0,061	<i>Bras</i> 0,061	<i>Fab</i> 0,063	<i>Fab</i> 0,059	<i>Fab</i> 0,074	<i>Fab</i> 0,064	
4	<i>Ros</i> 0,072	<i>Ros</i> 0,053	<i>Ros</i> 0,062	<i>Ros</i> 0,052	<i>Car</i> 0,050	<i>Ros</i> 0,058	<i>Ros</i> 0,060	<i>Ros</i> 0,058	<i>Ros</i> 0,067	<i>Ros</i> 0,061	
5	<i>Car</i> 0,048	<i>Lam</i> 0,047	<i>Lam</i> 0,057	<i>Bras</i> 0,048	<i>Fab</i> 0,048	<i>Car</i> 0,049	<i>Lam</i> 0,050	<i>Car</i> 0,050	<i>Scr</i> 0,042	<i>Lam</i> 0,045	
6	<i>Lam</i> 0,045	<i>Bras</i> 0,040	<i>Bras</i> 0,047	<i>Car</i> 0,042	<i>Bras</i> 0,045	<i>Fab</i> 0,048	<i>Bras</i> 0,050	<i>Lam</i> 0,048	<i>Lam</i> 0,038	<i>Car</i> 0,042	
7	<i>Api</i> 0,037	<i>Car</i> 0,040	<i>Car</i> 0,038	<i>Lam</i> 0,039	<i>Lam</i> 0,045	<i>Cyp</i> 0,038	<i>Car</i> 0,048	<i>Bras</i> 0,048	<i>Car</i> 0,038	<i>Bras</i> 0,039	
8	<i>Cyp</i> 0,034	<i>Api</i> 0,036	<i>Api</i> 0,038	<i>Chen</i> 0,033	<i>Cyp</i> 0,036	<i>Lam</i> 0,035	<i>Scr</i> 0,038	<i>Scr</i> 0,043	<i>Pol</i> 0,037	<i>Api</i> 0,034	
9	<i>Bras</i> 0,034	<i>Scr</i> 0,029	<i>Scr</i> 0,031	<i>Pol</i> 0,033	<i>Scr</i> 0,032	<i>Scr</i> 0,031	<i>Bor</i> 0,029	<i>Cyp</i> 0,039	<i>Scr</i> 0,035	<i>Cyp</i> 0,032	
10	<i>Scr</i> 0,031	<i>Cyp</i> 0,027	<i>Ran</i> 0,029	<i>Api</i> 0,031	<i>Pol</i> 0,031	<i>Api</i> 0,030	<i>Api</i> 0,029	<i>Api</i> 0,036	<i>Pol</i> 0,035	<i>Pol</i> 0,027	

Примечание к таблице. Ма – Малосердобинская; Та – Тамалинская; Ку – Кунчевская; М – Могутова гора (Самарская Лука).

Активность семейства Fabaceae на юге Пензенской области в определенной степени иллюстрирует рисунок 3. При последовательном объединении видовых списков, составленных на обозначенной территории Малосердобинской опорной флоры (рис. 1 и 2), можно наблюдать изменение состава тройки ведущих семейств спектра. Отдельные флористические списки содержат различное количество видов. С увеличением числа видов в выборке она приближается по своим характеристикам к целой флоре. Можно уверенно сказать, что после достижения объема выборки 500 видов, тип флоры данной территории устанавливается и определяется как Fabaceae-тип, хотя доля Rosaceae здесь ненамного ниже.

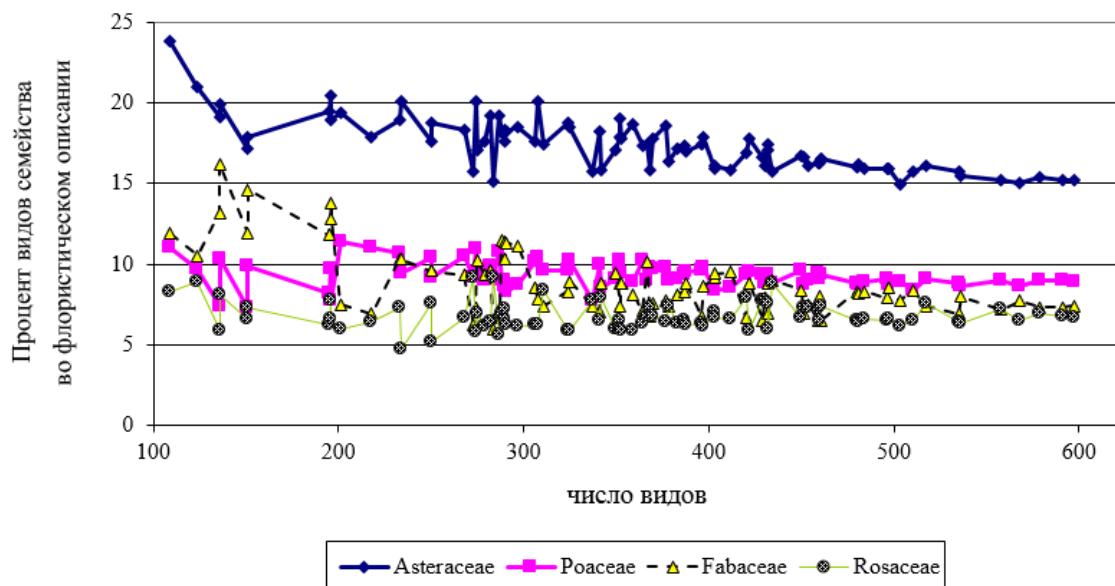


Рис. 3. Формирование тройки ведущих семейств при увеличении числа видов во флористических описаниях (для Малосердобинской опорной флоры)

Ранее аналогичным образом нами было изучено пять опорных флор, выделенных на территории Сокского физико-географического района Самарской области (Иванова, Костина, 2016; Иванова, 2018). При этом использовались 14–25 флористических описаний и их комбинаций. Для всех пяти опорных флор установлен Fabaceae-тип флоры, однако характер формирования тройки ведущих семейств при увеличении числа видов в выборке у них несколько различался. Во всех рассмотренных случаях семейство Asteraceae оказывалось на 1 месте уже при наличии 100–150 видов. Семейство Fabaceae занимало 3-е место при 400–700 видах. Это может наблюдаться либо при существенном отрыве от Rosaceae, либо при незначительном опережении, как и в случае с Малосердобинской опорной флорой.

Анализируя разнообразие имеющихся флор лесостепной зоны, приведем для сравнения аналогичные данные для одной из опорных флор Сокского физико-географического района (Самарская область, Заволжье) на рисунке 4. В данном случае мы отчетливо видим доминирование по числу видов Fabaceae над Rosaceae и в выборках, начиная с 400 видов.

Таким образом, различия сравниваемых флор, безусловно, существуют, поэтому возможно их выявить и по другим параметрам.

Родовой спектр. Известно, что состав родового спектра способен более подробно выявить индивидуальные черты изучаемых флор по сравнению с семейственным. Чаще всего рассматривается головная часть спектра.

На территории Самаро-Ульяновского Поволжья ведущими родами являются *Carex* L., *Galium* L., *Potentilla* L., *Artemisia* L., *Salix* L. и *Astragalus* L. Порядок же этих родов однозначно не устанавливается, лишь отмечалось лидирующее положение рода *Carex* (Иванова и др., 2019). Анализ имеющегося материала совместно с опорными флорами, описанными на территории Пензенской области, не позволяет это утверждение распространить на территорию всего Среднего Поволжья (табл. 2).

Из указанного перечня лидирующими можно считать лишь роды *Carex* и *Galium*, а для южных районов еще род *Artemisia*. Род *Astragalus* опускается ниже первой десятки родов. Род *Potentilla* остается в первой десятке, но положение его очень различно у рассматриваемых опорных флор Пензенской области. Следует отметить, что многочисленность рода *Astragalus* не одинакова по всей территории Самаро-Ульяновского Поволжья: в спектре Мелекесско-

Ставропольского района этот род также не входит в десятку ведущих. Аналогичную ситуацию мы наблюдаем и на юге Пензенской области.

Также ведущими на изученной территории юга Пензенской области можно считать роды *Salix*, *Campanula* L. и *Veronica* L.

Родовые спектры отдельных семейств. Построение родовых спектров для отдельных семейств, как правило, имеющих существенный вес во флоре, помогает оценить вклад некоторых родов, благодаря которым данное семейство и является более многочисленным. Нами предпринимались попытки сравнения родовых спектров Fabaceae и Rosaceae для отдельных территорий Самаро-Ульяновского Поволжья (Иванова, Костина, Аристова, 2019).

Для семейства Fabaceae на территории Самаро-Ульяновского Поволжья значительный вклад имеют роды *Astragalus*, *Vicia* L., *Lathyrus* L. и *Medicago* L. Причем самым многочисленным из перечисленных в большинстве случаев оказывается род *Astragalus*, и в единичных случаях – *Vicia*. (Иванова и др., 2019). Для территории юга Пензенской области наблюдается обратная ситуация: самым многочисленным в рассматриваемых случаях является род *Vicia*. Причем лидирующей тройкой оказываются роды *Vicia*, *Lathyrus* и *Astragalus* (табл. 3). Род *Medicago* стабильно находится на 4–5 месте.

Безусловно, весомый вклад во флору семейства Fabaceae мог бы вносить род *Trifolium* L. до выделения из него рода *Amoria* C. Presl. Эти два рода относятся к наиболее стабильным по численности у всех опорных флор. Самым же изменчивым по числу видов является род *Astragalus*.

Минимальное количество видов отмечено на территории Малосердобинской опорной флоры (Ma): *Astragalus danicus* Retz., *A. cicer* L. и *A. glycyphyllos* L. *Crocus speciosus* приурочены в своем произрастании к участкам луговых степей или антропогенно измененным местообитаниям (*A. cicer* L.), с отсутствием карбонатных пород и засоления. Напротив, в окрестностях среднего течения реки Сок (Самарское Заволжье – N) отмечается самое большое разнообразие условий, определяющее присутствие видов данного рода. Наличие обнажений карбонатных пород способствует произрастанию целого ряда видов рода *Astragalus*: *A. helmii* Fisch. ex DC., *A. macropus* Bunge, *A. testiculatus* Pall. и др. Луговые и

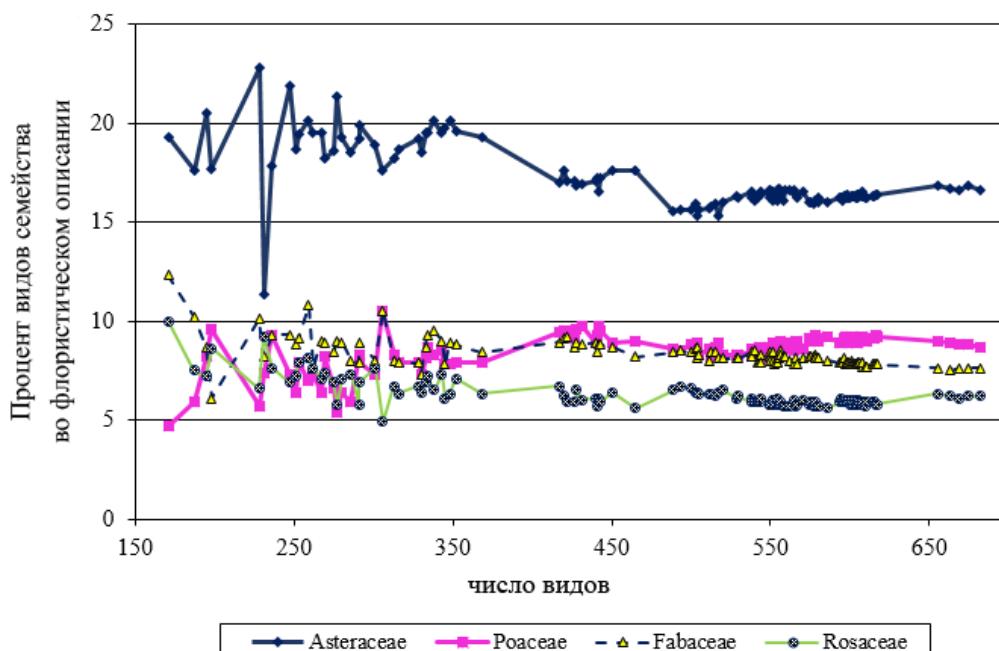


Рис. 4. Формирование тройки ведущих семейств при увеличении числа видов во флористических описаниях для опорной флоры Р (юго-восточная часть Сокского физико-географического района)

Таблица 2
Головные части родовых спектров сравниваемых опорных флор

№ п/п	Сокский			Мелекесско- Ставропольский			Могутова гора	Пензенская область (юг)		
	Высокое Заволжье, лесостепная зона			Низменное Заволжье, лесостепная зона			Предволжье, лесостепная зона	Северная лесостепная подзона	Южная лесостепная подзона	
	Y	N	P	A	D	T	M	Ky	Ma	Ta
<i>Число родов</i>										
	323	362	337	402	398	406	332	357	311	318
1	<i>Car</i>	<i>Astr</i>	<i>Gal</i>	<i>Car</i>	<i>Car</i>	<i>Car</i>	<i>Car</i>	<i>Car</i>	<i>Car</i>	<i>Gal</i>
2	<i>Gal</i>	<i>Gal</i>	<i>Art</i>	<i>Gal</i>	<i>Gal</i>	<i>Gal</i>	<i>Art</i>	<i>Gal</i>	<i>Gal</i>	<i>Car</i>
3	<i>Pot</i>	<i>Car</i>	<i>Pot</i>	<i>Sal</i>	<i>Sal</i>	<i>Pot</i>	<i>Gal</i>	<i>Viola</i>	<i>Art</i>	<i>Art</i>
4	<i>Art</i>	<i>Art</i>	<i>Car</i>	<i>Art</i>	<i>Pot</i>	<i>Sal</i>		<i>Pot</i>	<i>Sal</i>	<i>Viola</i>
5	<i>Astr</i>	<i>Pot</i>	<i>Astr</i>	<i>Rum</i>	<i>Ver</i>	<i>Art</i>		<i>Poa</i>		<i>Cam</i>
6				<i>Pot</i>	<i>Viola</i>	<i>Viola</i>		<i>Viola</i>		
7	<i>Sal</i>	<i>Sal</i>	<i>Euph</i>	<i>Rum</i>	<i>Rum</i>	<i>Dian</i>		<i>Pot</i>		<i>Pot</i>
8	<i>Viola</i>	<i>Viola</i>	<i>Cen</i>	<i>Epil</i>				<i>Ver</i>	<i>Cir</i>	<i>Stipa</i>
	<i>Cam</i>	<i>Cam</i>	<i>Viola</i>	<i>Viola</i>				<i>Vicia</i>	<i>Ver</i>	<i>Sal</i>
			<i>Sal</i>	<i>Cen</i>						<i>Cir</i>
9	<i>Cent</i>		<i>Plant</i>				<i>Astr</i>	<i>Cam</i>		<i>Rosa</i>
10	<i>Lath</i>	<i>Vicia</i>	<i>Vicia</i>	<i>Lath</i>	<i>Ran</i>	<i>Ver</i>	<i>Stipa</i>	<i>Vicia</i>	<i>Pot</i>	<i>Poa</i>
	<i>Ger</i>			<i>Cam</i>	<i>Jun</i>	<i>Jun</i>	<i>Vicia</i>	<i>Jun</i>	<i>Ver</i>	<i>Ver</i>
	<i>Vicia</i>				<i>Poa</i>		<i>Art</i>		<i>Vicia</i>	<i>Pers</i>

Таблица 3
Крупнейшие роды семейства Fabaceae некоторых рассматриваемых опорных флор

Роды	Анализируемые опорные флоры					
	N	A	T	Ta	Ma	Ky
<i>Astragalus</i>	23,7 (15)	10,4 (5)	14,2 (6)	13,1 (5)	6,8 (3)	9,8 (4)
<i>Lathyrus</i>	9,6 (6)	12,4 (6)	14,2 (6)	7,8 (3)	13,7 (6)	14,6 (6)
<i>Vicia</i>	14,3 (9)	16,6 (9)	14,2 (6)	15,8 (6)	18,2 (8)	24,4 (10)
<i>Medicago</i>	9,6 (6)	10,4 (5)	11,8 (5)	7,8 (3)	9,1 (4)	9,8 (4)
<i>Oxytropis</i>	7,9 (5)	2,1 (1)	0	2,7 (1)	2,3 (1)	2,4 (1)
<i>Amoria</i>	6,3 (4)	8,3 (4)	7,1 (3)	10,5 (4)	9,1 (4)	7,3 (3)
<i>Trifolium</i>	4,7 (3)	8,3 (4)	9,6 (4)	10,5 (4)	11,4 (5)	9,8 (4)
<i>Hedysarum</i>	4,7 (3)	0	0	0	0	0
<i>Onobrychis</i>	3,2 (2)	2,1 (1)	2,4 (1)	2,7 (1)	2,3 (1)	2,4 (1)
<i>Melilotus</i>	4,7 (3)	8,3 (4)	7,1 (3)	5,3 (2)	4,6 (2)	4,9 (2)

Примечание к таблице. Цифрами указан процент видов рода в семействе соответствующей флоры (в скобках – число видов).

каменистые степи являются местообитанием *A. sareptanus* A. K. Becker, *A. onobrychis* L., *A. austriacus* Jacq. и др. На солонцеватых лугах встречается *A. sulcatus* L. Только в этой флоре зафиксировано произрастание *Astragalus zingeri* Korsh., *A. wolgensis* Bunge, *A. ucrainicus* M. Popov et Klokov. Именно наличием обнажений карбонатных пород на территории данной

флоры объясняется разнообразие родов *Oxytropis* DC. и *Hedysarum* L. Остальные рассматриваемые флоры имеют в своем составе лишь *Oxytropis pilosa* (L.) DC.

Род *Lathyrus* занимает в составе семейства Fabaceae в основном стабильно второе место. При одинаковом количестве зафиксированных видов этого рода в разных опорных флорах состав их также схож. В каждой флоре встречаются *Lathyrus tuberosus* L. и *L. pratensis* L. Во флорах лесостепной зоны – *Lathyrus pisiformis* L., *L. vernus* (L.) Bernh., *L. sylvestris* L. Виды рода *Lathyrus* являются мезофитами и фитоценотически приурочены к лесным или лесостепным условиям (Сосудистые растения..., 2007). Поэтому легко объяснима их малочисленность в степной зоне.

Видовой состав рода *Vicia* также почти не различается у рассматриваемых опорных флор. В каждой флоре встречаются *Vicia cracca* L., *V. sepium* L., *V. tenuifolia* Roth, *V. angustifolia* L., *V. tetrasperma* (L.) Schreb. Для лесостепной зоны – *V. pisiformis* L., *V. villosa* Roth. В Предволжье лесостепной зоны – *V. cassubica* L. (Кунчевская).

Всего 10 наиболее крупных родов семейства Fabaceae содержат в своем составе 76–85 % видового состава семейства, в котором в составе рассматриваемых флор зафиксировано от 15 до 22 родов.

Для флор, имеющих Fabaceae-тип, самым крупным родом семейства Rosaceae является род *Potentilla*, что было показано нами ранее (Иванова, Костина, Аристова, 2019). Для флор юга Пензенской области это утверждение совершенно справедливо (табл. 4). Основу видового состава этого рода в разных опорных флорах формируют виды *Potentilla anserina* L., *P. argentea* L., *P. incana* P. Gaertn., B. Mey. et Scherb., *P. impolita* Wahlenb., *P. humifusa* Willd. ex Schlecht., *P. intermedia* L., *P. recta* L. В лесостепной зоне отмечен *P. norvegica* L. В степной зоне (Тамалинская опорная флора) – *Potentilla patula* Waldst. et Kit.

Таблица 4
Крупнейшие роды семейства Rosaceae некоторых рассматриваемых опорных флор

Роды	Анализируемые опорные флоры					
	N	A	T	Ta	Ma	Ky
<i>Potentilla</i>	24,8 (11)	22,4 (9)	26,7 (13)	22,1 (8)	20 (8)	30 (12)
<i>Rosa</i>	4,6 (2)	8 (4)	6,2 (3)	16,7 (6)	7,5 (3)	7,5 (3)
<i>Filipendula</i>	9 (4)	2,5 (1)	8,3 (4)	8,3 (3)	10 (4)	5 (2)
<i>Alchemilla</i>	0	0	4 (2)	0	5,1 (2)	7,5 (3)
<i>Rubus</i>	6,7 (3)	7,5 (3)	6,2 (3)	5,6 (2)	7,5 (3)	7,5 (3)
<i>Geum</i>	6,7 (3)	7,5 (3)	6,2 (3)	5,6 (2)	7,5 (3)	7,5 (3)
<i>Fragaria</i>	6,7 (3)	7,5 (3)	6,2 (3)	8,3 (3)	7,5 (3)	7,5 (3)
<i>Spiraea</i>	4,6 (2)	2,5 (1)	2,1 (1)	2,8 (1)	2,5 (1)	5 (2)
<i>Agrimonia</i>	6,7 (3)	5 (2)	6,2 (3)	5,6 (2)	5,1 (2)	2,4 (1)
<i>Cerasus</i>	4,6 (2)	5 (2)	4 (2)	5,6 (2)	5,1 (2)	2,4 (1)

Примечание к таблице. Цифрами указан процент видов рода в семействе соответствующего района (в скобках – число видов).

Представители других родов данного семейства у разных флор существенно не отличаются по видовому составу. Наиболее заметно различается по численности в представленных флорах род *Rosa*. Представители этого рода декоративны, нередко культивируются и дичают. Возможно, пополнение за счет представителей адвентивной флоры в какой-то степени влияет на их обилие в составе природных биотопов. Представители рода *Alchemilla* в рассматриваемых флорах немногочисленны, однако присутствуют. Таким образом, численность семейства Rosaceae определяется обилием рода *Potentilla*, а также общей совокупностью родов данного семейства.

Всего в составе рассматриваемых флор зафиксировано от 17 до 28 родов семейства Rosaceae. 10 крупнейших родов содержат в своем составе 68–82 % видового состава данного семейства.

Адвентивная фракция флоры. Ранее при анализе адвентивной фракции флоры физико-географических районов и опорных флор Самаро-Ульяновского Поволжья было отмечено, что состав и перечень семейств головной части спектра схож у флор, расположенных в различных природных зонах (Иванова, Костина, Лысенко, 2018). В отличие от целой флоры, адвентивная фракция по параметрам семейственного спектра не демонстрирует ярко выраженных локальных особенностей. Это подтверждается анализом головных частей семейственных спектров сравниваемых опорных флор (табл. 5). Перечень семейств в головной части (первые 4 позиции) идентичен почти у всех опорных флор независимо от их географического расположения в пределах Среднего Поволжья. Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae и Chenopodiaceae занимают первые четыре места в спектре. Кроме того, высокие позиции характерны для Fabaceae, Boraginaceae, Lamiaceae.

Таблица 5

Головные части семейственных спектров адвентивных фракций
сравниваемых опорных флор

№ п/п	Сокский			Мелекесско- Ставропольский			Могутова гора		Пензенская область (юг)		
	Высокое Заволжье, лесостепная зона			Низменное Заволжье, лесостепная зона			Предволжье, лесостепная зона		Северная лесостепная подзона		Южная лесостепная подзона
	Y	N	P	A	D	T	M	Ky	Ma	Ta	
	Число адвентивных видов										
	80	117	90	206	164	156	97	91	93	92	
1	Bras	Bras	Bras	Ast	Ast	Ast	Ast	Bras	Bras	Bras	
2	Ast	Ast	Ast	Poa	Poa	Bras	Bras	Poa	Ast	Ast	
3	Chen	Poa	Poa	Chen	Chen	Poa	Chen	Ast	Fab	Chen	
4	Poa	Chen	Chen	Bras	Bras	Chen	Poa	Chen	Poa	Poa	
5	Fab	Fab	Lam	Fab	Lam	Fab	Pol	Fab	Chen	Fab	
6	Lam	Pol	Bor	Bor	Bor	Pol	Lam	Lam	Pol	Lam	
7	Bor	Lam	Pol	Lam	Onag	Lam	Bor	Bor	Lam	Pol	
8		Bor		Pol		Amar		Pol	Bor	Bor	
9								Onag	Car	Onag	
10	Sal Pol Car	Gros Amar Sal	Sal Amar Ger	Car Ros Amar Sol Onag	Fab Pol Car Ros	Fab Onag Car	Sal Viol	Sol Sal Ros Onag	Amar Oleac Sam Viol Ros		

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на принадлежность флоры всей территории Пензенской области к Rosaceae-типу, флора юга Пензенской области относится к Fabaceae-типу, и, таким образом, флора области в целом демонстрирует смешанный тип.

На всей изученной территории Среднего Поволжья (включая юг Пензенской области и Самаро-Ульяновское Поволжье) в родовом спектре ведущими могут считаться роды *Carex* и *Galium*. Для территории юга Пензенской области также многочисленными можно считать роды *Salix*, *Campanula* и *Veronica*, для южных районов еще род *Artemisia*.

В семействе Fabaceae ведущим является род *Vicia*; род *Astragalus* находится на 2 или 3 месте (у разных опорных флор). На примере опорных флор южной части Пензенской области можно наблюдать, что, несмотря на несколько иной состав семейства Fabaceae (отсутствие целого ряда видов рода *Astragalus*), тип флоры сохраняется. В этом заключается своеобразный полиморфизм зоны бобовых, обилие и разнообразие видов которого позволяют данному семейству определять тип флоры на достаточно больших по площади территориях.

Численность семейства Rosaceae для территории юга Пензенской области определяется обилием рода *Potentilla*, а также общей совокупностью родов данного семейства. Представители рода *Alchemilla* здесь немногочисленны и существенно не влияют на обилие своего семейства. Таким образом, это является второй причиной сохранения Fabaceae-типа флоры территории.

В спектре семейств адвентивной фракции флоры на рассмотренной территории первые четыре места характерны для семейств Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae и Chenopodiaceae. Адвентивная фракция флоры менее других фракций отражает локальные особенности территории.

Работа выполнена в рамках госзаданий ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН: № AAAA-A17-117112040039-7; № AAAA-A17-117112040040-3 и БИН РАН AAAA-A19-119030690058-2.

Список литературы

- Аристова М. А., Розенберг Г. С., Кудинова Г. Э., Розенберг А. Г., Иванова А. В., Васюков В. М., Костина Н. В., Саксонов С. В. База данных «Флористические описания локальных участков Самарской и Ульяновской областей» (FD SUR). Свидетельство о регистрации базы данных RUS 2018621983 12.11.2018.
- Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситникова А. П. Сосудистые растения Татарстана. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. – 496 с.
- Васюков В. М. Флора юго-западной части Приволжской возвышенности: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – Саранск: Морд. гос. ун-т им. Н. П. Огарева, 2002. – 400 с.
- Васюков В. М. Растения Пензенской области (конспект флоры). – Пенза: Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2004. 184 с.
- Васюков В. М., Новикова Л. А., Панькина Д. В., Миронова А. А. Материалы к флоре юго-востока Пензенской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2016. – Т. 10, № 3. – С. 29–38.
- Васюков В. М., Горбушина Т. В., Новикова Л. А., Пчелинцева Т. И. Материалы к флоре юга Пензенской области: Малосердобинский район // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2019а. – Т. 28, № 4. – С.117-129.
- Васюков, В. М., Новикова Л. А., Горбушина Т. В., Иванова А. В., Лысенко Т. М. Материалы к флоре юго-запада Пензенской области: Бековский и Тамалинский районы // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2019б. – т. XIII, № 3. – с. 402-413. – DOI: 10.24411/2072-8816-2019-10059.
- Горбушина Т. В., Васюков В. М., Новикова Л. А. Материалы к флоре заповедника «Приволжская лесостепь». Участок «Кунчевская лесостепь» // Труды государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь». – Вып. 6. Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Участок «Кунчевская лесостепь». Флора и растительность. – Пенза, 2016. – С. 41–68.
- Иванова А. В. Особенности таксономической структуры флоры юго-восточной части Сокского физико-географического района // Систематические и флористические исследования Северной Евразии Материалы II международной конференции: к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского. – М., 2018. – С. 226–229.
- Иванова А. В., Костина Н. В. Изучение флористической структуры территории при помощи семейственного спектра на примере бассейна реки Сок (Самарская область, Заволжье, лесостепная зона) // Самарский научный вестник. – 2016. – № 1 (14). – С. 26–31.
- Иванова А. В., Костина М. А. Определение минимального числа видов для ареала-минимума конкретной флоры в условиях Самарского Заволжья (лесостепная зона) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2016. – № 1 (13). – С. 14–22.
- Иванова А. В., Костина Н. В., Лысенко Т. М., Козловская О. В. Особенности флоры Мелекесско-Ставропольского физико-географического района // Самарский научный вестник. – 2017. – № 4 (21). – С. 47–53.
- Иванова А. В., Костина Н. В. Определение опорных единиц для характеристики флоры // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV международной научной конференции – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. – С. 333–337.
- Иванова А. В., Костина Н. В., Лысенко Т. М. Основные черты семейственного спектра адвентивной фракции флоры Самаро-Ульяновского Поволжья // Самарский научный вестник. – 2018. – Т 7, № 4 (25). – С. 35–40.

- Иванова А. В., Костина Н. В., Аристова М. А. Особенности таксономических спектров флор лесостепной части Самаро-Ульяновского Поволжья // Экосистемы. – 2019. – Вып. 18. – С. 14–23.
- Иванова А. В., Костина Н. В., Аристова М. А. Родовой спектр в анализе флоры Самаро-Ульяновского Поволжья // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. – 2019. – Т. 19, вып. 2. – С. 196–206. – DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2019-19-2-196-206>.
- Келлер Б. А. Из области черноземно-ковыльных степей. Ботанико-географические исследования в сердобском уезде Саратовской губернии // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. – 1903. – Т. 37, вып. 1. – С. 1–154.
- Корнилов С. П., Лашманова Н. Н., Раков Н. С., Сенатор С. А., Саксонов С. В. Флора Города Димитровграда. Ульяновск. – 2012. – 174 с.
- Корчикова Т. А. Флористический состав памятника природы Абдул-заводская дубрава (Самарская область) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2010. – Т. 12, № 1–5. – С. 1393–1397.
- Космовский К. А. Ботанико-географический очерк западной части Пензенской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отделение ботаники. – М., 1890. – Вып. 1. – С. 1–92.
- Кудашкина Т. А., Корчиков Е. С., Плаксина Т. И. «Гора Копейка» - уникальный памятник природы Кинельских яров (Самарская область) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11, № 1–3. – С. 436–440.
- Лавренко Е. М. Степи // Растительность Европейской части СССР / [Под ред. Грибовой С. А., Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.]. – Л.: Наука, 1980. – С. 203–270.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. – Л.: Наука, 1991. – 146 с.
- Малышев Л. И. Флористические спектры Советского союза // История флоры и растительности Евразии. – Л., 1972. – С. 17–40.
- Морозова О. В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // Биосфера. – 2011. – Т. 3, № 2. – С. 190–207.
- Новикова Л. А. Структура и динамика травяной растительности лесостепной зоны на западных склонах Приволжской возвышенности и пути ее оптимизации: дис. д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – Саратов. – 2012. – 547 с.
- Раков Н. С. О флоре и растительности села Архангельское (Левобережье Ульяновской области) // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2006. – № 1. – С. 47–87.
- Савенко О. В., Саксонов С. В., Сенатор С. А. Материалы для флоры Узюковского лесного массива // Исследования в области естественных наук и образования. Межвуз. сб. науч.-исслед. работ. – Вып. 2. Самара, 2011. – С. 48–53.
- Саксонов С. В., Раков Н. С., Сенатор С. А. Ботанические экскурсии летом 2008 по Самарскому Заволжью // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т. 22, № 2. – С. 98–114.
- Сенатор С. А., Саксонов С. В., Раков Н. С., Васюков В. М., Сидякина Л. В. Флора // Могутова гора и ее окрестности. Подорожник / [Под ред. С. В. Саксонова и С. А. Сенатора]. – Тольятти: Кассандра, 2013. – С. 41–52.
- Сенатор С. А., Саксонов С. В., Раков Н. С., Васюков В. М., Иванова А. В., Сидякина Л. В. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2015. – Т. IX, № 1. – С. 32–101.
- Силаева Т. Б. Флора бассейна реки Суры (современное состояние, антропогенная трансформация и проблемы охраны): дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – М.: МГУ им. М. В. Ломоносова, 2006. – 907 с.
- Силаева Т. Б., Кирюхин И. В., Чугунов Г. Г., Лёвин В. К., Майоров С. Р., Письмаркина Е. В., Агеева А. М., Варгот Е. В. Сосудистые растения республики Мордовия (конспект флоры). Под редакцией Т. Б. Силаевой. Саранск, – 2010. – 352 с.
- Солянов А. А. Растительный покров и геоботаническое районирование Пензенской области: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – Пенза: Пенз. гос. пед. ин-т, 1966. – 367 с.
- Солянов А. А. Флора Пензенской области. – Пенза, 2001. – 310 с.
- Сосудистые растения Самарской области: учебное пособие / [Под ред. А. А. Устиновой и Н. С. Ильиной]. – Самара: Содружество, 2007. – 400 с.
- Спрыгин И. И. Материалы к флоре губерний Пензенской и Саратовской // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. – 1896. – Т. 29, вып. 6. – С. 1–75.
- Спрыгин И. И. Из области Пензенской лесостепи. I. Травяные степи Пензенской губернии. – М., 1925 (1926). – 242 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. – Л.: ЛГУ, 1974. – 244 с.
- Хохряков А. П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, № 5. – С. 1–11.
- Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / [Под ред. А. В. Ступишина]. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. – 173 с.
- Шмидт В. М. Статистические методы сравнительной флористики. – Л.: Наука, 1980. – 176 с.
- Ямашкин А. А., Новикова Л. А., Ямашкин С. А., Яковлев Е. Ю., Уханова О. М. Ландшафтно-экологическое планирование системы ООПТ Пензенской области // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о земле. – 2015а. – Т. 25, № 1. – С. 24–33.

Ямашкин А. А., Новикова Л. А., Ямашкин С. А., Яковлев Е. Ю., Уханова О. М. Пространственная модель ландшафтов западных склонов Приволжской возвышенности // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о земле. – 2015б. – Т. 25, № 3. – С. 124–132.

Ivanova A. V., Vasyukov V. M., Kostina N. V., Gorbushina T. V., Novikova L. A., Lysenko T. M. Taxonomic features of the flora of the forest-steppe zone of the Middle Volga // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 18–30.

Penza region is located in the southwestern part of the forest-steppe zone of the Middle Volga. Its territory occupies mainly the western slopes of the Volga Upland and, to a lesser extent, the Oka-Don Lowland. It belongs to two large river basins: the Volga (the Sura and the Moksha rivers) and the Don (the Khoper and the Vorona rivers). The southwestern part of the region (the Khopra river basin) is located within the subzone of grass-turfgrass steppes of the steppe zone; the territory of the south of Penza region, belonging to the Sura River basin is located in the forest-steppe zone. The flora of the region includes more than 1700 species of vascular plants and belongs to the *Rosaceae*-type. The authors applied the method based on determining reference flora to identify local floristic features of the south of Penza region. This method had been tested by the research group earlier for studying the forest-steppe zone of the Samara Trans-Volga region (*Sok and Melekess Stavropol physical and geographical areas*). In result of the field trip results (2014–2019) in the southern and southwestern parts of Penza region the authors distinguished three reference flora groups, namely, the Tamala, Malaya Serdoba, and Kuncherovo flora. Their taxonomic features were compared with the seven reference flora groups previously identified in the Samara-Ulyanovsk Volga region. The spectra of the families of the reference flora groups of the southern areas of Penza region demonstrate the Fabaceae type of flora, despite the fact that the flora of the entire territory of Penza region belongs to the Rosaceae type. The genera *Carex* L. and *Galium* L., as well as the genera *Salix* L., *Campanula* L. and *Veronica* L. are the most numerous in the generic spectrum. The genus *Vicia* L. dominates in the Fabaceae family; *Astragalus* L. takes the 2nd or 3rd place (in various reference flora groups). The size of the Rosaceae family is determined by the abundance of the genus *Potentilla* L., as well as the total number of genera of this family. The *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, and *Chenopodiaceae* families take the first four places in the spectrum of families of the adventive fraction of flora in the studied territory

Key words: Middle Volga region, flora, taxonomic spectra, reference flora groups, Penza region, *Fabaceae*-type flora, *Rosaceae*-type flora.

Поступила в редакцию 10.12.19

Внутривидовой полиморфизм растений Среднерусской лесостепи

Муковнина З. П., Воронин А. А.

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

При исследовании флоры некоторых районов Среднерусской лесостепи у ряда растений нами были обнаружены отклонения от основных видовых признаков. О том, что в природе существует непрерывный ряд изменчивости от индивидуальной до видовой, известно давно (Дарвин, 1991). Причины и результаты этого бывают самыми разными и непредсказуемыми. Способность растений менять свой фенотип обусловлена генетически. Размах внутривидовой дифференциации зависит от многих внешних причин. Особенно заметно внутривидовой потенциал растений проявляется при варьировании экологической обстановки и географической разобщенности. В результате формируются популяции с большими отличиями от основного генотипа. О влиянии новых экологических условий показано на примерах с дроком красильным, тысячелистником обыкновенным и шалфеем луговым. В качестве примера интродукции географически удаленных друг от друга генетически устойчивых рас назван клевер люпиновидный, или люпин пятилисточковый. Некоторые виды могут быть представлены разными морфобиотипами. Например, прямостоячая (сенокосная) и лежачая (пастищная) формы лядвенца рогатого, люцерны серповидной, астрагала эспарцетного. Имеются переходные формы. Наблюдали популяции высокорослой и низкорослой ветреницы лесной. Ярко выраженным проявлением внутривидового разнообразия является полихромность цветков. Названы растения из разных семейств: виды ириса, тюльпан Шренка, лилия саранка и другие. В коллекции ботанического сада более 20-ти лет присутствуют садовые формы растений природной флоры, появившиеся благодаря спонтанным новообразованиям. Это пестролистные формы сныти обыкновенной и зеленчука желтого. Приведены результаты интродукции видового и внутривидового разнообразия редких и хозяйствственно-ценных растений в ботаническом саду Воронежского государственного университета.

Ключевые слова: полиморфизм, внутривидовая изменчивость, разнообразие, фенотип, морфобиотип, интродукционная устойчивость, популяция, редкие виды.

ВВЕДЕНИЕ

В природе существует непрерывный ряд изменчивости от индивидуальной до видовой (Дарвин, 1991), которая проявляется внутривидовым полиморфизмом. Причины возникновения внутривидовой изменчивости растений могут быть самыми разными в пределах действия биотических и абиотических факторов. Результаты этого процесса непредсказуемы. Они касаются размеров растений в целом и их частей, формы листьев и стеблей, числа и окраски лепестков, редуцирование тычинок и многоного другого, что не всегда визуально заметно. Наиболее яркие генетически устойчивые отклонения от основных видовых признаков находят применение в садово-парковом строительстве (садовые формы, сорта), в сельском хозяйстве (районированные сорта продовольственных и кормовых растений) и др. Многие из них сохраняются в коллекциях ботанических садов, которые являются базой для научных и прикладных исследований. Вообще же коллекции, в которых представлено наибольшее количество не только видов, но и их различных форм, разновидностей и так далее, содействуют сохранению генофонда дикорастущей флоры, дают возможность сравнительного изучения разнообразного материала на однородном экологическом фоне независимо от поставленных задач. Все это позволяет расширить знания о растительных ресурсах, способствует выявлению и отбору растений с хозяйствственно-ценными свойствами или формами, введению их в широкую культуру.

Цель работы – выявление видовой изменчивости среди растений Среднерусской лесостепи, привлечение их в коллекции отдела природной флоры ботанического сада

Воронежского государственного университета для увеличения ценного генофонда и сохранения его биоразнообразия, выявления интродукционной устойчивости видов и форм в новых условиях существования, введения в культуру.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В данной работе использовались материалы, полученные при маршрутно-флористических исследованиях охраняемых памятников природы Центрально-Черноземных областей. Объектами для описаний стали редкие и охраняемые растения Среднерусской лесостепи. У некоторых из них визуально констатировались явные отклонения от типичных фенотипов, касающиеся разных частей растений. Так был собран материал по внутривидовому полиморфизму (Муковнина, 1993). Наиболее явные и яркие из них были трансплантированы на коллекцию растений Среднерусской лесостепи, расположенную на выщелоченном черноземе с низким стоянием грунтовых вод в ботаническом саду Воронежского государственного университета.

За интродукционно устойчивые принимаем те виды растений, которые произрастают в коллекции 10 лет и более (Муковнина, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Способность растений любого вида лучше или хуже приспосабливаться к существованию в различных условиях и при этом менять свой фенотип, обусловлена генетически. Размах внутривидовой дифференциации зависит от многих внешних причин. Особенно заметно внутривидовой потенциал растений проявляется при варьировании экологической обстановки и географической разобщенности. Это может способствовать формированию популяций с большими различиями от основного генотипа и нередко их принимают за самостоятельные виды. Н. Ю. Карпун (1993) называет эту особенность растений региональностью, обусловленную фенотипической пластичностью. Приведем несколько примеров.

В коллекцию БС был высажен дрок, взятый с известняковых склонов урочища «Кувшин» Подгоренского района Воронежской области. Он очень заметно отличался от дрока красильного – *Genista tinctoria* L. – обычного вида остепненных лугов, полян и других мест. Растения имели изящный габитус, листья были узкими, линейными, 1–2 мм в ширину, соцветия менее густыми. Отличались они и от дрока донского – *Genista tanaitica* P. A. Smirn. Дрок ежегодно осеменялся, появлялись новые особи, которые какое-то время тоже имели узкие листья. Но с годами таких растений становилось все меньше, а увеличилось число кустов с листьями до 4 мм шириной. Сформировалась интродукционная популяция дрока красильного с некоторым варьированием листьев по форме и размеру. Это тот случай, когда меловая разновидность (экотип) под влиянием новых эдафических климатических условий утратила свой меловой габитус и приобрела форму с различными модификациями, свойственную ему на дерново-подзолистых черноземных почвах. Полиморфность дрока красильного подтверждается и литературными данными (Деревья и кустарники СССР, 1958).

С известняковых склонов Белгородской области в коллекцию БС был высажен тысячелистник обыкновенный – *Achillea millefolium* L. с узкими седовато опущенными листьями и соцветиями широкой гаммы желтого и розового цветов. Растения просуществовали в коллекции не более двух сезонов и выпали. Очевидно, несоответствие условий произрастания их в природе и культуре не способствовали адаптации красочных разновидностей на новом месте. В местах естественного обитания эти разновидности тысячелистника обыкновенного сохраняются до сих пор.

На опушке Рубцовского леса Рамонского района Воронежской области были обнаружены растения шалфея лугового – *Salvia pratensis* L. с розовыми, белыми и голубыми соцветиями вместе с типично фиолетово окрашенными. Пересаженные на открытый

коллекционный питомник с выщелоченным черноземом все разновидности, кроме фиолетовой, характерной для вида, через 3–5 лет исчезли.

Примеры с дроком красильным, тысячелистником обыкновенным и шалфеем луговым показали, что под влиянием новых экологических условий разновидности утратили свои особенности, как оказалось ненаследуемые, что позволяет рассматривать их как модификации.

В природной обстановке имеется интересный пример географически удаленных друг от друга генетически устойчивых рас клевера люпиновидного – *Trifolium lupinaster* L. В коллекции ботанического сада около 10 лет произрастали растения этого вида с кремовыми и розово-пурпурными цветками. Клевер с кремовыми цветками распространен практически во всех областях Центра России, а с розово-пурпурными – в одном–двух районах Липецкой и Воронежской областях. Это позволило И. И. Спрыгину (1941) и М. М. Ильину (1963) описать эти географические расы как два самостоятельных вида: клевер предволжский – *Trifolium cisvolgense* Spryg. ex Іjіn и клевер Литвинова – *Trifolium litwinowi* Іjіn, а ряду авторов внести их в определитель растений (Маевский, 1964). Однако, в более поздних флористических сводках систематики, считая названные виды двумя географическими расами, объединили их под общим названием клевер люпиновидный – *Trifolium lupinaster* L. (Черепанов, 1995). В последней сводке П. Ф. Маевского (2006) он представлен как люпинник пятилисточковый – *Lupinaster pentaphyllus* Moench.

При культивировании вышеизложенных форм были отмечены некоторые отличия. Так, будучи выращенными из семян и высаженными на постоянное место в одном возрастном состоянии, растения розовой формы имели хорошо развитые кусты с плотными соцветиями. У кремовой формы кусты и соцветия были визуально заметно изреженнее. После пересадки растений на новый коллекционный участок кремовая форма постепенно выпала, а розовая, местная, продолжает произрастать, размножаться вегетативно и изредка семенным путем. Очевидно, что кремовая форма в наших условиях менее адаптивна, с меньшим интродукционным потенциалом, но при этом разноколерность обеих форм константна.

Клевер люпиновидный с его формами является редким видом. Выращивание в ботаническом саду способствует расширению его культурного ареала и сохранению как редкого вида. Обе формы представляют большой интерес для теории расо- и видообразования, для выявления филогенеза клеверов. Они декоративны и пригодны для групповых посадок при озеленительных мероприятиях.

Во всех популяциях в разных частях растения в любом возрасте могут наблюдаться фенотипические изменения. Одним из проявлений которых, может быть онтогенетическая вариабельность. Этим понятием Н. Ю. Карпун (1993) обозначил возрастные изменения у древесных садовых форм, когда, например, некоторые стелющиеся и шаровидные формы хвойных через десятилетия жизни постепенно становились обычными деревьями. Мы не имеем таких впечатляющих примеров, но относительно подземных органов травянистых растений онтогенетическая вариабельность наблюдается довольно часто на коллекционном участке. Так, молодые растения клевера люпиновидного, выращенного из семян, до 3–5 летнего возраста имели стержневую корневую систему. Со временем, через переходные формы она трансформировалась в короткокорневищную. Растения интродукционно устойчивы. Или другой пример с вечерницей солнцелюбивой – *Clausia aprica* (Poir.) Korn.-Jr. Это стержнекорневое розеточное растение. Один взрослый экземпляр этого вида был взят в урочище «Быкова шея» Краснянского района Липецкой области, принадлежащего заповеднику «Галичья гора», и высажен в коллекцию ботанического сада. За два сезона вечерница, благодаря корневым отпрыскам, образовала разреженную куртину площадью около 1,5 м². Также активно размножился в культуре вегетативным путем экземпляр из популяции села Ездочное Репьевского района Воронежской области. В обоих случаях растения в природе произрастали на черноземе с меловой подпочвой. Особи этого же вида, взятые с известняковых склонов Дивногорья Лискинского района и из Павловского района Воронежской области, такой способности к трансформации стержневых корней в корнеотпрысковые не проявили и выпали через два года.

Вечерница – редкое декоративное растение с продолжительным цветением розовых соцветий. Очень впечатляющие смотрятся степные склоны в окрестностях села Езочное в мае во время массового цветения вида.

Наблюдения в природной обстановке позволили констатировать у отдельных видов наличие нескольких групп особей с внешне сходными формами – морфобиотипами. В качестве примера назовем прямостоячую (сенокосную) и лежачую (пастищную) формы лядвенца рогатого – *Lotus corniculatus* L., люцерны серповидной – *Medicago falcata* L., астрагала эспарцетного – *Astragalus onobrychis* L. Эти виды несколько лет присутствовали в коллекции своими обеими формами. Наиболее устойчивым из них оказался астрагал эспарцетный прямостоячей формы. У всех названных видов помимо основных морфобиотипов имеются переходные формы: полулежачая, развалистая, полуправостоячая. Независимо от морфобиотипа растения имеют многочисленные яркие соцветия и декоративны на протяжении 25–40 дней. Поэтому, помимо кормового значения (имеются районированные сорта), они могут использоваться в озеленении.

Внутрипопуляционная или индивидуальная изменчивость растений широко используется в селекционной практике. Этому предшествует большая предварительная работа. В 1970–1980 годах в ботаническом саду Воронежского госуниверситета по методике ВИРа углубленно изучались кормовые растения, в частности, местные виды злаков (Клечковская, 1981). В условиях неустойчивого увлажнения Центрального Черноземья многие растения интродукционных популяций обнаружили пластичность, которая заметно проявлялась пестротой биотипического состава (Клечковская, 1983). В качестве примера назовем пырей бескорневищный или регнерию волокнистую – *Roegneria fibrosa* (Schrenk) Nevski, изучение которой получило логическое завершение. В пятидесятые годы прошлого столетия она была отселектирована как сорт Советский. При последующем изучении его биотипов (сизый, зеленый, прямостоячий, развалистый) методом индивидуально-семейственного отбора была создана улучшенная популяция. Она достоверно превосходила исходную по высоте растений, кустистости, среднему весу зеленої массы, урожайности семян (Клечковская, Муковнина, 1987). Этот образец был зарегистрирован в ВИРе под № 41778 как сорт «Советский улучшенный».

У села Нижнее Турово Нижнедевицкого района Воронежской области на склонах с известняковой подпочвой обнаружили популяцию низкорослой (пастищной) ветреницы лесной – *Anemone sylvestris* L., несколько экземпляров трансплантировали на коллекционный участок. Низкорослая форма ветреницы оказалась устойчивой, как и высокорослая, интродуцированная ранее.

У прострела лугового – *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. и пиона тонколистного – *Paeonia tenuifolia* L. варьируют ширина и длина сегментов рассеченных листьев. Выделены формы с узкосегментными и широкосегментными листьями, которые и в культуре сохраняют свои особенности.

Ярко выраженным проявлением внутривидового разнообразия растений является полихромность их цветков. Много таких примеров имеется в семействе лилейных. В южных районах Среднерусской лесостепи произрастает тюльпан Шренка – *Tulipa schrenkii* Rgl. – редкий вид, занесенный в Красные книги разных статусов. В природе он возобновляется только семенным путем. Его потомство обычно имеет широкую цветовую гамму листочеков окольцетника: белые, розовые, малиновые, желтые. В настоящее время на степных склонах Богучарского района Воронежской области доминирует желтоцветковая форма (рис. 1а), так как другие активно выкапываются и срываются на букеты местными «любителями природы». В культуре ботанического сада были высажены семена всех четырех форм тюльпана Шренка и получены дружные всходы. На пятый год жизни растения зацвели, повторяя природную расцветку, показывая, что полихромность тюльпана Шренка сохраняется не только в природе, но и в культуре. Его формы легли в основу некоторых голландских сортов. Варьирует и сохраняется в культуре окраска у цветков лилии саранки – *Lilium martagon* L. от различной интенсивности розово – сиреневого цвета до белого, у рябчика шахматовидного – *Fritillaria*

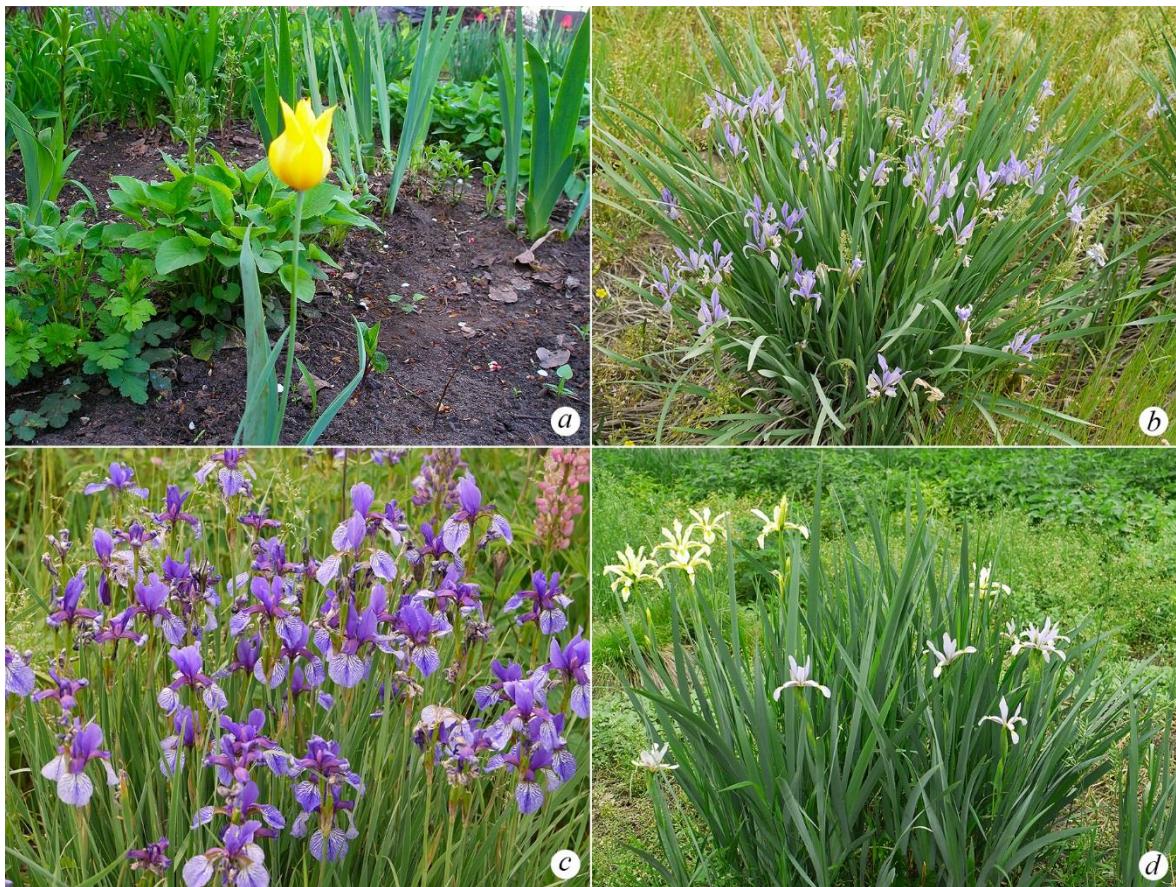


Рис. 1. *Tulipa schrenkii* (а), *Iris sibirica* (б, в), *Iris halophila* (г)

meleagroides Patr. – от лилового до розового. Внедрение названных видов в озеленение населенных пунктов может содействовать сохранению их как редких видов и способствовать удовлетворению эстетических потребностей населения.

Завидное природное генетическое разнообразие проявляется в семействе касатиковых, роде ирис, касатик (*Iris*). В переводе с греческого ирис означает радуга, по сходству окраски цветков с цветами радуги. Богатой окраской долей околоцветников с оттенками различной интенсивности выделяются ирис низкий – *Iris pumila* L. и ирис сибирский – *Iris sibirica* L. (рис. 1 б, в). У ириса низкого преимущественная окраска желтая и сиренево-фиолетовая, у ириса сибирского – светло-синяя, от бледной до интенсивной, с вариациями фиолетового рисунка в виде жилок. Более скромно смотрятся цветки ириса солончакового – *Iris halophila* Pall. (рис. 1 г), которые окрашены в бледные оттенки палевого и фиолетового цветов. Природная раскраска и формы цветков видов ириса сохраняются и в культуре, где они произрастают десятки лет.

Разноклерность цветков наблюдается у растений и в семействе лютиковых. Так, василистник водосборолистный – *Thalictrum aquilegifolium* L. (рис. 2 а, б) имеет развесистые белые, розовые, светло-фиолетовые соцветия. Заметно различаются цветки ломоноса цельнолистного – *Clematis integrifolia* L. (рис. 2 в, г) Галечегорской и Хавской популяций.

Первая культивируется в ботаническом саду, будучи привезенной из заповедника «Галичья гора» Липецкой области. У растений слабые, до 70 см в длину стебли, цветки темно-фиолетовые 4–5 см в диаметре. Вторая – найдена в пойме реки Хава на землях совхоза «Юбилейный» Новоусманского района Воронежской области. Стебли у растений прямостоячие ломкие, 40–60 см в высоту, цветки крупные, 7–8 см в диаметре, светло-сине-



Рис. 2. *Thalictrum aquilegifolium* L. (а, б), *Clematis integrifolia* L. (с, д)

фиолетового цвета. В культуре растения обеих популяций устойчивы. После срезания плодоносящих стеблей постоянно отмечается вторичное цветение.

Ломонос цельнолистный – редкое реликтовое растение Центрально Черноземного региона. Обе его формы декоративны в цветущем и плодоносящем состояниях и заслуживают широкого внедрения в культуру.

Богаты цветовыми гаммами соцветия растений семейства колокольчиковых (Campanulaceae). Наиболее декоративный из них – колокольчик персиколистный – *Campanula persicifolia* L. с цветками типичного для вида сине-фиолетового цвета (рис. 3а). При семенном возобновлении у него иногда возникает белоцветковая форма (рис. 3б). Обе разновидности послужили основанием для создания бело- и синецветковых сортов. Беловатые цветки встречаются у колокольчика скученного – *Campanula glomerata* L., колокольчика широколистного – *C. latifolia* L. и бубенчика лилиевиленстного – *Adenophora liliifolia* (L.) A. DC.

Цветовые формы имеются у представителей и многих других семейств. Помимо уже упомянутых тысячелистника обыкновенного и шалфея лугового назовем синюху голубую – *Polemonium coeruleum* L. с голубыми и белыми цветками, шлемник приземистый – *Scutellaria supina* L. (рис. 3с) с желто-фиолетовыми вариациями цветков, волчеядник Юлии – *Daphne Julia* K.-Pol. со светло- и темно-розовыми соцветиями. Имеются полихромные садовые формы незабудки лесной – *Myosotis sylvatica* Hoffm. с лепестками различных оттенков голубого (основной цвет), розового, белого цветов и вероники колосистой – *Veronica spicata* L. с голубыми и розовыми колосовидными соцветиями. Полихромные формы тысячелистника обыкновенного встречаются не только на известняковых почвах, как было описано выше. На слабо засоленном лугу совхоза «Тимирязевский» Новоусманского района Воронежской



Рис. 3. *Campanula persicifolia* (а, б), *Scutellaria supina* (с), *Galeobdolon luteum* f. *variegata* (д)

области отмечается розовоцветковая разновидность тысячелистника наряду с обычной белоцветковой. На пойменных лугово-черноземных почвах кордона Мостовой Воронежского государственного биосферного заповедника находили разновидность этого вида со светло-желтыми соцветиями. Здесь же со светло-желтыми соцветиями встречается подмаренник. Некоторые авторы выделяют его как вид – подмаренник желтеющий – *Galium ochroleuca* Wolf – гибрид между подмаренником настоящим – *Galium verum* L. с желтыми соцветиями и подмаренником мягким – *Galium mollugo* L. с белыми соцветиями.

В коллекциях ботанических садов довольно часто присутствуют садовые формы растений природных флор, появившиеся благодаря спонтанным новообразованиям, хотя иногда их считают продуктом целенаправленной селекционной работы. В ботаническом саду Воронежского госуниверситета более 20 лет произрастают пестролистные формы двух местных видов: сныть обыкновенная – *Aegopodium podagraria* L. f. *variegata* и зеленчук желтый – *Galeobdolon luteum* Huds. f. *variegata* (рис. 3д). Происхождение этих форм нам не известно. Продолжительность жизни в ботаническом саду говорит об устойчивости названных форм, поддерживаемых вегетативно. Они были рекомендованы в озеленение. В настоящее время сныть пестролистная довольно часто высаживается в городских цветниках, садах и парках. Зеленчук желтый встречается реже, хотя у него декоративны не только листья, но и весенне время и крупные соцветия с желтыми цветками.

В нашем регионе у пролески сибирской – *Scilla siberica* Haw. синие цветки, но в дубраве на территории ботанического сада находили белоцветковые растения. При перенесении луковиц в культуру, после семенного возобновления появились растения с розовыми махровыми цветками. Но махровость, если это не результат селекции, неустойчивый признак, вызванный, по-видимому, погодными аномалиями. В этой связи еще упомянем ветреницу

лесную – *Anemone sylvestris* L. С давних пор в ботаническом саду на произрастала ее высокорослая форма. В 1975 году на ней появились крупные цветки разной степени махровости. Это было однажды за многие годы и вызвано, возможно, тоже погодными аномалиями, так как в 1975 году температуры апреля, мая превышали многолетние среднемесечные на 5–7 градусов (Муковнина, 1994)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши наблюдения за растениями в природной обстановке позволили выявить факты внутривидового разнообразия, вызванные различными факторами под управлением генетического кода. Они выражаются изменением признаков или свойств в пределах вида (форма и размеры листьев, куста, окраска цветков и другие). Выращивание их в коллекциях ботанического сада Воронежского госуниверситета показало, что многие из них могут культивироваться десятки лет, то есть они интродукционно устойчивы. Это свидетельствует о значительной природной приспособляемости видов к новым условиям существования и о возможности сохранения видового биоразнообразия редких видов в ботаническом саду, желательно с наиболее полным внутривидовым разнообразием.

Приведенные факты лишь обозначили проблему изменчивости и разнообразия природных форм. Природа бесконечно многообразна и непредсказуема. Нам только остается селектировать ее потенции в нужном направлении, отбирая и усиливая ценные, интересные формы, которые широко используются в современном фитодизайне и других сферах деятельности человека. И естественно, что ботанические сады, идя в ногу со временем, и возможно, в чем-то опережая его, вносят свою лепту, когда помимо научного коллекционирования растений видового ранга привлекают в культуру их декоративные формы.

Список литературы

- Происхождение видов путем естественного отбора. – СПБ: Наука, 1991. – 546 с.
- Деревья и кустарники СССР / [Под ред. С. Я. Соколов]. – М.; Л.: АН СССР, 1958. – Т. IV. – 947 с.
- Ильин М. М. Полиплоидия, видеообразование и миграция // Материалы по флоре и растительности СССР. М.; Л., 1963. – Вып. 4. – С. 181–190.
- Карпун Н. Ю. К вопросу о проблемах садовых форм // Использование формового разнообразия интродуцентов в ботанических коллекциях и озеленении: бюллетень Ботанического сада «Белые ночи». – Сочи, 1993. – С. 56–59.
- Клечковская М. С., Муковнина З. П. Биологические особенности регнерии волокнистой из Центрального Черноземья // Бюллютень Главного ботанического сада. – М.: Наука, 1987. – Вып. 143. – С. 12–19.
- Клечковская М. С. Биотипы как исходный материал в селекции трав на устойчивость к экстремальным факторам // Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. – Л.: ВИР, 1981. – Ч. 2. – С. 170–171.
- Клечковская М. С. Интродукция редких видов злаков в Воронежском ботаническом саду // Изучение редких и охраняемых видов травянистых растений. – М.: Наука, 1983. – С. 58–61.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части России. – М., 2006. – 600с.
- Маевский П. Ф. Флора Средней полосы Европейской части СССР. – Л.: Колос, 1964. – 880 с.
- Муковнина З. П. Влияние экстремальных погодных условий на сезонную ритмику растений семейства лютиковых // Влияние экстремальных погодных условий на сезонную ритмику растений. – М., 1994. – С. 32–35.
- Муковнина З. П. Формовое разнообразие видов природной флоры Центрального Черноземья // Использование формового разнообразия интродуцентов в ботанических коллекциях и озеленении: Бюллетень Ботанического сада «Белые ночи». – Сочи, 1993. – С. 91–93.
- Муковнина З. П. Анализ интродукционной устойчивости охраняемых растений природной флоры Центрального Черноземья // Вестник Воронежского государственного университета. Серия География. Геоэкология. – 2010. – № 2. – С. 66–69.
- Спрыгин И. И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М., 1941. – С. 293–314.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб., 1995. – 990 с.

Mukovnina Z. P., Voronin A. A. Intraspecific polymorphism of plants in the Central Russian forest-steppe //
Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 31–39.

Research of the flora of some areas of the Central Russian forest-steppe shows that a number of plants has deviations from the main species characteristics. The fact that there is a continuous series of variations from individual to species level in nature has long been known for a long time (Darwin, 1991). The reasons and results of this are very different and unpredictable. The ability of plants to change their phenotype is genetically determined. The scope of intraspecific differentiation depends on many external causes. The intraspecific potential of plants reveals itself when ecological situation and geographical fragmentation modify. In result, populations which significantly differ from the main genotype are formed. The impact of new environmental conditions is shown in the examples of *Genista tinctoria* L., *Achillea millefolium* L., *Salvia pratensis* L. The *Trifolium lupinaster* or *Lupinaster pentaphyllus* is an example of the introduction of geographically distant genetically stable races. Some species can be represented by different morphotypes. For example, erect (haying) and lying (pasture) forms of *Lotus corniculatus*, *Medicago falcata*, *Astragalus onobrychis*. There are some transitional forms. Populations of tall and low growing *Anemone sylvestris* were observed. A pronounced manifestation of intraspecific diversity is the polychrome of flowers. It was found in plants from different families: species of iris, Schrenk's tulip (*Tulipa suaveolens*), lily of the Saranka (*Lilium pilosiusculum*) and others. The collection of the botanical garden for over 20 years contains garden forms of plants of natural flora, which appeared due to spontaneous new formations. These are variegated forms of *Aegopodium podagraria* and *Galeobdolon luteum*. The results of the introduction of species and intraspecific diversity of rare and economically valuable plants in the Botanical garden of the Voronezh state University are presented.

Key words: polymorphism, intraspecific variability, diversity, phenotype, morphotype, introduction resistance, population, rare species.

Поступила в редакцию 10.10.19

УДК 635.9: 582.892: 631.529 (477.75)

О находке *Hedera hibernica* ‘Scutifolia’ в Никитском ботаническом саду

Ена А. В.

Агротехнологическая академия Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
an.yena@gmail.com

В арборетуме Никитского ботанического сада идентифицирован старинный английский сорт *Hedera hibernica* ‘Scutifolia’, сохранившийся здесь как реликт культивирования, по всей вероятности, с начала XIX века. До последнего времени считалось, что сорта плюща, разводившиеся в Саду при первых его директорах, не сохранились. Принадлежность образцов к *H. hibernica* подтверждается рядом признаков, в том числе наличием звёздчатых волосков, прижатых к поверхности листовой пластинки. Морфологические признаки исследованных растений полностью соответствуют сорту ‘Scutifolia’, включая удлиненно-сердцевидные листья, по форме напоминающие геральдический щит. Обсуждаются некоторые исторические и экологические обстоятельства, обеспечившие сохранение ‘Scutifolia’ в Саду.

Ключевые слова: *Hedera hibernica*, ‘Scutifolia’, Никитский ботанический сад, реликт культивирования.

ВВЕДЕНИЕ

История культивирования представителей рода *Hedera* L. в Никитском ботаническом саду восходит к самому началу его существования. Известно, что первый директор Сада Х. Х. Стевен дважды – в 1813 и 1816 годах, выписывал различные плющи из-за границы (Куликов, 1981). Дальнейшая судьба этой коллекции в полной мере не прослеживается. К началу XX века здесь были каталогизированы только четыре «разновидности», которые выращивались в Саду ещё до 1879 года (Любименко, 1909). В то же самое время в «Путеводителе по Нижнему парку Императорского Никитского сада» сообщается о произрастании здесь более 10 «садовых разновидностей» плюща (Путеводитель..., 1912). Вплоть до 1970-х годов, когда был издан новый каталог арборетума Никитского сада (Кормилицын, Голубева, 1970), здесь не было опубликовано ни одной работы по инвентаризации плющей. И только Л. И. Улейская (1999) в 1990-е годы возродила и саму коллекцию, и интерес к этой культуре. Однако старые сорта селекции XIX века, как видно из всех источников второй половины XX века, считались утраченными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы ювенильные особи плюща, произрастающие как почвопокровные растения в арборетуме Никитского ботанического сада (НБС). Анализ морфологических признаков проведен с учетом описаний таксонов и культиваров плюща, имеющихся в специальной литературе (Hibberd, 1872; Rose, 1996; Hatch, 2010; McAllister, Marshall, 2017; Informationen..., 2018), а также с использованием видовых и сортовых образцов из личной коллекции автора. Терминология базируется на классической монографии Ал. А. Фёдорова, М. Э. Кирпичникова и З. Т. Артюшенко (1956).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Плющ, используемый в качестве почвопокровного растения в арборетуме Никитского ботанического сада, традиционно относили к *H. helix* L. (Опанасенко и др., 2018),aborигенному виду, обычному в окружающих южнобережных ландшафтах. Однако нами

было подмечено, что морфология листьев плюща, занимающего участки Верхнего парка по обе стороны от каменной лестницы, ведущей от центрального партера к лабораторному корпусу и гостинице, а также ещё в нескольких местах Нижнего парка, явно отличается от настоящей *H. helix* рядом признаков.

Мы установили, что данные клоны принадлежат к другому виду – *H. hibernica* (G.Kirchn.) Bean. Об этом прежде всего свидетельствуют видоспецифичные трихомы (McAllister, Rutherford, 1990), расположенные на нижней стороне молодых листьев между жилками – звёздчатые, сидячие, распростёртые, то есть прижатые ветвями к поверхности листовой пластинки (в английской терминологии *stellate adpressed*). У *H. helix* звёздчатые трихомы приподняты на короткой ножке, а их ветви направлены под различными углами к плоскости листовой пластинки (в английской терминологии применяется определение *brushy*, или *bristling*, то есть щётковидные). Существуют и другие отличительные признаки этих двух видов, в частности, листья *H. hibernica* при растирании издают смолистый запах (McAllister, Marshall, 2017).

В отношении формы листовой пластинки следует отметить, что листья исследованных особей отклоняются от видового пальчалопастного стандарта *H. hibernica* и в массе своей цельные, продолговато-сердцевидные, с отсутствующими или слабо выраженным долями, редко пальчалопастные или раздельные, всегда с хорошо выраженным сердцевидным основанием, на верхушке острые или туповатые, отчётливо глянцевитые, а также заметно более темные и кожистые, чем листья типичного *H. hibernica* (рис. 1а).

Как мы выяснили (Ена, 2016), изученные нами растения по всем признакам соответствуют старинному английскому сорту 'Scutifolia' (рис. 1б), который впервые описан в 1872 году монографом рода *Hedera* Ширли Хиббердом (Hibberd, 1872: 71) как морфологически вполне отличимый, но малопривлекательный, не быстрорастущий культивар с щитовидными, закругленно-треугольными или неясно трехлопастными, тускло-зелёными

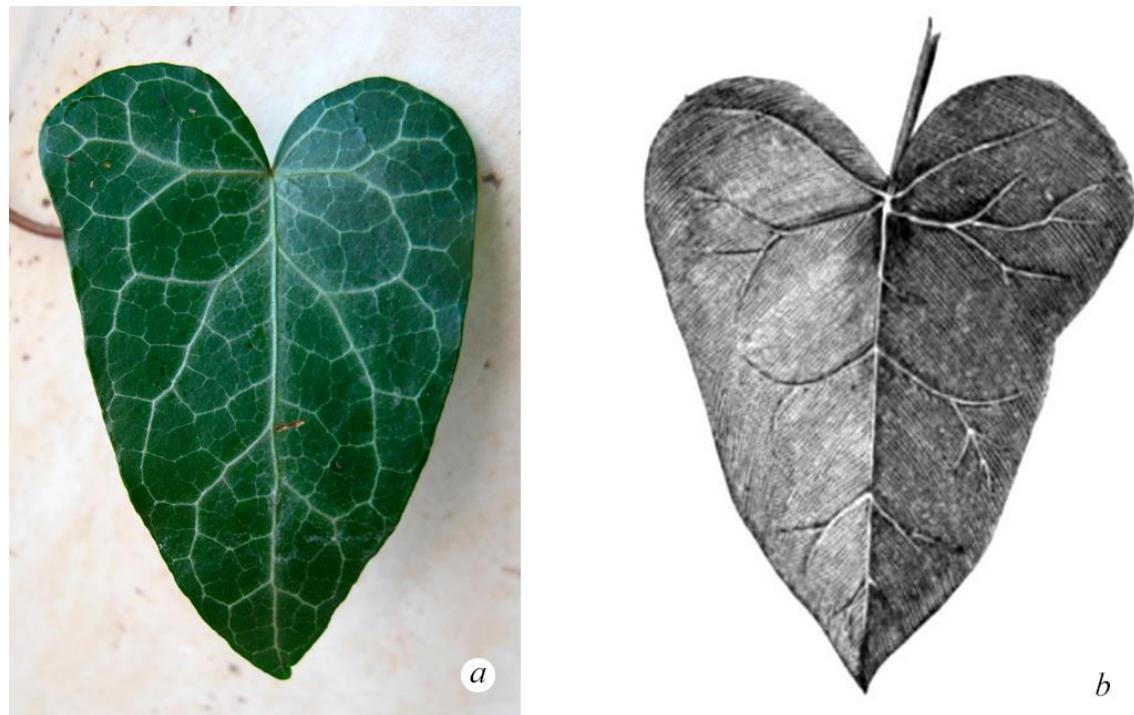


Рис. 1. Фото типичного листа *Hedera hibernica* 'Scutifolia' из Никитского ботанического сада (а) и рисунок листа *Hedera hibernica* 'Scutifolia' из монографии Ш. Хибберда (Hibberd, 1872: 74) (б)

листьями средней величины и неясно выраженным жилкованием («*Scutifolia*, Escutcheon-shaped-leaved ivy (syn. *Cordata*). – A distinct but unattractive variety: it is not robust in growth. The leaves are of medium size, roundish triangular, or obscurely three-lobed, dull green, the veins obscurely marked»).

Согласно современным монографиям рода *Hedera* (Rose, 1996; Hatch, 2010), листья '*Scutifolia*' по большей части сердцевидные или яйцевидные, редко пальчатые, всегда с выраженным сердцевидным основанием, глянцевитые и более темные и кожистые, чем листья природной формы вида, достигают размеров 4–6×7–8 см.

Сортовой эпитет '*Scutifolia*' переводится с латинского как «щитовидный», и в большинстве случаев очертания листьев, действительно, напоминают геральдический щит – escutcheon (здесь имеет место несовпадение значений термина «щитовидный» в русской и английской номенклатурной традиции). Синонимом этого названия считалась '*Cordata*', что свидетельствует о путанице, имевшей место уже в XIX веке. Настоящая '*Cordata*', также описанная Хиббердом, имеет характерные сердцевидные, не удлинённые листья.

Лоуренс Хатч (Hatch, 2010) приводит признаки, которыми '*Scutifolia*' отличается от близкой к ней *H. hibernica* '*Deltoidea*': это более тонкие стебли и листья, отсутствие утолщённого края листовой пластинки и перекрывания ушек в её основании, глянцевитость листовой поверхности и невыраженная зимняя динамика её окраски. Мы можем добавить, что листья '*Scutifolia*' не такие угловатые, как у '*Deltoidea*'.

Наши наблюдения снимают проблематичность в отношении такого признака, приписываемого '*Scutifolia*', как слабоконтрастные жилки, так как даже в пределах одного клона встречаются листья с чёткими серебристыми либо плохо различимыми зеленоватыми жилками. Значительная вариабельность в проявлении некоторых сортовых признаков – обычное явление для плющей. Например, отклонение формы листьев от сортоспецифичной часто наблюдается на быстрорастущих побегах, или при выращивании растений в открытом грунте, или на опоре, или же при переходе особей в имматурное возрастное состояние (в сортозучении плюща принят термин *sub-adult*), что создаёт немалые проблемы при их идентификации (рис. 2а). Вместе с тем, двухлетний опыт выращивания '*Scutifolia*' автором в открытом грунте в городе Симферополь продемонстрировал достаточно высокую стабильность признаков этого сорта (рис. 2б).

Обнаруженный нами сорт отсутствует в дендрологических коллекциях Российской Федерации и практически не выращивается за рубежом. Мы считаем, что '*Scutifolia*' сохранилась в Никитском саду как реликт культивирования с XIX века. Растения со столь скромными декоративными качествами не представляли бы интереса с точки зрения современных задач интродукции, ведь сортимент плющей насчитывает уже более шестисот сортов, многие из которых отличаются более изысканной морфологией (McAllister, Marshall, 2017). В этой связи мы должны отбросить предположение о том, что *H. hibernica* '*Scutifolia*' могла быть интродуцирована Никитским садом уже в наше время. И, разумеется, никто не стал бы привозить подобный неброский сорт из-за рубежа по личной инициативе.

Реликтовую версию происхождения '*Scutifolia*' в НБС подкрепила наша находка в 2019 году этого же культивара в бывшем имении второго директора Никитского сада Н. А. Гартвиса в Артеке, где, как известно, он часто высаживал дублетные экземпляры древесно-кустарниковых пород (Арбатская, Вихляев, 2011).

Следует отметить, что '*Scutifolia*' – не единственный старинный сорт плюща, обнаруженный автором в Никитском ботаническом саду в качестве реликта культивирования. К настоящему времени опубликованы результаты исследований, в результате которых установлены названия ещё для двух клонов – '*Angularis*' (Ена, 2016) и '*Rugosa*' (Yena, Marshall, 2019).

Сохранению некоторых старинных культиваров плюща в НБС, на наш взгляд, способствовал ряд факторов. Во-первых, планировка Нижнего парка Никитского сада со времён его основания не претерпела кардинальных изменений. Во-вторых, при любых обстоятельствах, которые могли приводить к исчезновению плющей в парке – будь то



Рис. 2. Отклонения формы листьев от сортового стандарта *Hedera hibernica* 'Scutifolia' у особи, растущей на подпорной стене в Никитском ботаническом саду (а), и двухлетняя особь *Hedera hibernica* 'Scutifolia' в коллекции автора (б)

климатические экстремумы, конкурентное вытеснение другими растениями или плановая ликвидация – иногда сохраняются единичные фрагменты побегов этих вегетативно-подвижных растений. Таковыми могут оказаться, к примеру, наиболее устойчивые клоны, или побеги, сохранившиеся в труднодоступных местах (например, в щелях каменной кладки подпорных стен), или же оставленные по недосмотру.

В истории уже известны подобные случаи, когда сорта плюща, считавшиеся утерянными, были обнаружены вновь, как это случилось, например, с *H. helix* 'Obovata', разводившейся в Великобритании, по крайней мере, ещё до 1874 года, а затем заново реинтродуцированной там в 1988 году благодаря случайной находке во Франции (McAllister, Marshall, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате сравнительно-морфологических исследований клонов плюща, произрастающих в арборетуме Никитского ботанического сада, выявлен старинный английский сорт *Hedera hibernica* 'Scutifolia', сохранившийся здесь как реликт культивирования, вероятно, с начала XIX века. Эта находка представляет собой живое историческое свидетельство о становлении коллекции арборетума НБС и о ранней селекции плюща в Европе. Обнаруженный нами культивар также расширяет возможности для полноценного сортоизучения в роде *Hedera*.

Список литературы

- Арбатская Ю. Я., Вихляев К. А. Повесть о жизни и приключениях доблестного рыцаря Николая Ангорн фон Гартвиса в Крыму и его прекрасных розах. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2011. – 200 с.
- Ена А. В. О двух старинных сортах плюща обыкновенного (*Hedera helix* L.) в Никитском ботаническом саду // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыян». – 2016. – Вып. 7. – С. 100–101.
- Кормилицын А. М., Голубева И. В. Древесные растения арборетума Государственного Никитского ботанического сада. – Ялта, 1970. – 90 с.
- Куликов Г. В. Роль Х. Х. Стевена в интродукции вечнозеленых лиственных растений на юге СССР // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1981, № 1 (44). – С. 81–83.

Любименко В. Список деревьев и кустарников, разводимых в Императорском Никитском Саду и имеющих техническое или декоративное значение // Записки Императорского Никитского Сада. – 1909. – Вып. 3. – С. I–XII, 1–124.

Опанасенко Н. Е., Казимирова Р. Н., Евтушенко А. П. Влияние почвопокровных растений на влажность и обеспеченность основными элементами питания агрокоричневых почв парков никитского сада (обзорная статья) // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – Вып. 127. – С. 35–41.

Путеводитель по Императорскому Никитскому саду. Отдел декоративных растений. – Симферополь: Тип. Таврич. Губернии, 1878. – 37 с.

Улейская Л. И. История интродукции рода *Hedera* L. в Никитском ботаническом саду // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 1999. – Вып. 81. – С. 161–166.

Фёдоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артишонко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 304 с.

Hatch L. C. The IvyFile. Cultivar.org. New Ornamentals Society, Raleigh, North Carolina. 2010 onwards // www.cultivar.org. – Accessed 13.01.2011.

Hibberd S. The Ivy. A Monograph. – London: Groombridge & Sons, 1872. – 116 p.

Informationen der Deutschen Efeu-Gesellschaft e.V. <http://efeu-ev.org/>. – Accessed 08.02.2018.

McAllister H., Marshall R. *Hedera*. The complete guide. – London: RHS, 2017. – 430 p.

McAllister H. A., Rutherford A. *Hedera helix* L. and *H. hibernica* (Kirchner) Bean (Araliaceae) in the British Isles // Watsonia. – 1990. – Vol. 18. – P. 7–15.

Rose P. Q. The Gardener's Guide to Growing Ivies. Portland: Timber Press, 1996. – 160 p.

Yena A. V., Marshall R. Rediscovering of historic ivy cultivar 'Rugosa' in Nikitsky Botanical Garden // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. – 2019. – N 1 (150). – P. 39–43.

Yena A. V. Finding of *Hedera hibernica* 'Scutifolia' in Nikitsky botanical garden // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 40–44.

An old British cultivar of *Hedera hibernica* 'Scutifolia' was identified in the arboretum of Nikitsky botanical garden. The most likely, it has persisted here as relict of cultivation since the early XIX century. Up to now, no one ivy cultivar introduced by first directors of the Garden has been considered to be survived. Specific stellate adpressed trichomes evidence the plant belongs to *H. hibernica*. Morphological characters of the plants investigated including long cordate, escutcheon-shaped leaves fully correspond to description of 'Scutifolia'. Some historical and ecological factors that provided preservation of 'Scutifolia' in the Garden are discussed.

Key words: *Hedera hibernica*, 'Scutifolia', Nikitsky botanical garden, relict of cultivation.

Поступила в редакцию 09.02.20

УДК: 581.526.323(292.471)(262.5)

Макрофитобентос и макрофитоперифитон приоритетной территории «Форос – Алушта» и прилегающей акватории (Черное море)

Евстигнеева И. К., Танковская И. Н.

Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
ikevstigneeva@gmail.com, itankovskay@gmail.com

Исследованы видовой состав, экологическая и таксономическая структура, количественные характеристики и пространственная динамика макрофитобентоса и макрофитоперифитона приоритетной территории «Форос – Алушта» с прилегающей акваторией Черного моря. Таксономический состав макрофитобентоса представлен 54 видами, 33 родами, 23 семействами, 16 порядками Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. По всем таксономическим показателям доминирует Rhodophyta. В состав макрофитобентоса входят виды с высокой и средней встречаемостью. Видовой состав альгоценозов в обследованных районах совпадает на 30 %. Пространственная изменчивость числа видов соответствует «норме» для биологических признаков. Основу экологической структуры макрофитобентоса составляют морские, ведущие и олигосапробные виды. Фитомасса видов в пространстве колеблется в широких пределах, а основными продуцентами являются виды Ochrophyta. На береговых искусственных сооружениях формируются альгоценозы, включающие 25 видов 20 родов, 12 семейств, 9 порядков Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Видовое соотношение отделов свидетельствует о высоком вкладе красных водорослей в структуру флоры обрастания и низком – бурых. Перифитонные виды принадлежат к 12 экологическим группам, среди которых доля морской, ведущей, многолетней, однолетней и олигосапробной групп составляет 40–68 %. Макрофитоперифитон в разных районах обладает сходным видовым разнообразием, доминированием одних и тех же экологических групп, одинаковым соотношением надвидовых таксонов и равными продукционными показателями всего альгоценоза обрастания и входящего в его состав Rhodophyta. В каждом районе наблюдается тенденция снижения видового разнообразия в направлении от суши к морю. При этом видовой состав макрофитоперифитона в разных районах совпадает только наполовину, разным является перечень базовых таксонов и ключевых продуцентов, существуют различия в системе продукционного доминирования и величине индекса Шеннона.

Ключевые слова: макрофитоперифитон, макрофитобентос, встречаемость, эколого-таксономический состав, фитомасса, изменчивость, пространственная динамика, Крым, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование структурно-функциональных особенностей и продукционного потенциала прибрежных экосистем Азово-Черноморского бассейна становится приоритетным направлением при планировании региональной хозяйственной деятельности. При этом на первые позиции выдвигаются проблемы сохранности, воспроизводства и рационального использования морских биоресурсов, важным компонентом которых являются такие первичные продуценты, как макроводоросли естественных (макрофитобентос) и искусственных (макрофитоперифитон) твердых субстратов. Однако отсутствие или недостаточность данных о макрофитах некоторых регионов до сих не позволяют делать широких обобщений, касающихся экосистемного, ландшафтного и промышленно-хозяйственного потенциалов прибрежных сообществ, а также закономерностей их распространения. Не стали исключением в этом отношении и сообщества макрофитов ряда участков территории «Форос – Алушта», которой при поддержке BSP в 1999 году присвоен статус приоритетной (1 категория) для сохранения биоразнообразия Крыма (Выработка приоритетов..., 1999). До настоящего времени территория не объявлена заповедной, хотя в ее границах существуют 9 природных объектов разной степени охранности. (Распоряжение Совета министров..., 2018). Альгофлора данных объектов в той или иной мере изучена, однако остаются неисследованными макроводоросли твердых субстратов разного генезиса

как на территории «Форос – Алушта», так и на прилегающих участках (Белич и др., 2014, 2016; Евстигнеева, Танковская, 2008, 2009, 2010а, 2010б; Маслов, 1988, 2011; Маслов, Соколовский, 2004; Садогурский, 2009; Плугатарь и др., 2018). Для решения имеющихся проблем были проведены исследования состава, структуры и изменчивости сообществ макрофитобентоса и макрофитоперифитона некоторых участков южного и юго-восточного побережий Крыма, в том числе приоритетной территории.

Цель работы – в сравнительном аспекте охарактеризовать видовой состав, встречаемость, эколого-таксономическую организацию, производственный потенциал и пространственную динамику макрофитобентоса и макрофитоперифитона на твердых субстратах некоторых районов южного и юго-восточного побережий Крыма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на анализе проб макрофитобентоса (МФБ), собранных летом 2018 года по гидроботанической методике, модифицированной для подводных исследований (Калугина-Гутник, 1969). Отбор бентосных проб проводили на глубине 0,2–0,3 м в сублиторальной зоне приморских поселков Морское, Рыбачье, Малореченское, Профессорский уголок (г. Алушта) и Малый Маяк, в четырехкратной повторности с применением учетных площадок размером 25 см×25 см. Кроме МФБ объектом исследования стали макроводоросли обрастания двух береговых гидротехнических сооружений (буны), размещенных в береговой зоне Профессорского уголка и поселка Малый Маяк. Пробы макрофитоперифитона (МФП) отбирали на равном расстоянии от поверхности воды (0,2 м) в корневой, центральной и мористой частях боковой грани буны. При камеральной обработке проб определяли видовой состав водорослей с учетом последних номенклатурных изменений (Зинова, 1967; Guiry, Guiry, 2018). Для описания видовой структуры рассчитывали коэффициент встречаемости ($R, \%$) и сходства видов по Жаккарду ($K_j, \%$), а для экологической – применяли шкалу А. А. Калугиной-Гутник, базирующуюся на данных о сроках вегетации водорослей, их встречаемости в Черном море, об их галобных и сапробных предпочтениях (Калугина-Гутник, 1975). С учетом значений коэффициента R виды делили на постоянные (с коэффициентом более 50 %), добавочные (менее 50 %, но более 25 %) и случайные (менее 25 %) (Дажо, 1975). Для оценки структуры ценозов применяли индекс видового разнообразия Шеннона (H), вычисленный по биомассе популяций, составляющих сообщество (Wilhm, 1968). По шкале Е. Л. Любарского, а также по индивидуальной фитомассе видов выявляли группы с разной степенью производственного доминирования (Розенберг, 2005). Для уточнения статуса некоторых видов рассчитывали индекс доминирования (Дажо, 1975). Данные по видовому составу применяли для расчета коэффициента Фельдмана и индекса Чени (Feldman, 1937; Cheney, 1977), позволяющие опосредованно оценить принадлежность исследованной флоры к той или иной географической зоне, а также степень эвтрофирования водоема.

Для выявления вариабельности отдельных характеристик сообщества вычисляли коэффициент вариации ($C_v, \%$) и с учетом его величины определяли степень изменчивости признаков по шкале Г. Н. Зайцева (1990). Статистическую обработку данных проводили на основе пакета программ STATISTICA 6.0. Различия считали достоверными при значимости $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика макрофитобентоса и макрофитоперифитона приоритетной территории «Форос – Алушта» и прилегающей акватории. Макрофитобентос. На естественном субстрате исследованных участков обитают 54 вида макроводорослей, относящихся к 33 родам, 23 семействам, 16 порядкам отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och), Rhodophyta (Rh). Видовое соотношение отделов (1 Ch : 1 Och : 2 Rh) свидетельствует о примерно равном вкладе Ch и Och в видовую структуру цистозивого фитоценоза, который вдвое меньше, чем у Rh. Соотношение таксонов всех рангов у Ch, Rh и ценоза в целом

совпадает (1 порядок : 1 семейство : 2 рода : 3 вида). Таксономический состав отделов одинаков только на уровне соотношения надвидовых таксонов. По числу видов лидируют *Ulva*, *Cladophora*, *Ceramium*, *Polysiphonia*, *Ulvaceae*, *Cladophoraceae*, *Corallinaceae*, *Ceramiaceae*, *Ulvales*, *Cladophorales*, *Corallinales*, *Ceramiales* (4–17 видов). Многовидовые роды объединяют 37 % идентифицированных видов и составляют 12 % всего родового разнообразия МФБ региона. Остальные роды – моновидовые.

Значение коэффициента Фельдмана (2,5) свидетельствует о тепловодном характере бентосной флоры в регионе, а величина индекса Чени (3,9) соответствует средней степени загрязнения морской среды.

Встречаемость бентосных видов имеет широкую амплитуду варьирования (20–100 %), свидетельствуя тем самым о высокой динамичности видового состава. Максимум встречаемости проявляют такие виды, как *Cystoseira barbata*, *C. crinita*, *Dyctiota fasciola*, *Sphacelaria cirrosa*, *Laurencia coronopus*, *Hydrolithon farinosum*, относящиеся к бурым и красным водорослям преимущественно морской, ведущей, многолетней и олигосапробной принадлежности (табл. 1).

Таблица 1
Состав и встречаемость видов в макрофитобентосе и макрофитоперифитоне
исследованной акватории

Вид	Встречаемость, %				
	Вдоль всего побережья	в МФП и МФБ		на ГТС	
		Профес- сорского уголка	поселка Малый Маяк	в Профес- сорском уголке	у поселка Малый Маяк
1	2	3	4	5	6
<i>Ulva intestinalis</i> L.	80	50	100		33
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	20	50			
<i>Ulva linza</i> L.	60	50			
<i>U. torta</i> (Mertens) Trevisan	40	50	50		
<i>U. rigida</i> C. Agardh	80	100		100	
<i>U. flexuosa</i> Wulfen	20				
<i>Bryopsis corymbosa</i> J. Agardh	20				
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (H. Bang ex C. Agardh)	60	100	50	66	66
<i>Cladophora vadorum</i> (Aresch.) Kütz.	20	50			
<i>C. albida</i> Kütz.	60	100	50	100	33
<i>C. laetevirens</i> (Dillwyn) Kütz.	60	50			
<i>C. sericea</i> (Hudson) Kütz.	20	50	50	33	33
<i>C. liniformis</i> Kütz.	40	50			
<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillwyn) Kütz.	40	50			
<i>Ch. linum</i> (O. F. Müll.) Kütz.	60	100	50	100	
<i>Cladostephus spongiosum</i> (Huds.) C. Agardh	80	100	100	100	100

Таблица I (Продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Sphacelaria cirrosa</i> (Roth) C. Agardh	100	100	100	66	100
<i>Sphaerocarbus nanus</i> (Nageli ex Kütz.)	20	50			
<i>Cystoseira crinita</i> Duby	100	100	100	33	66
<i>C. barbata</i> (Stackh.) C. Agardh	100	50	50		
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	20				
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kütz.) Hamel	20				
<i>Padina pavonica</i> (L.) Thivy	80	50	50		
<i>Corynophlaea</i> <i>umbellata</i> (C. Agardh) Kütz.	40		50		
<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) J. V. Lamour.	100	50	50		
<i>Eudesme virescens</i> (Carmichael ex Berkeley) J. Agardh	60		50		
<i>Spermothamnion</i> <i>strictum</i> (C. Agardh) Ardissonе	20	50	50	33	33
<i>Callithamnion</i> <i>corymbosum</i> (Smith) Lyngbye	40	50	100	100	66
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner)	60	100	100	66	33
<i>Ellisolandia elongata</i> (J. Ellis & Sol.) K. R. Hind	80	100	100	33	33
<i>Ceramium secundatum</i> Lyngbye	20				
<i>C. virgatum</i> Roth	60	100	50	33	33
<i>C. diaphanum</i> (Lightfoot) Roth	60	100	50	33	33
<i>C. ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluz.	80	50	50	33	
<i>Polysiphonia</i> <i>breviarticulata</i> (C. Agardh) Zanardini	40				
<i>P. denudata</i> (Dillwyn) Grev. ex Harv.	60	50		33	
<i>P. opaca</i> (C. Agardh) Moris & De Not.	40				
<i>P. elongata</i> (Huds.) Spreng.	20	50			
<i>Vertebrata subulifera</i> (C. Agardh) Kuntze	80	50	100		100
<i>V. fucoides</i> (Huds.) Kuntze	20				

Таблица 1 (Продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh	100	50	100		33
<i>L. obtusa</i> (Huds.) J. V.	60	50	50		33
<i>Hydrolithon farinosum</i> (J. V. Lamour.) Penrose	100	100	100	66	100
<i>Lomentaria clavellosa</i> (Lightf. ex Turner) Gaillon	20	50	50		33
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	40	100		33	
<i>Antithamnion cruciatum</i> (C. Agardh) Nägeli	20				
<i>Dasya baillouviana</i> (S. G. Gmel.) Mont.	20				
<i>Chondria capillaris</i> (Huds.) M. J. Wynne	20	50			
<i>Jania virgata</i> (Zanardini) Mont.	20				
<i>J. rubens</i> (L.) J. V. Lamour.	20	50			
<i>Dermocorynus dichotomus</i> (J. Agardh) Gargiulo	20				
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K. M. Drew	20	50			
<i>Lithophyllum cystoseirae</i> (Hauck) Heydrich	20				
<i>Melobesia membranacea</i> (Esper) J. V. Lamour.	20				
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turner) J. Agardh	-	50		33	
<i>Corallina officinalis</i> L.	-	50	50	66	66

Примечание к таблице. МФП – макрофитоперифитон; МФБ – макрофитобентос;
ГТС – гидротехническое сооружение.

В зависимости от уровня встречаемости видов фитобентос исследованных берегов состоит из 24 видов постоянной категории, 21 – случайной и остальных – добавочной. Постоянные виды создают основу существующего биоразнообразия прибрежной экосистемы, случайные же являются его потенциальным резервом в постоянно меняющихся условиях мелководья. Среди Ch и особенно Och превалируют виды с показателем встречаемости выше 50 %. Треть красных водорослей проявляют такую же встречаемость, но немало среди них и случайных видов (46 %). Вклад добавочных видов, как правило, не превышает 20 %.

Расчетные значения коэффициента Жаккара свидетельствуют о том, что только треть видов являются общими для фитоценозов пяти обследованных районов. Среди отделов особым локальным своеобразием отличается видовой состав Ch ($K_j=25\%$), чуть меньше различий у видовых комплексов Rh и только Och проявляет высокую степень видового сходства (44–100 %).

Общее число видов в разных районах изменяется от 16 до 38 таксонов. Лидером видового состава чаще является Rh и лишь иногда ему не уступает Och. Максимум видового разнообразия Ch, Rh и всего МФБ территориально приурочен к акваториям поселка Малореченское и Профессорского уголка. Виды Och равномерно распределяются по районам,

с чем связана низкая вариабельность числа их видов, которая по шкале Г. Н. Зайцева является «нижненормальной» ($C_v=12\%$). В пределах «нормы» изменяется общее число бентосных видов и видов красных водорослей, в отдельности. Для Ch характерна существенная разница крайних значений числа видов (1 и 12 видов) и «большая» по степени проявления пространственная изменчивость этого показателя ($C_v=73\%$). С учетом среднего числа видов отделы можно распределить следующим образом: Rh>Och>Ch.

Наибольшее относительное число видов характерно для МФБ поселка Малореченское и Профессорского уголка (70 %), в остальных районах показатель вдвое меньше. У бурых и красных водорослей относительное число видов между районами изменяется в пределах «нормы», у Ch – с ее превышением ($C_v=50\%$).

В целом, изменчивость относительного и абсолютного числа видов невелика и чаще соответствует «норме» для биологических признаков, а наибольшим видовым разнообразием характеризуется МФБ в районе Малореченского и Профессорского уголка.

МФБ в районах исследования состоит из видов 12 экологических групп из 13 известных для Черного моря (табл. 2). Встречаемость групп достаточно высокая: более половины их обнаружены на всех станциях ($R=100\%$), у остальных R ниже на 20 %. С учетом видового разнообразия абсолютными лидерами являются такие группы, как морская, ведущая и олигосапробная (по 47–100 % общего числа бентосных видов в пяти районах). К ключевым компонентам экологического состава следует отнести и однолетников, которым незначительно уступают многолетники. Экоспектр МФБ является полноценным и только в акватории поселка Малореченское он редуцирован за счет отсутствия солоноватоводных, солоноватоводно-морских, сопутствующих и полисапробных видов.

Набор ключевых экогрупп от района к району почти не трансформируется, а высокая доля их видов придает фитоценозу качественную однородность.

Заметное различие крайних значений абсолютного числа видов проявляют солоноватоводно-морская, ведущая, сопутствующая, однолетняя и мезосапробная группы. Для морской, ведущей, однолетней и олигосапробной групп характерен максимум среднего числа видов. Малым числом видов представлены индикаторы высокой степени распреснения и загрязнения водной среды.

Абсолютное число видов большинства групп варьирует в пространстве незначительно, в пределах биологической «нормы». По шкале Г. Н. Зайцева «значительным» колебаниям подвержен видовой состав полисапробионтов, однолетников и редких видов, еще существеннее изменения в солоноватоводно-морской, солоноватоводной, сопутствующей и мезосапробной группах. Относительно число видов разной экологической принадлежности, как и абсолютное, варьирует без превышения «нормы».

Суммарная фитомасса видов от района к району, в отличие от видового состава, колеблется в «большой» степени ($C_v=66\%$) и в среднем достигает 5 кг/м². «Большой» и «очень большой» типы изменчивости характерны для суммарной фитомассы видов каждого отдела. Средняя фитомасса Rh составляет около 10 % фитомассы ценоза. У Ch такой показатель вполовину меньше. В исследованном регионе бурые водоросли являются основными продуцентами и их доля в общей фитомассе составляет 85 %. Везде, кроме акватории поселка Малореченское, эти виды главенствуют по абсолютной, по относительной и по средней для районов фитомассе. Выявлено, что наиболее благоприятные условия для функционирования Ch складываются в прибрежье поселка Малый Маяк и Профессорского уголка, для Och – поселка Морское и для Rh – поселка Рыбачье. Группа видов с самой высокой абсолютной фитомассой включает *C. barbata*, *C. crinita* из Och, *U. rigida* из Ch и *Ceramium secundatum* из Rh. У первого из перечисленных видов самый высокий индекс доминирования.

Макрофитобентос на всех станциях, кроме поселка Малореченское, является по своей структуре монодоминантным, в акватории же поселка – полидоминантным. В первом случае на долю лидирующего продуцента приходится 41–67 % общей фитомассы, во втором – только 12 %. Виды цистозиры не являются абсолютными доминантами, поскольку в фитоценозах некоторых районов они функционируют в качестве содоминантов. Кроме них, к содоминантной группе относятся *Ceramium ciliatum*, *Ulva torta*, *Cladostephus spongiosum*. В

прибрежном фитоценозе поселка Малореченское явные лидеры отсутствуют, чему соответствует самый высокий по значению индекс Шеннона (3,99). На других участках он варьирует от 1,4 до 2,7. В системе производственного доминирования, сформированной с учетом шкалы Е. Л. Любарского, отсутствуют виды таких категорий, как субдоминанты и абсолютные доминанты, господствуют малозначимые виды, а доминантами в МФБ исследованной территории являются *C. crinita*, *C. barbata* (табл. 3).

Таблица 2
Экологический состав МФБ и его пространственная изменчивость

Группа	min – max	Территориальная приуроченность		$x \pm \sigma$	C_v	Тип изменчивости	R, %
		min	max				
Морская	16–22	Морское, Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское, Професорский уголок	18,0±3,0	16,7	«Нижне» нормальный	100
Солоновато- водно-морская	2–14	Малый Маяк	Малореченское	6,4±5,0	89,5	Очень большой	80
Солоновато- водная	1–2	Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское, Професорский уголок	1,2±0,7	70,0	Большой	80
Ведущая	14–22	Морское, Малый Маяк	Малореченское, Професорский уголок	18,0±3,0	22,0	«Нижне» нормальный	100
Сопутствующая	1–9	Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское	3,6±3,6	114,0	Аномально большой	80
Редкая	2–7	Морское	Малореченское	4,0±1,6	47,0	значительный	100
Многолетняя	7–13	Рыбачье, Малый Маяк	Малореченское, Професорский уголок	9,6±2,4	29,0	«Верхне» нормальный	100
Однолетняя	3–18	Морское	Малореченское, Професорский уголок	11,0±5,8	60,0	Значительный	100
Сезонная	4–7	Морское, Професорский уголок	Малореченское	5,2±1,1	25,0	«Верхне» нормальный	100
Олигосапробная	14–19	Морское, Рыбачье	Малореченское, Професорский уголок	16,0±2,0	15,0	«Нижне» нормальный	100
Мезосапробная	2–16	Морское, Малый Маяк	Малореченское	7,2±5,2	82,0	Большой	100
Полисапробная	2–4	Малый Маяк	Малореченское, Професорский уголок	2,6±1,5	64,0	Значительный	80

Примечание: $x \pm \sigma$ – среднее число видов \pm доверительный интервал, C_v – коэффициент вариации, R, % – коэффициент встречаемости.

Таблица 3

Система производственного доминирования в районах исследований
(степень доминирования видов, доля видов в %)

Степень доминирования видов	МФБ всех районов	Професорский уголок		Поселок Малый Маяк	
		МФП	МФБ	МФП	МФБ
Малозначимый	77,8	45	82	63	42
Второстепенный	18,5	20	12	16	37
Субдоминантный	-	35	3	10,5	16
Доминантный	3,7	-	-	10,5	-
Абсолютно доминантный	-	-	3	-	5

Примечания к таблице. МФП – макрофитоперифитон; МФБ – макрофитобентос.

Макрофитоперифитон. На искусственных сооружениях, размещенных в береговой зоне поселка Малый Маяк и Профессорского уголка, формируются альгоценозы, совместно включающие 25 видов 20 родов, 12 семейств, 9 порядков отделов Ch, Och и Rh. Видовое соотношение отделов (2 Ch : 1 Och : 3 Rh) свидетельствует о высоком вкладе красных водорослей в структуру флоры обрастания и низком – бурых. Перифитонные виды принадлежат к 12 экологическим группам, в числе которых доля морской, ведущей, многолетней, однолетней и олигосапробной групп составляет 40–68 % общего видового состава МФП двух районов. Наиболее выраженной качественной однородностью среди отделов отличается Och, поскольку все его представители являются морскими, многолетними, олигосапробными и преимущественно ведущими видами.

Сравнительная характеристика МФП и МФБ в прибрежной акватории Профессорского уголка. В состав МФБ данного района входят 33 вида: 12 Ch, 7 Och и 14 Rh. Их вклад в общую структуру МФБ исследованных участков приоритетной территории «Форос – Алушта» составляет 61 %. Сравнение таксономических пропорций трех отделов показало сходство их надвидовой части и полную аналогию соотношения у Och и Rh (2 вида : 2 рода : 1 семейство : 1 порядок). Среди отделов Ch характеризуется наибольшей видовой насыщенностью таксонов высокого ранга. Разнообразие надвидовых таксонов Rh вдвое – втрое выше, чем у других отделов. В группу ведущих по числу соподчиненных таксонов входят *Ulva*, *Cladophora*, *Ulvaceae*, *Cladophoraceae*, *Rhodomelaceae*, *Ulvales*, *Cladophorales*, *Ceramiales*. В целом, для данного района характерна многочисленность родов, представленных одним или двумя видами.

Экоспектр МФБ сложен видами 12 экогрупп, среди которых количественно (более 50 % видового состава) превалируют морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная группы.

Главными продуцентами в МФБ прибрежья Профессорского уголка являются виды Och, их суммарная фитомасса в десятки раз превышает таковую у других отделов. Среди бурых водорослей особенно выделяется *C. crinita*, доля которой в общей фитомассе ценоза составляет 67 %. Такой высокой производственной роли одного вида соответствует значение индекса Шенна (1,8), которое ниже его величины, средней для исследованных берегов (2,46).

В обрастании гидротехнического сооружения (ГТС) обнаружены 20 видов: 5 Ch, 3 Och и 12 Rh, что ниже уровня соответствующих показателей сообщества на естественном субстрате. Однако, доля участия Rh в сложении видовой структуры МФП здесь гораздо выше. Значения коэффициента Жаккара для обоих ценозов и входящих в них отделов иллюстрируют низкую степень их взаимного видового подобия.

Экологический анализ показал, что среди перифитонных водорослей наиболее многочисленны однолетние и олигосапробные виды, а в экоспектре отсутствует солоноватоводная группа.

Фитомасса видов на ГТС варьирует от 0,01 г/м⁻² у *Spermothamnion strictum* до 1329 г/м⁻² у *Cladophora albida*. Существенную роль в продукционном процессе выполняют и такие виды, как *U. rigida*, *Cladophoropsis membranacea*, *Ellisolandia elongata*, *Cladostephus spongiosum* и некоторые другие. Особенностью МФП прибрежной зоны Профессорского уголка является отсутствие видов доминантной и абсолютно доминантной категорий и примерно равный вклад малозначимых и субдоминантных видов. Такому разнообразию субдоминантных видов соответствует высокое значение индекса Шеннона (3,3).

На разном расстоянии от берега виды в обрастиании ГТС распределяются неравномерно. Их встречаемость имеет широкую амплитуду изменчивости (33–100 %). Только четверть видов встречаются на всех участках ГТС. Постоянная и добавочная группы, куда входят водоросли с высокой и средней по величине встречаемостью, характеризуются примерно одинаковой видовой насыщенностью. Больше всего перифитонных видов в ценозе и среди его Och и Rh сосредоточено в корневой части сооружения, где к тому же зафиксирована высокая степень доминирования второго из перечисленных отделов. Все отделы в равной мере представлены на центральном участке ГТС, тогда как на его мористой части Ch и Rh господствуют одновременно.

Попарное сопоставление видового состава на разноудаленных от берега участках ГТС показало его сильное различие на корневом и центральном участках ($K_j=26\%$) и менее выраженное – на корневом и мористом (47 %), центральном и мористом (40 %).

Встречаемость идентифицированных экогрупп на трех участках ГТС составляет 100 %. На каждом участке единоличными лидерами экологической структуры являются ведущие виды, доля которых возрастает от корневой части к мористой. Морские и олигосапробные виды наиболее характерны для центральной и мористой частей, вблизи берега наравне с ними доминируют солоноватоводно-морские и мезосапробные водоросли. Такое распределение указанных групп является отражением условий обитания водорослей вблизи берега и на удалении от него. Однолетники особенно полно представлены на участке, граничащем с берегом, многолетники – вдали от него. В центральной части обе группы обладают примерно равным числом видов. Очевидно, что при обрушении волн высокую гидродинамическую нагрузку несёт, прежде всего, корневая часть буны вследствие трансформации волн на мелководье. Здесь у водорослей выше вероятность подвергнуться осушению, сильнее оказывается механическое воздействие подвижного грунта. В таких условиях основную роль в формировании обрастиания выполняют коротковегетирующие виды.

На корневом участке ГТС общая фитомасса видов вдвое выше, чем на других, особенно по сравнению с центральным. Здесь же зафиксирована самая высокая фитомасса Ch и самая низкая у других отделов. В центральной части общая фитомасса видов почти вдвое меньше, чем вблизи берега. На этом участке основная роль в создании органического вещества принадлежит Och, тогда как у зеленых водорослей она сведена к минимуму. Общая фитомасса видов на мористом участке в 1,6 раза меньше, чем на корневом и чуть выше, чем на центральном. Ее основная часть сформирована за счет красных водорослей. Систематическое положение ключевых элементов системы продукционного доминирования на каждом участке не совпадает.

Сравнительная процедура, примененная для МФБ и МФП акватории Профессорского уголка, позволила выявить их сходство и различие. Общими чертами сообществ двух жизненных форм являются: примерно равное число видов Rh, одна и та же видовая пропорция Ch и Och, совпадающее соотношение надвидовых таксонов у обоих ценозов, а также у входящих в их состав Ch и Rh. Среди лидеров экологической структуры всегда присутствуют морские, ведущие и олигосапробные виды, а сам экоспектр достаточно однороден (52–67 %). Вместе с тем, на естественном субстрате вдвое выше видовое и родовое разнообразие Och, развивается больше видов Ch, за счет чего обеспечивается и более высокое общее видовое богатство МФБ. Суммарная фитомасса бентосных видов выше почти в два раза. МФП отличается более существенным вкладом видов Rh как в видовую структуру, так и в продукционный процесс. Здесь же почти втрое и вчетверо выше абсолютная и относительная фитомасса Ch, а помимо доминирующих однолетних и олигосапробных видов не менее

важным является участие многолетников и мезосапробионтов. О качественном своеобразии ценозов обеих форм свидетельствует тот факт, что одинаковых видов среди их Ch и Rh и в целом в сообществах менее трети. Видовой комплекс Och проявляет большее взаимное подобие, но и в этом случае разными остаются 57 % общего состава каждого из них. Выявлено несовпадение видового соотношения отделов и их представительства в системе ключевых таксонов: в МФП они принадлежат только Rh, в МФБ – ему же и Ch. В каждом ценозе имеются свои базовые виды-продуценты: на естественном субстрате это оба вида цистозирсы, на искусственном субстрате таких доминантов больше и все они из трех отделов, среди которых преобладает Ch. Экоспектр МФП, по сравнению с таковым у МФБ, является неполночленным в результате отсутствия солоноватоводной группы. Невысокое развитие на естественном субстрате получают индикаторы средней и высокой степеней распреснения и загрязнения среды.

Сравнительная характеристика МФП и МФБ в прибрежной акватории поселка Малый Маяк. На прибрежных валунах этого участка берега обнаружены 19 видов: 4 Ch, 8 Och и 7 Rh. Видовое соотношение отделов свидетельствует о равном вкладе бурых и красных водорослей в формирование видового состава МФБ. На МФБ поселка Малый Маяк приходится 35 % общего числа видов обследованной части крымских берегов. Таксономическое разнообразие Och здесь выше, чем у Ch. Богатство таксонов у Rh и Och хоть и различается, но несущественно. Относительно высокой видовой и родовой представленностью выделяется только Ceramiales, остальные таксоны включают один и реже два вида.

Экоспектр МФБ поселка Малый Маяк состоит из 12 групп, среди которых больше морских, ведущих, олигосапробных видов и представителей всех групп с разной продолжительностью жизни. Доля видов перечисленных групп часто превышает 70 %, что обеспечивает экологическую однородность прибрежного фитоценоза. Для него мало характерны индикаторы высокой степени распреснения и загрязнения водной среды, немного сопутствующих и редких видов.

Основными продуцентами здесь являются виды Och и, прежде всего, *C. barbata* (55,5 % общей фитомассы МФБ в районе исследования). Вклад видов других отделов крайне мал. Индекс видового разнообразия Шеннона соответствует его среднему для всех районов значению (2,4). Система продукционного доминирования состоит из равно господствующих малозначимых и второстепенных видов, из вдвое уступающей им группы субдоминантов и *C. barbata*, выполняющей функцию абсолютного доминанта.

Обрастание гидротехнического сооружения на данном участке включает 19 видов: 4 Ch, 3 Och и 12 Rh и тем самым напоминает сообщество перифитали в акватории Профессорского уголка. Видовое разнообразие красных водорослей вдвое выше, а бурых во столько же ниже, чем на естественном субстрате. Перифитонные водоросли относятся к 12 экогруппам и их большая часть представлена морскими, ведущими, однолетними и олигосапробными видами. На их долю приходится от 53 до 68 % всего видового состава в месте размещения ГТС. Средняя фитомасса видов варьирует от 0,005 у *S. strictum* и *Ceramium virgatum* и до 1000 г/м² у *C. spongiosum*. Важную роль в продукционном процессе выполняют *C. crinita*, *Gelidium crinale*, *E. elongata*, *C. officinalis*. В отличие от МФБ среди перифитонных водорослей поселка Малый Маяк отсутствуют абсолютные доминанты, доминантами являются *C. crinita* и *C. spongiosum*, а 63 % всего видового состава приходится на долю малозначимых видов с низкой относительной фитомассой.

Встречаемость видов на разных участках ГТС варьирует широко (33–100 %). Максимально высокая встречаемость характерна только двум видам (*Sphaerelaria cirrosa*, *C. spongiosum*). Все виды примерно поровну делятся между добавочной и постоянной группами. Пространственное распределение видов вдоль ГТС является равномерным. Однако в пределах каждого участка лидирующая позиция неизменно принадлежит Rh (50–64 % видового состава на ГТС).

Сравнение видового состава МФП на разных участках ГТС показало, что чуть более трети видов являются одинаковыми. В такой же степени подобны друг другу водоросли

корневой и мористой, центральной и мористой частей. Несколько больше сходных видов на таких смежных участках, как корневой и центральный (40 %).

Виды разных экологических предпочтений тоже достаточно равномерно распределяются на обследованной поверхности ГТС. Лишь небольшое снижение числа видов в направлении от суши к морю проявляют многолетники и полисапробионты. Большинство экогрупп имеют 100 % встречаемость, среди которых нет сезонных, мезо- и полисапробных, а также солоноватоводных видов. На всем протяжении ГТС экоспектры остаются неполночленными. Комплекс единолично доминирующих экогрупп на каждом участке непременно включает морские, ведущие, олигосапробные, много- или однолетние виды. В части экоспектра, образованной группами видов с разной продолжительностью жизни, такое доминирование нарушается за счет синхронного господства многолетников и однолетников в центре ГТС.

Средняя общая фитомасса видов Ch крайне мала и на ее долю приходится только 2 % фитомассы МФП. Эти же показатели у Rh во много раз выше. Основными продуцентами в составе МФП поселка Малый Маяк являются бурые водоросли и среди них *C. spongiosum* и *C. crinita*. Среди красных водорослей по уровню продуцируемой фитомассы выделяются *E. elongata* и *C officinalis*, среди зеленых – *Ulva intestinalis*. С учетом шкалы Е. Л. Любарского в МФП района исследований преобладают виды, малозначимые по относительной фитомассе, а виды других категорий представлены в несколько раз меньшей долей. Применение такой шкалы расширило представление о статусе *C. spongiosum* и *C. crinita* как доминантов не только среди бурых водорослей, но и во всем сообществе. В системе производственного доминирования у МФП акватории поселка Малый Маяк отсутствует категория «абсолютный доминант». Общая фитомасса видов МФП распределена вдоль ГТС относительно равномерно, поскольку зафиксированное превышение этого показателя на корневом и мористом участках по отношению к центральному составляет только 28 %. На первых двух участках главенствует Och, на мористом – Rh. При этом фитомасса и вклад видов Och в фитомассу МФП по мере удаления от берега снижаются, а у Rh увеличиваются. Высокой доле участия бурых водорослей в производственном процессе соответствует низкое значение индекса Шеннона (0,65).

МФП и МФБ прибрежной зоны поселка Малый Маяк проявляет как сходство, так и различие состава и структуры. Равными или близкими к таким являются общее число видов, абсолютное и относительное число видов Ch, сходная пропорция соподчиненных таксонов у ценозов в целом и в отдельности у входящих в их состав Ch и Och, близка к совпадению такая же пропорция у Rh. Все таксоны представлены небольшим числом соподчиненных элементов и только Corallinales и Ceramiales могут быть причислены к ведущим среди них. Экоспектр групп на обоих субстратах является полночленным, а высокая доля участия отдельных групп делает его еще и качественно однородным. Среди экологических лидеров обязательно присутствуют морские, ведущие, олигосапробные виды. В то же время в составе МФБ встречается вдвое больше представителей бурых водорослей, здесь выше фитомасса ценоза, его Och и особенно Ch. На искусственном субстрате обитает гораздо больше видов Rh, формирующих более высокую фитомассу. Отмечено несовпадение видовой пропорции отделов, а сходство состава Ch и Och в бентосе и перифитоне одного и того же района касается только трети видов (33 и 37 %). Более выраженную качественную аналогию проявляют видовые комплексы Rh (около 50 % общих видов). В целом, фитоценозы на обоих субстратах отличаются друг от друга на 60 %. На естественном субстрате из доминирующего комплекса выпадают сезонные виды, слабо представлены индикаторы средней и высокой степеней загрязнения и распреснения водной среды. Среди ключевых продуцентов в МФП встречаются представители всех отделов, в МФБ таковыми однозначно являются бурые водоросли и среди них – *C. barbata*.

Сравнительная характеристика МФП в акватории Профессорского уголка и поселка Малый Маяк. Для МФП двух районов характерно равное или близкое к нему видовое разнообразие и соотношение надвидовых таксонов каждого отдела и сообщества в целом, одинаковая видовая пропорция Och и Rh. Экологический состав МФП двух районов и его базовые группы во многом совпадают. В той или иной мере соблюдается тенденция

снижения видового разнообразия в направлении от суши к морю. Близка к совпадению средняя фитомасса всего ценоза и входящего в него Rh. Максимум фитомассы видов Ch одинаково приурочен к одному и тому же корневому участку ГТС. В системе производственного доминирования видов отсутствует категория «абсолютный доминант».

Вместе с тем на искусственном сооружении в прибрежной акватории Профессорского уголка развивается больше видов зеленых водорослей с более высоким уровнем производственных показателей. Здесь несколько выше видовая насыщенность соподчиненных таксонов и втрое больше субдоминантов. Обрастание ГТС поселка Малый Маяк отличается более высокой фитомассой бурых водорослей и большой долей участия малозначимых видов.

О качественном своеобразии МФП двух районов свидетельствуют те факты, что их видовой состав совпадает лишь наполовину, разным является перечень ведущих таксонов и ключевых производителей. Пространственные изменения фитомассы видов одного и того же отдела Rh носят противоположный характер, существуют различия в системе производственного доминирования и величине индекса Шеннона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гидроботанические исследования с применением сравнительной процедуры позволили определить особенности эколого-таксономического состава, встречаемости, производственных характеристик макроводорослей бентоса и перифитона ряда участков южного и юго-восточного побережья Крыма, включая акваторию приоритетной территории «Форос – Алушта». Таксономический состав макрофитобентоса представлен 54 видами, 33 родами, 23 семействами, 16 порядками Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. По всем таксономическим показателям доминирует Rhodophyta. В состав МФБ входят виды с высокой и средней встречаемостью. Видовой состав альгоценозов в обследованных районах совпадает на 30 %. Пространственная изменчивость числа видов соответствует «норме» для биологических признаков. Основу экологической структуры МФБ составляют морские, ведущие и олигосапробные виды. Фитомасса видов в пространстве колеблется в широких пределах, а основными производителями являются виды Ochrophyta.

На береговых искусственных сооружениях формируются альгоценозы, включающие 25 видов 20 родов, 12 семейств, 9 порядков Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. Видовое соотношение отделов свидетельствует о высоком вкладе красных водорослей в структуру флоры обрастания и низком – бурых. Перифитонные виды входят в состав 12 экологических групп, среди которых доля морской, ведущей, многолетней, однолетней и олигосапробной групп составляет 40–68 %.

МФП в разных районах обладает сходным видовым разнообразием, доминированием одних и тех же экологических групп, одинаковым соотношением надвидовых таксонов и равными производственными показателями всего альгоценоза обрастания и входящего в его состав Rhodophyta. В каждом районе одинаково соблюдается тенденция снижения видового разнообразия обрастания гидротехнического сооружения в направлении от суши к морю. При этом видовой состав макрофитоперифитона в разных районах совпадает только наполовину, неодинаковым является перечень базовых таксонов и ключевых производителей, существуют различия в системе производственного доминирования и величине индекса Шеннона.

Выявленные черты сходства и различия МФП и МФБ в каждом районе, только МФП в разных районах свидетельствуют об объективном существовании сообществ двух жизненных форм, но с единым генезисом и взаимодополняющими функциями поддержания существующего и резервного биоразнообразия прибрежной экосистемы.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН ИМБИ. № ААА-А18-118021350003-6 «Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса».

Список литературы

- Белич Т. В., Садогурская С. А. Садогурский С. Е. Предварительные данные об альгофлоре прибрежного аквального комплекса между селами Солнечногорское и Малореченское (Крым) // Бюллетень ГНБС. – 2014. – Вып. 13. – С. 17–23.
- Белич Т. В., Садогурский С. Е., Садогурская С. А. Мониторинг макрофитобентоса морской псевдолиторали в районе г. Алушта // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XIV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2. (г. Киров, 5–8 декабря 2016 г.). – Киров: ООО «Изд-во «Радуга-ПРЕСС», 2016. – С. 164–165.
- Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму. Результаты программы «Оценка необходимости сохранения биоразнообразия в Крыму». – Вашингтон: BSP, 1999. – 257 с.
- Дажо Р. Основы экологии. – М.: Изд-во Прогресс, 1975. – 245 с.
- Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М: Наука, 1990. – 296 с.
- Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Изд-во «Наука», М-Л., 1967. – 397 с.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Черноморская донная растительность «Прибрежного аквального комплекса у мыса Плака» // Материалы международной научной конференции и УП Школы по морской биологии «Современные проблемы альгологии (9–13 июня 2008 г., Ростов-на-Дону). – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. – С. 140–141.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макроводоросли бентоса и перифитона бухты Ласпи (Черное море) // Заповідна справа в Україні. – 2009. – Т. 15, вып. 2. – С. 50–56.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макроальгообрастане твердых субстратов в прибрежье заповедника «Мыс Мартыян» (Черное море) // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона: Материалы V Международной конференции, 8–9 октября 2009 г., Керчь, ЮГНИРО. – Керчь: Изд-во ЮГНИРО, 2010а. – С. 74–80.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Структура и динамика макрофитоперифитона и макрофитобентоса заповедника «Мыс Мартыян» (Черное море) // Экология моря. – 2010б. – Вып. 80. Специальный. – С. 51–58.
- Калугина-Гутник А. А. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. – 1969. – С. 105–113.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря – К.: Наукова 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.
- Маслов И. И. Группировки водорослей-макрофитов на гидротехнических сооружениях Южного берега Крыма // Труды Никитского ботанического сада. – Ялта, 1988. – Т. 104. – С. 93–103.
- Маслов И. И., Соколовский С. С. Мониторинг макрофитобентоса в природном заповеднике «Мыс Мартыян» // Сборник научных трудов ГНБС. – 2004. – Т. 123. – С. 85–92.
- Маслов И. И. Анnotatedный список морского макрофитобентоса природного заповедника «Мыс Мартыян» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыян». – 2011. – Вып. 2. – С. 62–71.
- Плугатарь Ю. В., Багрикова Н. А., Белич Т. В., Костин С. Ю., Крайнюк Е. С., Маслов И. И., Садогурский С. Е., Садогурская С. А., Саркина И. С. Природный заповедник «Мыс Мартыян». 2-ое издание, исправленное и дополненное. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. – 104 с.
- Распоряжение Совета министров Республики Крым «Об утверждении Перечня особо охраняемых природных территорий регионального значения Республики Крым (с изменениями на 12 декабря 2018 года)» от 12 декабря 2018 № 69-р.
- Розенберг Г. С. Количественные методы экологии и гидробиологии // Сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – 404 с.
- Садогурский С. Е. Макрофитобентос у побережья ботанического заказника «Канака»: современное состояние и пути сохранения (Черное море) // Заповідна справа в Україні. – 2009. – Т. 15. – Вип. 1. – С. 31–37.
- Cheney D. T. R+C/P – a new and improved ratio for comparing seaweed flora // Journal of Phycology. 1977. Vol. 13, N 2. – 129 p.
- Feldmann J. Recherches sur la végétation mariner de la Méditerranée. La côte des Alberes // Rev. algol. – 1937. – Vol. – 10. – P. 1–339.
- Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway – http://www.algaebase.org. – Accessed 15.06. 2019.
- Wilhm J. L. Use of biomass units in shannon's formula // Ecology. – 1968. – Vol. 49, N 1. – P. 153–156.

Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Macrophytobentos and macrophytoperiphyton of the Foros-Alushta priority territory and the adjacent water area (the Black Sea) // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 45–58.

The species composition, ecological and taxonomic structures, quantitative characteristics and spatial dynamics of macrophytobenthos and macrophytoperiphyton of the Foros-Alushta priority area with the adjacent Black Sea water area were studied. The taxonomic composition of macrophytobenthos is represented by 54 species, 33 genera, 23 families, 16 orders of Chlorophyta, Ochrophyta and Rhodophyta. Rhodophyta dominates by all taxonomic indicators. The composition of macrophytobenthos includes species with high and medium occurrences. The species composition of algocenoses in the surveyed areas coincides by 30 %. The spatial variability of the number of species for biological properties corresponds to the "norm". The basis of the ecological structure of macrophytobenthos are marine, leading and oligosaprobic species. The phytomass of species in space varies in wide ranges, and the main producers are Ochrophyt species. Algocenoses, including 25 species of 20 genera, 12 families, 9 orders of Chlorophyta, Ochrophyta and Rhodophyta, are formed on coastal artificial structures. The species ratio of divisions indicates a high contribution of red algae to the structure of the fouling flora and low contribution of brown algae. Periphyton species belong to 12 ecological groups, among which the fraction of marine, leading, perennial, annual, and oligosaprobic groups is 40, equals to 68 %. Macrophytoprimary in different areas has a similar species diversity, the dominance of the same ecological groups, the same ratio of supraspecific taxa and equal production indicators of the total algal cenosis of fouling and its constituent Rhodophyta. In each area, there is a trend of decreasing species diversity in the direction from land to sea. At the same time, the species composition of the macrophytoperiphyton in different areas coincides only by one half, the list of basic taxons and key producers is different, there are differences in the system of production dominance and the value of the Shannon index.

Key words: macrophytobenthos, macrophytoperiphyton, occurrence, ecological and taxonomic composition, phytomass, variability, spatial dynamics, Crimea, the Black Sea.

Поступила в редакцию 09.07.19

Эколого-географическая специфика растительных инвазий в условиях Среднерусской лесостепи

Лепешкина Л. А.

Воронежский государственный университет
Воронеж, Россия
lilez1980@mail.ru

Изучены эколого-географические особенности растительных инвазий в условиях Среднерусской лесостепи. Исследования проводятся с 2002 года. Данные обобщены в контексте эколого-географического (биогеографического) подхода и выделены основные тенденции фитоинвазий в регионе. Инвазионный компонент флоры характеризуется высоким разнообразием североамериканских элементов (31 вид, 40,8 %), из них многие виды уже давно сформировали вторичный европейско-североамериканский (13 видов, 17,1 %), голарктический (11 видов, 14,5 %) и космополитный (8 видов, 10,5 %) ареалы. Высокой видовой насыщенностью отличается семейство *Asteraceae* (19 видов (25,0 %)). Группы инвазионных видов по типу заноса практически равнозначны. Эргазиофиты (преднамеренно занесенные растения) – 32 вида (42,1 %), ксенофиты (случайные «пришельцы») – 36 видов (47,4 %), смешанный тип заноса (ксено/эргазиофиты, эргазио/ксенофиты) имеют 8 видов (10,5 %). Инвазионный компонент флоры Среднерусской лесостепи характеризуется как мезофитный, лесостепной, евразиатско-североамериканский с преобладанием монокарпических биоморф. Установлена высокая насыщенность инвазионными видами сообществ широколиственных (20–6,3 %), смешанных (25–33,0 %), сосновых (23–30,3 %) лесов, луговых степей (20–26,3 %), пойменных лугов (19–25,0 %) и прибрежных местообитаний (19–25,0 %). Анализ встречаемости 49 инвазионных видов в сообществах Среднерусской лесостепи определил приуроченность 27 видов к опушечно-лугово-степным и 22 видов к опушечно-лесным местообитаниям. На территории Среднерусской лесостепи зональный тип вторичного ареала характерен для 11 видов ксенофитов. Долготные (с запада на восток) тренды расселения отмечены у 5 видов. Установлено, что в пределах региона география вторичного ареала имеет сплошной характер у 18 инвазионных видов растений. Тенденцию к равномерному расселению по всей территории исследования проявляют более 20 инвазионных видов.

Ключевые слова: инвазионные виды, чужеродные виды, растительные инвазии, флора, Среднерусская лесостепь.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время мировое сообщество признает глобальный характер проблемы биологического загрязнения и считает инвазии чужеродных видов растений одной из угроз биоразнообразию, естественным аборигенным экосистемам, устойчивости биологических ресурсов и здоровью людей (Виноградова и др., 2010). В России активизация исследований по проблеме биологических инвазий приходится на последние 4 десятилетия.

Фитоинвазии становятся закономерным явлением высокоосвоенных и заповедных территорий. В трансформированной окружающей среде формируются неустойчивые природно-антропогенные системы с коренными изменениями флоры и растительности. Инвазии чужеродных видов в нативные экосистемы представляют серьезную угрозу биоразнообразию, экономике регионов и целых стран, выступают в качестве ключевой экологической проблемы цивилизации (Виноградова, 1992; Тишков, 2012; Лепешкина и др., 2016). В связи с этим, актуальны исследования эколого-географических особенностей растительных инвазий в экосистемы отдельных биомов (Starodubtseva et al., 2017; Лепешкина, Клевцова, 2018).

Основная цель исследования – выявить эколого-географические особенности растительных инвазий в условиях Среднерусской лесостепи. Задачи исследования: дать общую характеристику инвазионного компонента флоры Среднерусской лесостепи; установить особенности расселения инвазионных растений в зональных, азональных и

интразональных сообществах региона; провести анализ встречаемости инвазионных видов в сообществах Среднерусской лесостепи; определить тенденции распространения чужеродных видов по широтному и долготному градиентам в регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общая характеристика района исследования. Территория исследования рассматривается нами согласно ландшафтным представлениям Ф. И. Милькова (Мильков, 1966), который обосновал существование особой ассоциации двух смежных лесостепных провинций, названную им Среднерусской лесостепью. Ее границы территориально практически совпадают с Центральным Черноземьем. Западную часть Среднерусской лесостепи занимает одноименная возвышенность, восточную – Окско-Донская низменная равнина.

Территория Среднерусской лесостепи характеризуется высокой антропогенной преобразованностью ландшафтов и «островизацией» зональной растительности (Михно, 2012). Здесь располагаются крупные центры интродукции растений. В северной лесостепи это государственное научное учреждение Шатиловская сельскохозяйственная опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института зернобобовых и крупяных культур (ГНУ Шатиловская СХОС ВНИИ ЗБК), типичной лесостепи – Федеральное государственное унитарное предприятие лесостепная опытно-селекционная станция (ФГУП ЛОСС), ботанический сад им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета и южной – ботанический сад Белгородского государственного университета. История лесомелиоративных работ в регионе охватывает практически 100-летний период (Лепешкина и др., 2016).

Объектами исследования явились лесные, луговые и лугово-степные растительные сообщества естественного и естественно-антропогенного происхождения, находящиеся в условиях различных режимов природопользования. Именно они выполняют средообразующую и средостабилизирующую роль в ландшафтах региона. Ключевые объекты *северной лесостепи*: лугово-степные склоны балок, смешанные и широколиственные леса Новодеревеньковского и Краснозоренского районов Орловской области; известняковые обнажения в долине реки Любовша Орловской области; *типичной лесостепи*: лугово-степные склоны балок Задонского района Липецкой области, Усманский бор в пределах Липецкой и Воронежской областей, карьеры по добыче строительного сырья Семилукского района, ландшафты озер-стариц в пойме реки Дон Хохольского района, кальцефитные степи Хохольского, Нижнедевицкого, Острогожского районов, пойменные леса и луга в долинах рек Ворона и Хопер Борисоглебского района Воронежской области, черноольховые леса поймы рек Усмань и Воронеж, антропогенно-трансформированные луговые степи, нагорные, байрачные и пойменные дубравы городского округа города Воронежа; *южной лесостепи*: ковыльные и кальцефитные степи Богучарского района, пойменные ландшафты реки Дон в окрестностях горы Богучар Воронежской области.

Материалы и методы. Особенности фитоинвазий в регионе рассматривали на примере группы успешно расселяющихся чужеродных видов растений. Специфику инвазионных процессов изучали в различных типах зональных, азональных и интразональных сообществ лесостепи, которые характеризуются различными геохимическими и климатическими показателями. Изменение видового разнообразия инвазионного компонента флоры вдоль широтного и долготного градиента изучали на уровне локальных флор. Полевые исследования проводили маршрутно-стационарным методом. Выполнено 693 полных геоботанических описания ключевых объектов по общепринятой методике. Полученные данные обрабатывали в программе *Microsoft Excel*. Для оценки степени натурализации и инвазионного статуса чужеродных растений использовали материалы «Черной книги» (Виноградова и др., 2010). Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (Черепанов, 1995).

Уточнение особенностей распространения инвазионных растений проводили по региональным флористическим сводкам (Цвелеев, 1988; Александрова и др., 1996; Григорьевская и др., 2004; Еленевский и др., 2004; Полуянов, 2005; Лепешкина, 2007; Сухоруков и др., 2010) и материалам крупных гербарных фондов: MOSP – Гербарий Московского педагогического государственного университета; MW – Гербарий им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета; VORG – гербарий факультета географии, геоэкологии и туризма ВГУ; VOR – гербарий Воронежского госуниверситета; VORB – гербарий Ботанического сада Воронежского государственного университета; ГЛПИ – Гербарий Липецкого государственного педагогического университета; КГУ – Гербарий кафедры ботаники Курского государственного университета; ЦЧЗ – Гербарий Центрально-Черноземного государственного заповедника.

Анализ растительных сообществ по сходству инвазионного компонента и оценку фтоценотической приуроченности инвазионных видов проводили с использованием статистического пакета «STADIA».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика инвазионного компонента флоры Среднерусской лесостепи.

Современный состав чужеродного компонента флоры Среднерусской лесостепи насчитывает более 500 видов. Среди них статус инвазионных растений имеют 76 видов: *Elodea canadensis* Michx., *Wolfia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm., (1) *Juncus tenuis* Willd., (2) *Arrhenatherum elatius* (L.) J. & C. Presl, (3) *Bromus squarrosus* L., (4) *Hordeum jubatum* L., (5) *Lolium perenne* L., *Setaria rupestris* (Steud.) Henrard ex Nakai, (6) *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf., (7) *Phragmites altissimus* (Berth.) Nabille, (8) *Typha laxmannii* Lepech., (9) *Acer negundo* L., *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., (10) *Chaerophyllum aureum* L., (11) *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Acroptilon repens* (L.) DC., *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L., (12) *Aster x salignus* Willd., (13) *Bidens frondosa* L., (14) *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake, (15) *G. parviflora* Cav., (16) *Helianthus tuberosus* L., *Lactuca serriola* L., *L. tatarica* (L.) C. A. Mey., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., (17) *Phalacroloma annuum* (L.) Dumort., *Senecio vernalis* Waldst. & Kit., *S. viscosus* L., (18) *Solidago canadensis* L., *S. gigantea* Ait., (19) *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz, (20) *Impatiens glandulifera* Royle, (21) *I. parviflora* DC., (22) *Berberis vulgaris* L., *Mahonia aquifolia* (Pursh) Nutt., (23) *Armoracia rusticana* Gaertn., (24) *Bunias orientalis* L., (25) *Cardaria draba* (L.) Desv., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Sisymbrium volgense* Bieb. ex Fourn., (26) *Lonicera tatarica* L., (27) *Saponaria officinalis* L., *Silene dichotoma* Ehrh., *Atriplex oblongifolia* Waldst. & Kit., *A. tatarica* L., (28) *Swida alba* (L.) Opiz, *Bryonia alba* L., (29) *Echinocystis lobata* Torr. et Gray, (30) *Cuscuta campestris* Yuncker, (31) *Elaeagnus angustifolia* L., (32) *Hippophaë rhamnoides* L., (33) *Caragana arborescens* Lam., (34) *Lupinus polyphyllus* Lindl., (35) *Robinia pseudoacacia* L., (36) *Quercus rubra* L., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl., (37) *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., (38) *Ligustrum vulgare* L., (39) *Syringa vulgaris* L., (40) *Epilobium ciliatum* Rafin., (41) *E. pseudorubescens* A. Scovorts., (42) *Oenothera biennis* L., (43) *Xanthoxalis fontana* (Bunge) Holub, *Portulaca oleracea* L., (44) *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, (45) *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Sambucus ebulus* L., *S. nigra* L., (46) *S. racemosa* L., (47) *Ulmus pumila* L., (48) *Viburnum lantana* L., (49) *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.

Флора Среднерусской лесостепи насчитывает около 2200 видов, а степень ее инвазивности (доля инвазионного компонента от сводной флоры) в среднем составляет 4,5 % и изменяется в пределах от 3,5 % в южных регионах до 5,4 % в центральных. Биогеографически инвазионный компонент флоры характеризуется высоким разнообразием североамериканских элементов (31 вид, 40,8 %), из них многие виды уже давно сформировали вторичный европейско-североамериканский (13 видов, 17,1 %), голарктический (11 видов, 14,5 %) и космополитный (8 видов, 10,5 %) ареалы. Преимущественно европейское происхождение имеют 17 видов (22,4 %), выходцами из различных регионов Азии являются 15 видов (19,7 %). В составе инвазионного коспонента только один вид *Berberis vulgaris*

является аборигенным видом для южной лесостепи и чужеродным для более северных районов.

Высокой видовой насыщенностью отличается семейство *Asteraceae* (19 видов (25,0 %). Далее следуют *Poaceae* – 7 видов (9,2 %) и *Brassicaceae* – 5 видов (6,6 %). Остальные семейства насчитывают по 3, 2 и 1 виду. Жизненные формы инвазионных растений представлены древесно-кустарниковыми – 20 видов (26,3 %), многолетними – 22 вида (29,0 %) и монокарпическими – 34 вида (44,7 %) биоморфами. По отношению к фактору увлажнения доминируют типичные мезофиты – 46 видов (60,5 %). Согласно приуроченности инвазионных видов к различным типам местообитаний в регионе выделены основные фитоценотипы: лесной – 23 вида (30,3 %), степной – 14 видов (18,4 %) и луговой – 12 видов (15,8 %). Инвазионный компонент флоры Среднерусской лесостепи характеризуется как мезофитный, лесостепной, евразиатско-североамериканский с преобладанием монокарпических биоморф. Группы инвазионных видов по типу заноса практически равнозначны. Эргазиофиты (преднамеренно занесенные растения) – 32 вида (42,1 %), ксенофиты (случайные «пришельцы») – 36 видов (47,4 %), смешанный тип заноса (ксен/эргазиофиты, эргазио/ксенофиты) имеют 8 видов (10,5 %).

К группе «трансформеров» нами отнесены 26 видов (34,2 %). Их внедрение сопровождается снижением роли зональных видов-доминантов и (или) содоминантов в природных фитоценозах, в некоторых случаях они полностью сменяют аборигенные биоморфы. В растительных сообществах Среднерусской лесостепи наиболее успешными «трансформерами» являются 11 видов (14,5 %): *Arrhenatherum elatius*, *Acer negundo*, *Bidens frondosa*, *Impatiens parviflora*, *Echinocystis lobata*, *Lupinus polyphyllus*, *Robinia pseudoacacia*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Sambucus racemosa*, *Viburnum lantana*, *Parthenocissus quinquefolia*.

Инвазионные растения, расселяющиеся в нарушенных и естественных местообитаниях насчитывают 50 видов (65,8 %). Обычно они не выступают доминантами в природных сообществах региона и слагают разнотравье фитоценозов. В определенных условиях наблюдаются всплески их обилия, связанные с резкими изменениями экологических параметров местообитаний и дальнейшими сукцессиями. Например, после лесных пожаров 2010 года в пределах Усманского бора (территории Воронежского федерального заказника и Воронежского государственного природного биосферного заповедника) получили развитие сообщества пионерной стадии, где встречаемость (присутствие на учетных площадках) некоторых инвазионных видов (*Conyza canadensis*, *Lactuca serriola*, *Oenothera biennis*) возросла с 22,5 % до 75,2 %, а проективное покрытие на 1м² с 8,6 до 65,8 %.

Инвазионные виды растений в зональных, азональных и интразональных сообществах Среднерусской лесостепи. Процессы фитоинвазий закономерны для региона и наблюдаются в сообществах пойменных лесов и лугов, коренных и производных боров и субборей, широколиственных и смешанных лесов, плакорных, склоновых луговых и кальцефитно-петрофитных степей.

Кластерный анализ фитоценозов по сходству инвазионного компонента (рис. 1) позволил сделать следующие выводы. Насыщенность инвазионными видами сообществ широколиственных (20 видов), смешанных (25 видов), сосновых (23 вида) лесов, луговых степей (20 видов), пойменных лугов (19 видов) и прибрежных местообитаний (19 видов) региона имеет практически равные количественные значения. В данных фитоценозах отмечены все виды инвазионного компонента флоры региона. Самые низкие значения по числу фитоинвазий имеют сообщества солонцовых западин (2 вида), ольшаников (4 вида), пойменных дубрав (7 видов), ксерофильных (8 видов) и кальцефитных (7 видов) степей. Анализ корреляции сообществ по составу инвазионного компонента позволяет выделить три основные их группы. К первой группе по сходству видового состава инвазивного компонента относятся кальцефитные, ксерофильные, лугово-степные и луговые сообщества. Во второй группе сообщества ольховых лесов, пойменных дубрав и прибрежных зон. Третью группу по сходству инвазионного компонента слагают фитоценозы широколиственных, смешанных и сосновых лесов.

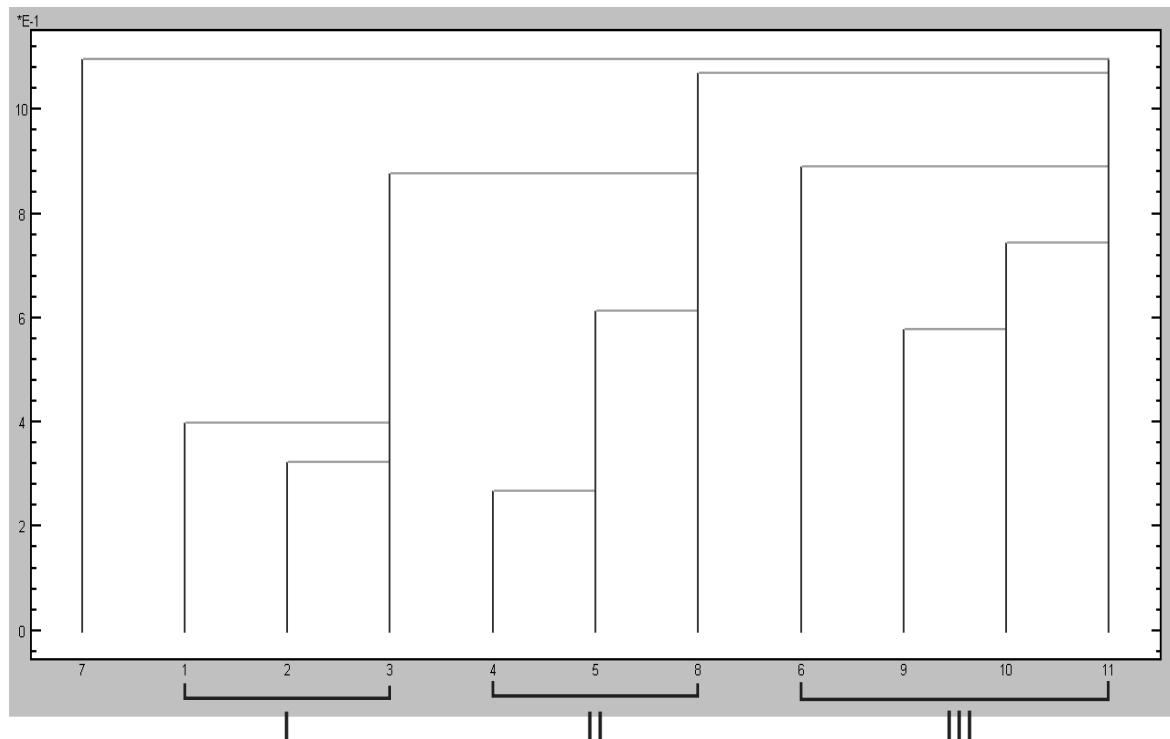


Рис. 1. Дендрограмма кластерных расстояний между растительными сообществами, построенные на основании данных видового разнообразия их инвазионных флор

I 1, 2, 3 – кальцефитные ксерофильные, лугово-степные и луговые сообщества; II 4, 5, 8 – сообщества ольховых лесов, пойменных дубрав и прибрежных зон; III 6, 9, 10, 11 – сообщества широколиственных, смешанных и сосновых лесов; 7 – сообщества солонцеватых западин.

Нами проанализирована встречаемость 49 инвазионных видов в сообществах Среднерусской лесостепи, с использованием нормальной корреляции. В результате получили дендрограмму кластерных расстояний между инвазионными видами (по их встречаемости) в типичных сообществах региона (рис. 2). Выявлено, что встречаемость 25 инвазионных видов ограничивается 1–4 типами сообществ. Например, *Phragmites altissimus* и *Turpha laxmannii* внедряются в сообщества солонцовых западин и побережий водоемов. *Amelanchier spicata* и *Swida alba* отмечены в лесных и лугово-степных сообществах. Для оставшихся 22 инвазионных видов характерен более широкий диапазон местообитаний. Они встречаются в различных типах лесных, луговых, лугово-степных и степных сообществ: *Lonicera tatarica*, *Elaeagnus angustifolia*, *Robinia pseudoacacia*, *Phalacroloma appium*, *Couza canadensis* и другие. Почти 67 % этих видов также участвуют в сложении сообществ вторичных местообитаний. Дендрограмма позволяет выделить две основные группы инвазионных видов согласно их фитоценотической приуроченности: опушечно-лугово-степную (27 видов) и опушечно-лесную (22 вида), которые практически равновелики по видовой насыщенности.

Для Среднерусской лесостепи наиболее инвазиабельными (насыщенными инвазионными видами) являются естественные и естественно-антропогенные урочища смешанных лесов, надпойменно-террасовых боров и суборей, байрачных и нагорных дубрав, прибрежных зон, пойменных лугов и луговых степей. Инвазиабельность экосистем является индикатором функциональной устойчивости растительных комплексов. Наиболее инвазиабельные сообщества отличаются наибольшей неорганизованностью распределения ресурсов местообитания между видами (Невский, Давиденко, 2007), то есть наличием неиспользованных ресурсов.

Несмотря на широкое распространение инвазионных видов, сохраняются устойчивые нативные сообщества, во флоре которых отсутствуют инвазионно опасные растения. На

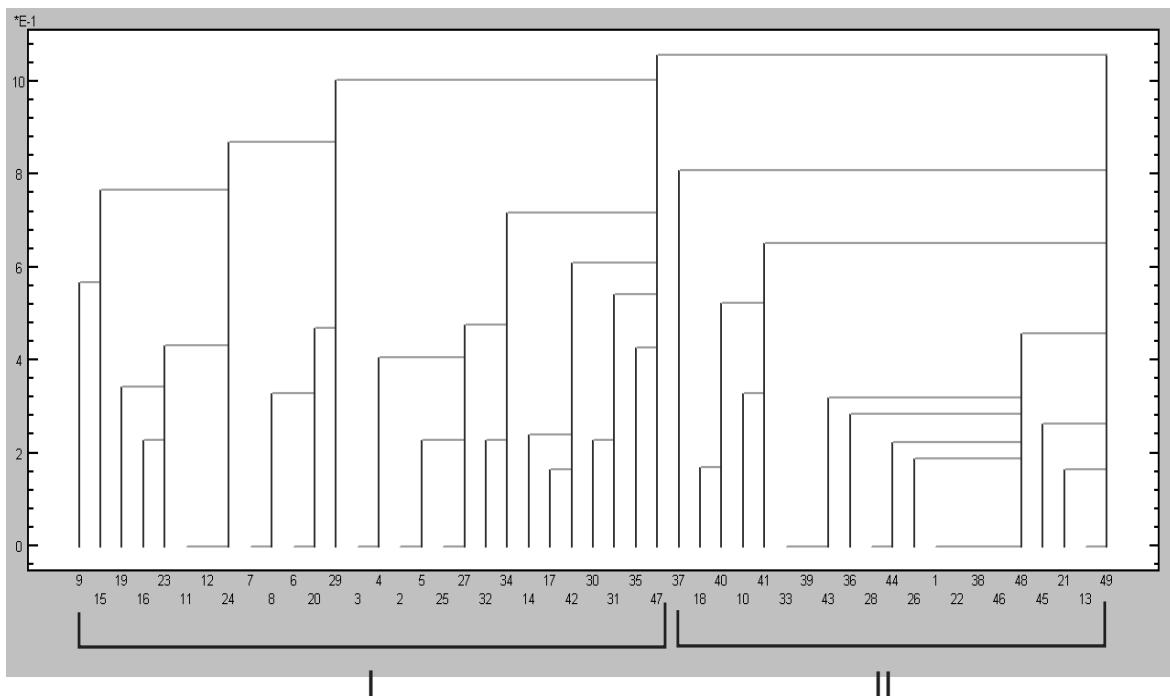


Рис. 2. Дендрограмма кластерных расстояний между инвазионными видами, построенная по данным их фитоценотической приуроченности

I – опушечно-лугово-степной инвазионный флористический комплекс; II – опушечно-лесной инвазионный флористический комплекс; номера на рисунке соответствуют нумерации инвазионных видов по тексту в круглых скобках.

территории Воронежской области к таким фитоценозам относятся кальцефитные сообщества меловых шатрообразных возвышенностей у села Липовка, меловых останцов и склонов у села Шестаково Бобровского района, села Козки Каменского района, села Михнево Нижнедевицкого района; меловых обнажений урочища «Майдан» Репьевского района, у села Писаревка и села Волоконовка Кантемировского района; сообщества ковыльных степей урочищ Шлепчино, Помяловская балка, Хрипунская степь Богучарского района и Краснянская степь Новохоперского района. Список урочищ, устойчивых к фитоинвазиям, далеко не полный. Для установления кадастра таких ландшафтов проводятся отдельные исследования в регионе.

Распространение и инвазионный статус чужеродных видов растений по широтному и долготному градиентам Среднерусской лесостепи. Анализ источников литературы показывает, что видовой состав инвазионных эргазиофитов практически полностью сформировался к середине XX века, что во много связано с приоритетными направлениями в фитомелиорации ландшафтов Среднерусской лесостепи и масштабными интродукционными работами конца IXX начала и середины XX веков. (Арбузова, 2002). Позднее многие интродуценты образовали консортивные связи с местными насекомыми-опылителями, видами орнитофауны и зоофауны, которые играют большую роль в распространении их диаспор (Стародубцева, 2011). В результате, инвазии эргазиофитов были предопределены успешным результатом интродукционного поиска с применением общезвестного метода климатических аналогов, разработанного и апробированного в ботанических учреждениях еще Советской России (Культисов, 1953; Кормилицин, 1964). Дальнейшее расселение натурализовавшихся адвентов из мест культивирования и становление их инвазионного статуса регулировали абиотические, биотические и антропогенные факторы.

Видовой состав инвазионного компонента флоры региона по широтному и долготному градиентам характеризуется достаточной сбалансированностью. Это подтверждают особенности пространственного варьирования разнообразия флоры инвазионных растений,

которая в количественном выражении видового разнообразия эргазиофитов и ксенофитов имеет близкие значения. В локальных флорах в пределах северной лесостепи выявлено 30 инвазионных эргазиофитов, типичной лесостепи – 31, южной лесостепи – 27 инвазионных эргазиофитов. Во флорах Среднерусской возвышенности (западная часть региона) и Окско-Донской низменной равнины (восточная часть региона) нами отмечено равное число эргазиофитов – по 31 виду.

Биогеография инвазий ксенофитов имеет свою специфику по широтному и долготному градиентам. Большую роль в расселении ксенофитов выполняют экологические коридоры – «территории, выполняющие преимущественно транспортные функции, т.е. представляющие собой основные магистрали вещественно-энергетического обмена между ядрами» (Дьяконов, Дончева, 2002). Такого рода транспортные функции на территории Среднерусской лесостепи выполняют долины рек и ручьев, овражно-балочная сеть, лесные полосы, брововые поля, лесные массивы, а также транспортная система железнодорожного и автомобильного сообщения. В частности железнодорожные местообитания позволяют многим южным и карантинным элементам флоры (*Ambrosia artemisiifolia*, *Cuscuta campestris*, *Atriplex tatarica*) проникать в более северные регионы. На территории Среднерусской лесостепи зональный тип вторичного ареала характерен для 11 видов ксенофитов. Причем с севера на юг распространяются *Juncus tenuis* и *Lepidium densiflorum*. С юга на север *Bromus squarrosus*, *Acroptilon repens*, *Senecio vernalis*, *Atriplex tatarica*, *Amaranthus albus*, *Cardaria draba*, *Sisymbrium volgense*, *Cuscuta campestris*.

Долготные (с запада на восток) тренды расселения отмечены у 5 видов: *Phalacroloma annuum*, *Senecio viscosus*, *Bunias orientalis*, *Silene dichotoma*, *Epilobium pseudorubescens*. В регионе эти виды более широко расселились в пределах Среднерусской возвышенности (западная часть лесостепи). В пределах Окско-Донской низменной равнины имеют спорадическое распространение. Миграционные потоки ксенофитов также выравнивают общий «инвазионный фон» региона, но именно в этой группе чужеродных видов более четко просматриваются различия по степени натурализации и инвазионному статусу в различных подзонах лесостепи.

Отмечено, что в пределах региона география вторичного ареала имеет сплошной характер у 18 инвазионных видов растений: *Elodea canadensis*, *Acer negundo*, *Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Bidens frondosa*, *Conysa canadensis*, *Cyclachaena xanthiiifolia*, *Galinsoga ciliata*, *G. parviflora*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Impatiens parviflora*, *Saponaria officinalis*, *Atriplex oblongifolia*, *Echinocystis lobata*, *Epilobium ciliatum*, *Oenothera biennis*, *Sambucus racemosa*. Тенденцию к равномерному расселению по всей территории исследования проявляют более 20 инвазионных видов. Например, *Portulaca oleracea* и *Atriplex tatarica*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Инвазионный компонент флоры Среднерусской лесостепи характеризуется как мезофитный, лесостепной, евразиатско-североамериканский с преобладанием монокарпических биоморф. Установлена высокая насыщенность инвазионными видами сообществ широколиственных (20 / 26,3 %), смешанных (25 / 33,0 %), сосновых (23 / 30,3 %) лесов, луговых степей (20 / 26,3 %), пойменных лугов (19 / 25,0 %) и прибрежных местообитаний (19 / 25,0 %). Группы инвазионных видов по типу заноса практически равнозначны. Эргазиофиты (преднамеренно занесенные растения) – 32 вида (42,1 %), ксенофиты (случайные «пришельцы») – 36 видов (47,4 %), смешанный тип заноса (ксен / эргазиофиты, эргазио / ксенофиты) имеют 8 видов (10,5 %).

Эколо-географическая специфика растительных инвазий в условиях Среднерусской лесостепи выражается в высоком сходстве инвазионных флор по широтному и долготному градиентам, а также в насыщенности инвазионными видами зональных и интразональных сообществ. Результаты проведенных исследований подтверждают зонально-региональное соответствие инвазионных видов, которые в пределах вторичного лесостепного ареала

сформировали две основные эколого-фитоценотические группы. Первая группа (27 видов) более ксерофильная и связана с опушечно-лугово-степными местообитаниями, вторая (22 вида) – более мезофильная и приурочена к опушечно-лесным экотопам. Выявлена тенденция расширения географии местонахождений в регионе более чем у 20 инвазионных видов. Сплошной характер вторичного ареала отмечен у 18 видов, зональный тип – у 11 ксенофитов, долготные тренды расселения – у 5 ксенофитов.

Результаты исследований являются основой для мониторинга инвазионного компонента флоры Среднерусской лесостепи и рационального использования растительных ресурсов Центрального Черноземья.

Список литературы

- Григорьевская А. Я., Стародубцева Е. А., Хлызова Н. Ю., Агафонов В. А. Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты. – Воронеж: ВГУ, 2004. – 320 с.
- Арбузова М. В. Древесные интродукенты в лесных фитоценозах заповедника «Лес на Ворскле» // Лесоведение. – 2002. – № 4. – С. 19–23.
- Виноградова Ю. К. Процессы микрэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: дис. ... на соиск. учен. степ. доктора биол. наук : спец. 03.00.05 Ботаника. – М., 1992. – 40 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун. Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – 512 с.
- Дьяконов К. Н., Дончева А. В. Экологическое проектирование и экспертиза: Учебник для вузов. – М.: Аспект Пресс, 2002. – 384 с.
- Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Чаадаева Н. Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). – М., 2004. – 120 с.
- Кормилицин А. М. Ботанико-географические закономерности в интродукции новых деревьев и кустарников на юге СССР // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1964. – Т. 37. – С. 37-56.
- Культиасов М. В. Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюллетень ГБС АН СССР. – 1953. – Вып. 15. – С. 24–39.
- Лепёшкина Л. А. Биogeографические закономерности формирования флоры Воронежского городского округа: дис. ... на соиск. учен. степ. канд. географ. наук: спец. 25.00.23 Физическая география и биогеография, география почв и геохимия ландшафтов. – Воронеж, 2007. – 24 с.
- Лепёшкина Л. А., Воронин А. А., Клевцова М. А. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в интродукционных центрах Центрального Черноземья. – Воронеж: Изд-во «Научная книга», 2016. – 57 с.
- Лепёшкина Л. А., Клевцова М. А. Эколого-ценотические аспекты изучения инвазионного компонента сообществ ольховых лесов // Лесной вестник / Forestry Bulletin. – 2018. – Том. 22, № 4. – С. 117–122.
- Мильков Ф. Н. Ландшафтная география и вопросы практики. – М.: Мысль, 1966. – 256 с.
- Михно В. Б. Ландшафтные особенности инсулярности дубрав Среднерусской лесостепи // Вестник Воронежского государственного университета. Серия География. Геоэкология. – 2012. – № 2. – С. 14–20.
- Невский С. А., Давиденко О. Н. Функциональная структура и устойчивость растительных сообществ нагорно-байрачных ландшафтных комплексов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2007. – Т. 9. – № 1. – С. 128–132.
- Сухоруков А. П., Баландин С. А., Агафонов В. А. и др. Определитель сосудистых растений Тамбовской области. – Тула, 2010. – 350 с.
- Полуянов А. В. Флора Курской области. – Курск, 2005. – 264 с.
- Стародубцева Е. А. Чужеродные виды растений на особо охраняемых территориях (на примере Воронежского биосферного заповедника) // Российский журнал биологических инвазий. – 2011. – № 3. – С. 36–39.
- Тишков А. А. Сукцессии растительности зональных экосистем: сравнительно-географический анализ, значение для сохранения и восстановления биоразнообразия // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1 (5). – С. 1387–1390.
- Александрова К. И., Казакова М. И., Новиков В. С. и др. Флора Липецкой области. – М., 1996. – 376 с.
- Цветев Н. Н. Флора Хоперского государственного заповедника. – Л.: Наука, 1988. – 191 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб., 1995. – 990 с.
- Starodubtseva E. A., Grigoryevskaya A. Ya., Lepeshkina L. A., Lisova O. S. Alien species in local floras of Voronezh region nature reserve fund (Russia) // Nature Conservation Research. – 2017. – Т. 2, N 4. – P. 53–77.

Lepeshkina L. A. Ecological and geographical features of vegetable invasions in the conditions of the Central Russian forest-steppe // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 59–67.

This study discusses the ecological and geographical features of plant invasions in the Central Russian forest-steppe. The studies have been conducted since 2002. The obtained data are summarized in the context of the ecological-geographical (biogeographic) approach. The main trends of phytoinvasions in the region are identified. The invasive component of the flora is characterized by high diversity of North American elements (31 species, 40.8 %), moreover, many species formed secondary European-North American (13 species, 17.1 %), Holarctic (11 species, 14.5 %) and cosmopolitan (8 species, 10.5 %) habitats. The *Asteraceae* family is characterized by high variety of species (19 species (25.0 %). Groups of invasive species are almost equal by the type of drift. Thirty-two species (42.1 %) are ergasiophytes (plants deliberately introduced to a region), 36 species (47.4 %) are xenophytes (random “aliens”) and 8 species (10.5 %) have mixed type of drift (xen / ergasiophytes, ergasio/xenophytes). The invasive component of the flora of the Central Russian forest-steppe is characterized as mesophytic, forest-steppe, Eurasian-North American with a predominance of monocarpic biomorphs. The research proves high saturation of communities of broad-leaved (20 / 26.3 %), mixed (25 / 33.0 %) and pine (23 / 30.3 %) forests, meadow steppes (20 / 26.3 %), floodplain meadows (19 / 25.0 %) and coastal habitats (19 / 25.0 %) with invasive species. The analysis of the occurrence of 49 invasive species in the communities of the Central Russian forest-steppe determines the confinement of 27 species to the edge-meadow-steppe and 22 species to the edge-forest habitats. The zonal type of secondary area is characteristic for 11 species of xenophytes. Longitude (from West to East) settlement trends are recorded for 5 species. It is substantiated that the geography of the secondary range has a continuous character for 18 invasive plant species within the region. More than 20 invasive species show a tendency to uniform distribution throughout the study area.

Key words: invasive species, alien species, vegetable invasions, flora, Central Russian forest-steppe.

Поступила в редакцию 18.09.19

УДК 582.998.2:581.93(470.51)

Некоторые особенности распространения *Solidago canadensis* в городах Удмуртской Республики

Колдомова Е. А., Науменко Н. И.

Удмуртский государственный университет
Ижевск, Удмуртская Республика, Россия
koldomovael@yandex.ru, naumenko-nik@yandex.ru

На сегодняшний день *Solidago canadensis* L. встречается в 15 из 25 административных районов республики. Первое место по сумме локальных мест регистрации вида занимает Ижевск (42 % от числа находок). В результате исследований, проведённых в административных границах городов Глазов, Воткинск, Можга, расположенных в разных частях Удмуртской Республики в 2017–2019 годы получены новые данные о 32 новых местах произрастания *S. canadensis* и 6 крупных очагах его инвазии. Впервые установлены GPS-координаты зарослей *S. canadensis*, образуемых в антропогенно нарушенных биотопах и площади, занимаемые ими. Согласно классификации типов городских местообитаний УР, разработанной О. Г. Барановой и Е. Н. Брагиной, *S. canadensis* чаще всего заселяет местообитания, относящиеся к типу антропогенно-трансформированных, реже естественные и полуестественные местообитания. На каждой из исследованных территорий нами был отмечен еще один инвазионный вид этого рода – *Solidago gigantea* Ait. Обычно он встречался как «беженец» из культуры в зонах частной застройки. Сведения о новых местах произрастания инвазионных видов, мониторинг состояния ранее выявленных местонахождений и изучение динамики расселения представляют интерес для уточнения современного статуса агрессивности этих видов в данном регионе. Выявление экологических особенностей произрастания имеет важное значение для оценки влияния различного рода факторов (например, антропогенной трансформации и климатических изменений) на состояние популяций этих видов растений.

Ключевые слова: растительные инвазии, *Solidago canadensis*, Удмуртская Республика, городские местообитания.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время невозможно представить ни одну региональную флору без адвентивного компонента. Среди адвентивных видов можно выделить группу инвазионных растений, для которых характерен активно идущий в настоящее и прошлое время процесс распространения и внедрения в естественные и модифицированные под воздействием хозяйственной деятельности растительные сообщества. Распространение и внедрение инвазионных видов приводит к значительному, а порой и критическому изменению как локальных (элементарных), так и региональных флор.

На территории Удмуртской Республики (УР) изучение динамики флоры начато достаточно давно; выявление и анализ адвентивного компонента флоры было предметом специального изучения; во многих флористических сводках имеются сведения об инвазионных видах растений (Пузырев, 1986, 1989; Туганаев, Пузырев, 1988; Баранова, 2006; Баранова, Пузырев, 2012). Из более 700 видов – кенофитов региональной флоры особого внимания заслуживает золотарник канадский (*Solidago canadensis* L.) (Черная книга флоры Удмуртской Республики, 2016). В соответствии с «Black-листом» инвазионных растений России в 21 регионе Европейской части, в 7 регионах Сибири и в Хабаровском крае на Дальнем Востоке его считают инвазионным растением («Black»-лист инвазионных растений России, 2015). По данным «Черных книг» флор Европейской России и Сибири золотарник канадский входит в число наиболее активных видов инвазионной фракции флор и для многих регионов является видом-трансформером (способным после вселения изменять фитоценозы, но не приводящим к полной смене их видового состава) (Черная книга флоры Средней России, 2010; Виноградова и др., 2011; Соколова, 2012; Панасенко, 2014; Стародубцева и др., 2014; Баранова, Брагина, 2015а; Абрамова, Голованов, 2016; Виноградова, Куприянов, 2016). Для

Свердловской области этот вид отнесен к 3 статусу (адвентивные виды, расселяющиеся и натурализующиеся в настоящее время в нарушенных местообитаниях, в ходе дальнейшей натурализации некоторых из которых смогут внедриться в полуестественные и естественные сообщества) (Третьякова, Куликов, 2014); в Курганской области этот адвентивный вид пока не относится к инвазионным, встречаясь исключительно в культуре или на нарушенных местообитаниях близ мест культивирования (Науменко, 2019). На территории УР *S. canadensis* встречается в разных типах растительных сообществ и отнесен к среднеагрессивным инвазионным видам (Черная книга флоры Удмуртской Республики, 2016).

Особый интерес в настоящее время представляют исследования, связанные с обнаружением новых мест произрастания, мониторингом состояния ранее выявленных местонахождений и изучением динамики расселения инвазионных видов на территории УР. Эти исследования позволяют получить данные, отражающие основные «очаги» инвазии изучаемого вида, что в дальнейшем позволит проводить спланированные мониторинговые исследования на территории региона, а также проводить целенаправленную и систематическую работу по борьбе с данным инвазионным видом.

Исследования, связанные с инвентаризацией и анализом состояния мест произрастания *S. canadensis*, проведенные нами на территории трёх городов, расположенных в разных частях УР, были выполнены с целью изучением динамики расселения этого инвазионного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили локальные очаги инвазии *S. canadensis*. Исследования осуществлялись детально-маршрутным методом с применением GPS-навигации в административных границах городов Глазов, Воткинск, Можга. Изучение распространения *S. canadensis* на территории Воткинска проводилось в сезоны 2017–2019 годов; в Глазове и Можге – в 2019 году. По отношению к городу Ижевску, как предполагаемому нами основному центру распространения изучаемого инвазионного вида (Географический атлас..., 2010; Удмуртская Республика, 2011), город Глазов расположен в северной части УР (в 180 км севернее Ижевска); Воткинск лежит в центральной части УР (в 52 км северо-западнее Ижевска); Можга расположена на юге УР (в 92 км юго-западнее Ижевска).

Исследования проводились по ходу 11 флористических маршрутов общей протяженностью 88,1 км. Учитывали степень встречаемости в пределах каждого маршрута (степень встречаемости оценивалась как низкая в случае регистрации от 1 до 10 особей; средняя – от 10 до 20; высокая – более 20 особей) и площади, занимаемые особями и группами особей *S. canadensis*. Под особью при учете степени встречаемости *S. canadensis*, как вегетативно размножающегося вида, по принятым в полевой геоботанике методикам мы понимаем отдельно стоящий парциальный куст (Серебряков, 1959; Понятовская, 1964), включающий один или несколько побегов, сближенных у основания. Сомкнутые группы особей фиксировались как заросли, наиболее крупные из которых достигали площади 50 м² и более. Полевые исследования на территории рассматриваемых городов велись со сбором гербарного материала, фотофиксацией и определением в полевых условиях географических координат при одновременной фиксации местонахождений особей *S. canadensis* посредством GPS – устройства LEX 626, процессор Helio X20 в операционной среде GPS (версия 1.12(14), license GPLv3+). Географические координаты обнаруженных мест произрастания определялись в соответствии с основными географическими азимутами в градусах и десятичных долях градуса с точностью до 10⁻⁶. При последующей камеральной обработке гербарной коллекции и фотоматериалов уточнялась правильность полевого определения и отслеживались зафиксированные точки находок на карте в программе *Google Map*.

Время появления вида на исследуемых территориях мы отмечали по датировке гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Удмуртского университета (UDU), а также анализа опубликованных материалов по флоре УР.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые на территории республики *S. canadensis* был обнаружен в окрестностях города Ижевска Т. П. Ефимовой на насыпи узкоколейной железной дороги (Ефимова, 1963). В 1972 году этот вид был включен в «Определитель растений Удмуртии», где указано, что *S. canadensis* распространяется по опушкам лесов в окрестностях города Ижевска и его расселение, вероятно, происходит из декоративных посадок (Ефимова, 1972). Нами выявлено 158 новых мест его произрастания в границах УР, в том числе 32 – в административных границах рассматриваемых городов. На сегодня *S. canadensis* встречается в 15 из 25 административных районов республики; по сумме локальных мест регистрации вида первое место занимает город Ижевск (42 % от числа находок) (рис. 1).

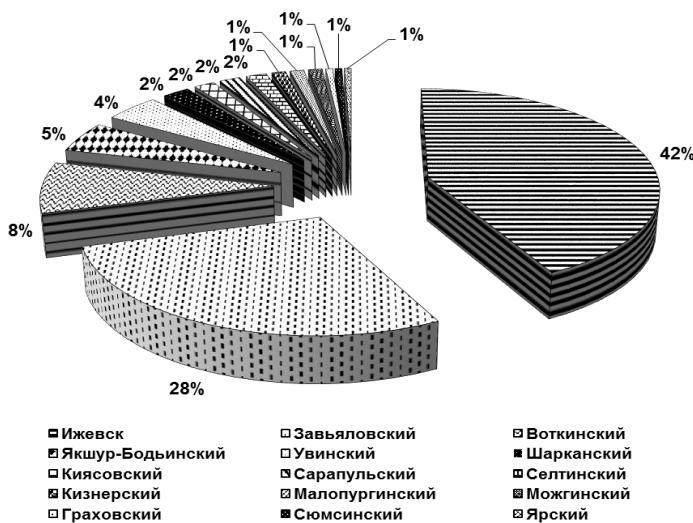


Рис. 1. Распределение находок из мест произрастания *Solidago canadensis* в границах административных районов Удмуртской Республики

При анализе гербарной коллекции Удмуртского университета выявлено только 2 гербарных образца *S. canadensis*, собранных на территории города Воткинск (на месте бывших садово-огородных участков и в зарослях ивы); для Можги этот вид представлен гербарными образцами из 5 местонахождений; в Глазове он прежде не собирался. При инвентаризации городских территорий нами зарегистрированы GPS-координаты 32 новых мест произрастания изучаемого вида, в том числе 6 крупных по занимаемой площади (свыше 50 м²) мест его произрастания. По результатам маршрутных исследований была составлена таблица, в которой отмечены координаты мест наиболее крупных зарослей золотарника канадского и площади, занимаемые ими (табл. 1). Средняя степень встречаемости *S. canadensis* отмечена на маршрутах в городе Можга (12 особей) и Воткинск (19); встречаемость вида на флористических маршрутах в Глазове оценивается как низкая (зарегистрирована 1 особь).

Таким образом, крупные заросли *S. canadensis* образует в районе Северного кладбища и садово-огородных массивов – район Плодопитомника Воткинска и на пустыре в Стеклозаводском районе Можги. Вдоль автомобильной трассы Воткинск-Ижевск (в том числе, в городской черте Воткинска) местами отмечаются линейно вытянутые заросли *S. canadensis*. Вероятно, основными путями его распространения могут служить автомобильные дороги, где перенос плодов-семянок осуществляется автомобильными покрышками или потоком воздушных масс, создаваемым автотранспортом. Кроме того, расселение этого вида осуществляется фрагментами корневищ с перемещением грунта при ремонте и строительстве дорог.

Вероятно, первоначальный занос и распространение *S. canadensis* на территории города Ижевск произошли ранее широкого расселения этого вида в границах УР: на это указывает тот факт, что в Ижевске *S. canadensis* образует наиболее крупные по занимаемой площади заросли по обочинам дорог, на пустырях, залежах, заброшенных садоогородных участках и землях, предназначенных для индивидуального жилищного строительства (ИЖС) (Колдомова, 2018).

На каждой из исследованных территорий нами был отмечен еще один адвентивный вид этого рода – *Solidago gigantea* Ait., оцениваемый для УР как потенциально инвазионный (Черная книга флоры Удмуртской Республики, 2016). Обычно он встречался как «беженец» из культуры в зонах частной застройки. Так, в городе Можга он отмечен на пустыре, на куче растительного мусора; в Воткинске несколько особей этого вида найдено на пустыре в составеrudеральной растительности возле гаражей по улице Садовникова; в Глазове вид отмечен между забором и проезжей частью улицы Павлова, а также на пустыре (заброшенном огороде) вдоль улицы Колхозная. Заметим, что все найденные нами особи *S. gigantea* встречаются, не смыкаясь и не образуя зарослей.

Таблица 1
Координаты крупных зарослей *Solidago canadensis*

Местонахождение	Местообитание	Координаты	Занимаемая площадь, м ²
Воткинск, улица Пугачёва, Северное кладбище	Кладбище	57.072217 с. ш. 54.037443 в. д.	1460,0
Воткинск, микрорайон Нефтеразведка, гаражный кооператив	Обочина грунтовой дороги	57.077487 с. ш. 54.015984 в. д.	459,2
Воткинск, район Плодопитомник, окрестности садово-огородных массивов	Обочина асфальтированной дороги	57.035139 с. ш. 53.913525 в. д.	180,1
Можга, Стеклозаводской район, между улицей Труда и Свердловским бульваром	По краю железной дороги	56.447286 с. ш. 52.224536 в. д.	1104,5
Можга, заезд Труда	Пустырь	56.448165 с. ш. 52.223214 в. д.	62,1
Можга, улица Железнодорожная, окрестности Леспромхоза	Пустырь	56.451670 с. ш. 52.248445 в. д.	135,3

Для структурирования полученных данных обнаруженных мест произрастания вида *S. canadensis* была использована классификация типов городских местообитаний разработанная для УР (Баранова, Бралгина, 2015б). Все местообитания были разделены на два типа (естественные и полуестественные со слабонарушенной растительностью; антропогенно-трансформированные с сильно измененной растительностью). Тип естественных и полуестественных местообитаний включает 7 классов, в которых выделены свои подклассы, характерные для каждого из них. При распределении местообитаний во втором типе каждое из них соотносили к одному из 9 классов. Из семи классов естественных и полуестественных местообитаний *S. canadensis* обнаружен в четырех.

Наиболее часто вид встречается в классе эрозионных местообитаний (12 находок), из которых вид наиболее характерен для дворовых территорий (на улицах и вдоль заборов). Также золотарник канадский часто встречается в классе коммуникационно-ленточных местообитаний (9 местонахождений). 4 местонахождения золотарника канадского относятся к классу сельскохозяйственных местообитаний – это территории сельскохозяйственных



Рис. 2. Обнаруженные места произрастания *Solidago gigantea*
a – Свердловский бульвар, Можга, 24.08.2019; b – улица Колхозная, пустырь возле школы №16, Глазов, 06.10.2019 (фото Е. А. Колдомова).

угодий, которые ранее были вовлечены в хозяйственную деятельность. Отдельные находки вида приурочены к свалочным местообитаниям и искусственным древесным насаждениям. Случай активного внедрения золотарника канадского в естественные сообщества редки: нами отмечено два местонахождения вида (по краю суходольного луга и на опушке смешанного леса) (табл. 2).

В каждом из городов в культурных посадках можно встретить данный вид, но его современного «ухода» из культуры не отмечено: все выявленные местонахождения вида оторваны от мест его культивирования. Следует отметить, что активной повсеместной вспышки очагов инвазии *S. canadensis* на территории трех рассматриваемых городов не наблюдается. Мы предполагаем, что образованию и слиянию очагов золотарника препятствует обработка территорий путем выкашивания травы, удаления растительности с придорожной полосы и так далее. На участках нарушенных территорий, где такие мероприятия не проводятся, наблюдаются монодоминантные заросли *S. canadensis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Solidago canadensis L. – это наиболее активный вид инвазионной фракции флор во многих регионах Европейской России, Урала и Сибири. На территории Удмуртской Республики встречается в 15 из 25 административных районов республики, где по числу находок на первом месте территории города Ижевск (42 % от числа находок).

В результате исследований, проведённых в административных границах городов Глазов, Воткинск, Можга, расположенных в разных частях Удмуртской Республики в 2017–2019 годах, получены новые данные о 32 новых местах произрастания *S. canadensis*, в том числе 6 мест его произрастания в составе крупных зарослей (площадью выше 50 м²) общей площадью 3401,2 м².

Впервые установлены GPS-координаты зарослей *S. canadensis*, образуемых в антропогенно нарушенных биотопах и площади, занимаемые ими. Согласно классификации типов городских местообитаний УР, разработанной О. Г. Барановой и Е. Н. Брагиной (2015б), *S. canadensis* чаще всего заселяет местообитания, относящиеся к типу антропогенно-трансформированных, реже естественные и полуестественные местообитания.

В каждом из рассматриваемых городов отмечен еще один адвентивный вид рода *Solidago* – *S. gigantea*. Обычно он встречается как «беженец» из культуры в зонах частной застройки, не формирует зарослей и оценивается для УР как потенциально инвазионный.

Таблица 2

Местообитания *Solidago canadensis* в исследуемых городах Удмуртской Республики

Категории местообитаний	Количество обнаруженных находок
Тип естественных и полуестественных местообитаний	
Класс луговых местообитаний	1
Подкласс суходольные	1
Класс лесных местообитаний	1
Подкласс смешанные леса	1
Тип антропогенно-трансформированных местообитаний	
Класс коммуникационно-ленточных местообитаний	9
Подклассы:	
Железнодорожные насыпи	3
Откосы насыпей автомобильных дорог	1
Придорожные канавы	2
Обочины автомобильных дорог	3
Класс эрозионных местообитаний	12
Подклассы:	
Дворовые (на улицах и вдоль заборов)	5
Строительные	3
Пустыри	3
Кладбища	1
Класс сельскохозяйственных местообитаний	4
Подкласс заброшенные сады и огорода	4
Класс искусственных древесных насаждений	2
Подкласс защитные лесополосы у дорог	2
Класс свалочных местообитаний	3
Подклассы:	
Кучи растительного мусора	2
Свалки	1

Благодарности. Авторы выражают признательность к. б. н. А. Н. Пузыреву (Удмуртский государственный университет) за дополнительные сведения о распространении *Solidago canadensis*.

Список литературы

«Black»-лист инвазионных растений России [Электронный ресурс] / Ю. К. Виноградова, Т. В. Акатова, О. А. Аненхонов [и др.] // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов = Problems of industrial botany in advanced industrial regions : материалы IV Междунар. конф. и отчетного заседания Раб. группы Проекта ПРООН-ГЭФ / Минприроды России по вопросам внедрения инновационных технологий в практику угледобывающих предприятий (Кемерово, 1-2 окт. 2015 г.) / ФГБУН Институт экологии человека [Отв. ред.: А. Н. Куприянов, С. А. Шейнфельд] – Кемерово, 2015. – С. 68–72.

Абрамова Л. М., Голованов Я. М. Инвазивные виды Республики Башкортостан: «черный список», библиография // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2016. – № 2. – С. 54–61.

Барanova О. Г. О распространении адвентивных растений в агрофитоценозах Удмуртской Республики // Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Матер. 3-ей Межд. науч. конф. – Ижевск, 2006. – С. 17–18.

Барanova О. Г., Брагина Е. Н. Инвазионные растения во флоре Удмуртской Республики // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2015а. – Вып. 2. – С. 31–36.

- Баранова О. Г., Брагина Е. Н. Классификация городских местообитаний городов Удмуртской Республики // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2015б. – Вып. 1. – С. 34–39.
- Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения): Монография. – М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012. – 212 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров, С. Р., Нотов, А. А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. – 292 с.
- Виноградова Ю. К., Куприянов А. Н. Черная книга флоры Сибири. – Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. – 400 с.
- Географический атлас Удмуртской Республики / [Ред. И. И. Рысин]. – Москва: Изд-во ДИК, 2010. – 40 с.
- Ефимова Т. П. Материалы к флоре Удмуртии: дис. ... канд. биол. наук. – Ижевск, 1963. – 246 с.
- Ефимова Т. П. Определитель растений Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия, 1972. – 224 с.
- Колдомова Е. А. *Solidago canadensis* L. (Asteraceae) в г. Ижевске [Электронный ресурс] – Огарёв-Online. – 2018. – № 8 (113). – Режим доступа: <http://journal.mrsu.ru/arts/solidago-canadensis-l-asteraceae-v-g-izhevske> (просмотрено 29.11.2019).
- Науменко Н.И. Культивируемые виды растений в составе флоры Южного Зауралья // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о земле – 2019. – Т. 29. – Вып. 2. – С.190–198.
- Панасенко Н. Н. Черный список флоры Брянской области // Российский журнал биологических инвазий. – 2014. – № 2. – С. 127–132.
- Понятовская В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. – М.–Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С.209–299.
- Пузырев А. Н. Новые сведения по адвентивной флоре Удмуртии // Ботанический журнал – 1986. – Т. 71, № 12. – С. 255–261.
- Пузырев А. Н. Новые и редкие адвентивные растения Удмуртии (по исследованиям 1981–1986 гг.) // Ботанический журнал. – 1989 – Т. 74, № 5. – С. 761–765.
- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки МГПИ им. В. П. Потемкина – 1959. – Т. 100, вып.5. – С.3–37.
- Соколова И. Г. Инвазивные виды Псковской области // Псковский регионологический журнал. – 2012. – № 14. – С. 97–102.
- Стародубцева Е. А., Морозова О. В., Григорьевская А. Я. Материалы к «Черной книге Воронежской области» // Российский журнал биологических инвазий – 2014. – № 2. – С. 13 –149.
- Третьякова А. С., Куликов П. В. Черный список флоры Свердловской области // XII Зыряновские чтения: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та. – 2014. – С. 222–223.
- Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. – Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. – 122 с.
- Удмуртская Республика: энциклопедический справочник / [Ред. Т. В. Воронова и др.] – Ижевск: Удмуртия, 2011. – 150 с.
- Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / [Ред. Ю. К. Виноградова]. – Москва: ГЕОС, 2010. – 494 с.
- Черная книга флоры Удмуртской Республики: монография / [Ред. О. Г. Баранова] – Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2016. – 68 с.

Koldomova E. A., Naumenko N. I. Some features of Solidago canadensis distribution in the cities of the Udmurt Republic // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 68–74.

At the moment, the *Solidago canadensis* L. is found in 15 of 25 districts of the Udmurt Republic (UR). Considering the sum of local places of species registration, the first place is taken by Izhevsk (42 % of the number of findings). The new data on 32 new places of growth of *S. canadensis* and 6 foci of its invasions were obtained as a result of studies in 2017–2019 in the cities of Glazov, Votkinsk, Mozhga, which are located in different parts of the Udmurt Republic. For the first time GPS coordinates of thickets of the *S. canadensis* and their areas were recorded. These thickets were formed in anthropogenically disturbed biotopes. According to the classification of urban habitat types of UR, developed by O. G. Baranova and E. N. Bralgin, *S. canadensis* most often populates anthropogenically transformed, rarely natural and semi-natural habitats. Another invasive species of this genus – *Solidago gigantea* Ait was also found at each studied territory. It was usually found as a «refugee» from culture at private development zones. Information about new habitats of invasive species, monitoring of previously identified locations and research dynamics of expansion are of interest in updating of current aggressiveness status of these species in the region. Identification of ecological features of growth is important for assessing the impact of various factors (for example, anthropogenic transformation and climate change) on the state of populations of these plant species.

Key words: plant invasions, cities of the Udmurt Republic, *Solidago canadensis*.

Поступила в редакцию 03.12.19

К биологии и экологии горчака ползучего (*Acroptilon repens*) на Южном Урале

Абрамова Л. М.¹, Мустафина А. Н.¹, Нурмиева С. В.², Голованов Я. М.¹

¹ Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН
Уфа, Республика Башкортостан, Россия
abramova.lm@mail.ru, alfverta@mail.ru, jaro1986@mail.ru

² Кумертауский филиал Оренбургского университета
Кумертау, Республика Башкортостан, Россия
svetlana.nurmieva.84@mail.ru

В статье приводятся сведения по биологии и экологии *Acroptilon repens* (L.) DC. – многолетнего корнеотпрыскового сорного растения из семейства Asteraceae, внесенного в перечень карантинных растений Российской Федерации. Цель работы – изучение биологических особенностей и параметров ценопопуляций (ЦП) опасного карантинного растения в новых условиях обитания в Республике Башкортостан в сравнении с ранее образовавшимися инвазионными ЦП Оренбургской области. На Южном Урале вид отнесен к категории потенциально инвазионных видов, поскольку появился недавно (в Республике Башкортостан первая находка вида – в 2013 году). В 2018 году в ходе экспедиционных выездов обследованы 3 локалитета инвазии *A. repens* (один – в Республике Башкортостан, и два – в Оренбургской области). Проведенные исследования показали, что максимум по высоте растений (47,9 см) и большинству других морфометрических показателей отмечен в ЦП Шкуновка, там же наблюдался и наибольший процент доли участия вида в сообществе (82,9 %). Наибольшее число побегов на 1 м² (31,3 шт.) выявлен в ЦП Кумертау. ЦП Дивнopolье и Шкуновка имеют близкие значения морфометрических параметров, а ЦП Кумертау отлична от ЦП Оренбургской области по большинству параметров. В двух ЦП Оренбургской области отмечено преобладание особей высшего класса виталитета, они отнесены к категории процветающих, а ЦП Кумертау – депрессивная. Дискриминантный анализ показал, что во всех ЦП *A. repens* особи морфоструктурно различны между собой, перекрытие между ними отсутствует. ЦП Кумертау фенотипически наиболее удалена от ЦП Дивнopolье и Шкуновка.

Ключевые слова: инвазия, *Acroptilon repens*, Южный Урал, ценопопуляция, морфометрические параметры, виталитет.

ВВЕДЕНИЕ

Горчак ползучий (*Acroptilon repens* (L.) DC., Asteraceae) – один из наиболее злостных и трудноискореняемых корнеотпрысковых сорных растений южных засушливых регионов Евразии. Был включен в самый первый перечень карантинных вредных организмов еще в 1938 году, в настоящее время входит в список карантинных сорных растений в России, а также в других странах (Муминов, 1966; Фисунов, 1979; Васютин и др., 2001; Москаленко, 2001; Сагитов, Жарасов, 2005). В Казахстане площадь, занятая этим вредоносным для сельскохозяйственных культур сорным растением, превышает 2 млн. га, в Российской Федерации – более 400 тыс. га, большие площади захвачены этим сорняком в Украине (Кидришев, 2005, 2006; Чебановская, Могилюк, 2015). Входит в список инвазионных видов, приоритетных для исследования и контроля на всей территории Российской Федерации (Дгебуадзе, 2014), а также в предварительный «черный список» флоры Оренбургской области (Абрамова и др., 2017).

Родина горчака ползучего – Средняя Азия. Первичный ареал вида охватывает Причерноморье, Нижний Дон, Нижнее Поволжье, Крым, Кавказ, юг Западной Сибири, Среднюю и Малую Азию, Иран, Монголию. В остальных регионах России и мира горчак – заносное растение. Фрагментарный вторичный ареал включает большую территорию от ряда стран Европы (Германия, Польша и др.) до Северной Америки (Канада, США), Австралии. На территории Российской Федерации значительные площади горчака ползучего отмечены в Волгоградской, Ростовской, Саратовской, в Ставропольском крае, Калмыкии, на Северном

Кавказе (Затямина, 2006; Иванченко и др., 2008; Саламатин, Есипенко, 2014; Басакин, 2018 и др.). Вид отмечен по железным дорогам в ряде областей Центрально-черноземной зоны России и единично – севернее, вплоть до бореальной зоны.

Горчак ползучий отличается мощной корневой системой, состоящей из главного вертикального корня и отходящих от него в стороны многочисленных горизонтальных корней. Главный корень проникает на глубину до 10 м. Стебель прямой, паутинистоопущенный, сильно разветвленный почти от основания, высотой 20–70 см. Стеблевые листья очередные, сидячие, большей частью ланцетные, рассеченные или зубчатые по краю, верхние листья цельнокрайние. Цветки розовые, трубчатые, обоеполые, собраны в округлые корзинки диаметром 1–1,25 см, расположенные на концах ветвей и образующие раскидистое соцветие. Листочки обертки черепитчатые, нижние и средние широкие, округлые, зеленоватые, с белой пленчатой каймой; внутренние – узкие, с заостренным пленчатым придатком, густоволосистые. Плод – семянка с хохолком, от светло-серого до соломенно-желтого цвета, обратнойяйцевидной формы, сжатая с боков, продольно-бороздчатая, голая, длиной 3–3,5 мм, шириной около 2 мм (Никитин, 1983; Фисунов, 1984; Мулдашев и др., 2017).

Горчак сильно засоряет посевы всех культур, сады, виноградники, луга и пастбища; произрастает также вдоль дорог и железнодорожных насыпей. Встречается в основном в степях, на засоленных местообитаниях, может расти на легких и тяжелых глинистых почвах. Засухоустойчивый вид, хорошо развивается в сухом климате и в полупустынной зоне (Муминов, 1966; Доронина, 2001; Тилеужанова, Адильбекова, 2015 и др.). Обладает высокой конкурентоспособностью, и в фитоценозах обычно доминирует. Имеются сведения об аллелопатическом воздействии горчака на другие растения в фитоценозах, и, особенно, на их проростки (Goslee et al., 2001; Grant et al., 2003; Gaskin, Littlefield, 2017). Растения горчака ядовиты для многих животных, особенно для лошадей, но хорошо поедаются овцами и козами.

В Республике Башкортостан до последнего времени *Acroptilon repens* не обнаруживался. Впервые найден Я. М. Головановым в 2013 году на железной дороге в городе Кумертау и в 2014 году – на железной дороге в городе Стерлитамаке (Голованов, Мулдашев, 2017; Мулдашев и др., 2017). Эти два небольших по площади локалитета пока являются единственными в республике. Более широко распространен горчак ползучий в соседних Оренбургской и Челябинской областях, также относящихся к территории Южного Урала в широком понимании (Доронина, 2001; Дубачинский С., Дубачинский Н., 2004; Таскаева и др., 2006).

Цель исследований – изучить морфометрические параметры и жизненное состояние ценопопуляций опасного карантинного сорного растения – горчака ползучего в новых условиях обитания на Южном Урале – Республика Башкортостан и в двух, ранее образовавшихся очагах инвазии этого вида в Оренбургской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения биологических особенностей горчака ползучего на Южном Урале в 2018 году в ходе экспедиционных выездов исследованы 3 локалитета инвазии *Acroptilon repens*: 1 – город Кумертау (Республика Башкортостан, Куюргазинский р-он), 2 – село Дивнополье (Оренбургская область, Соль-Илецкий р-он), 3 – село Шкуновка (Оренбургская область, Акбулакский р-он) (рис. 1).

Исследование популяционных характеристик (высоты растений, сырой надземной биомасса инвазионного вида и общей биомассы сообщества) проводилось методом учетных площадок (10 площадок по 1 м²). Оценка морфометрических параметров проводилось по методике В. Н. Голубева (Голубев, 1962) на 25 средневозрастных генеративных растениях из каждой ценопопуляции (ЦП). Учитывались 17 основных параметров растений: число

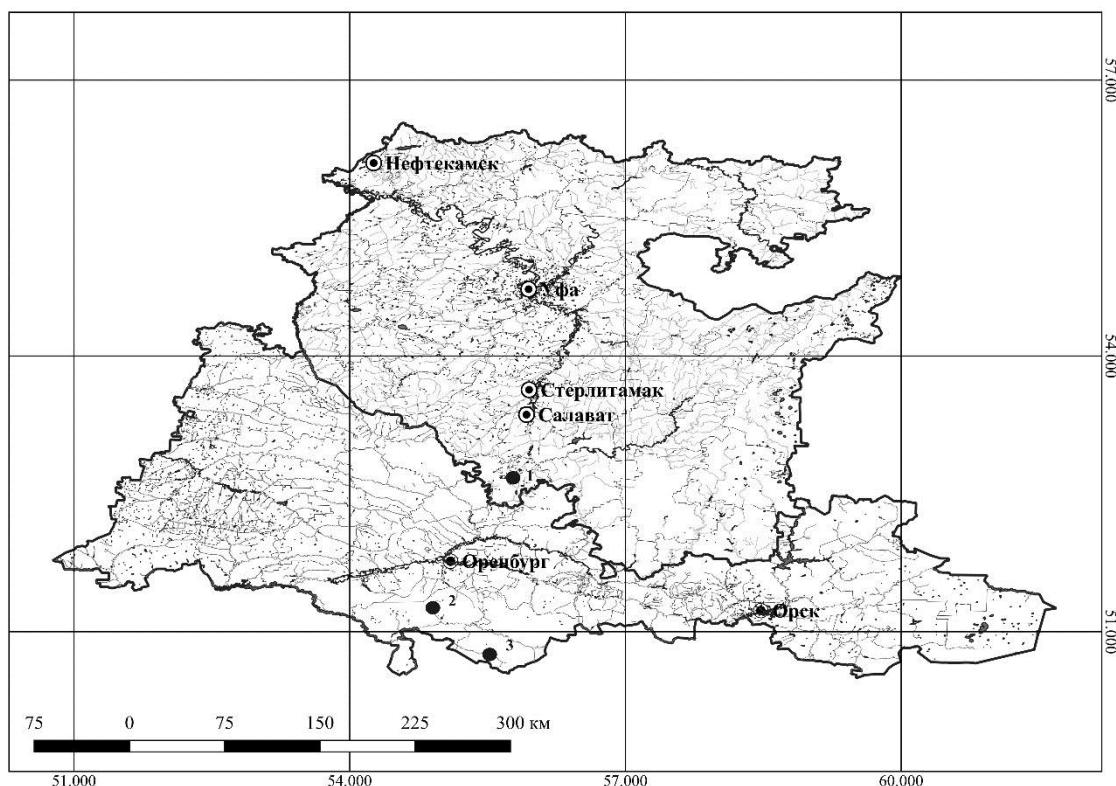


Рис. 1. Локалитеты изученных ценопопуляций *Acroptilon repens* на Южном Урале
Цифрами обозначены ценопопуляции: 1 – Кумертау, 2 – Дивнopolье, 3 – Шкуновка.

генеративных побегов, высота и диаметр генеративного побега, число листьев на одно растение, длина и ширина стеблевого листа, длина и ширина листа на ветвлении, число ветвлений I, II и III порядков, длина ветвления I, II и III порядков, число корзинок на 1 генеративный побег, длина и ширина корзинки.

Методика оценки виталитетного состава была основана на дифференциации растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния на классы виталитета. Для выявления детерминирующего комплекса признаков были проведены факторный и корреляционный анализы. Составлены виталитетные спектры, отражающие соотношения растений высшего (а), промежуточного (б) и низшего (с) классов виталитета (Злобин, 1989), а также определен индекс качества и тип ЦП: процветающие, равновесные, депрессивные.

Многомерный анализ проводили в программе Statistica 6,0 (Халафян, 2008). В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию – расстояние Махalanобиса (Песенко, 1982). Анализ данных провели в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей. При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения, среднеквадратичное отклонение σ , коэффициенты вариации (Зайцев, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведена характеристика местообитаний и сообществ в пределах изученных ценопопуляций Южного Урала.

ЦП Кумертау (рис. 2). Общее проективное покрытие в пределах ценопопуляции варьирует от 80 до 90 %. Средняя высота травостоя 30 см. Сообщества имеют рудеральный облик и характеризуются присутствием сорных видов растений таких как: *Carduus*



Рис. 2. Гербарный экземпляр и цветущие растения *Acroptilon repens* на откосе железнодорожных путей (ценопопуляция Кумертау) (фото С. В. Нурмиевой)

acanthoides L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Lactuca serriola* L., *Cichorium intybus* L. и другие. На данные ценозы оказывается сильное антропогенное воздействие преимущественно за счет регулярного скашивания и прополки в пределах железнодорожных путей.

ЦП Дивнopolье. Общее проективное покрытие в пределах ценопопуляции 75 %. Средняя высота травостоя 25 см. Данная ценопопуляция расположена на придорожном пустыре в пределах села, в условиях антропогенного пресса. Сообщества характеризуются большой долей сорных видов растений, однако по сравнению с предыдущими ценозами они отражают более продвинутую стадию сукцессии, характеризующуюся присутствием многолетних злаков: *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski в сочетании с синантропными многолетними видами: *Artemisia absinthium* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib. и другие.

ЦП Шкуновка. Общее проективное покрытие в пределах ценопопуляции 75 %. Средняя высота травостоя 30 см. Сообщества в пределах ценопопуляции расположены на пустыре на месте заброшенного дома, в условиях несколько меньшего антропогенного пресса. Также ценозы продвинутых стадий сукцессии с содоминированием *Agropyron pectinatum*. Отличительной чертой является присутствие степных видов растений: *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Koeleria cristata* (L.) Pers., а также однолетних синантропных видов, характерных для сбитых степей: *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski, *Bassia sedoides* (Pall.) Asch., *Poa crispata* Thunb.

В таблице 1 приведены некоторые характеристики вида. Максимальная высота растений отмечена в ЦП Шкуновка (47,9 см), там же отмечен наибольший процент доли участия вида в сообществе (82,9 %). По остальным показателям эта ЦП имеет минимальные значения. В ЦП Кумертау зафиксировано наибольшее число побегов на 1 м² (31,3 шт., но здесь биомасса инвазионного вида средняя (194,0 г/м²), видимо, за счет небольшой высоты растений (33,0 см). ЦП Дивнopolье характеризуется средними значениями по всем показателям, кроме биомассы вида, здесь она – максимальна (296,0 г/м²).

Результаты изучения морфометрических параметров *A. repens* представлены в таблице 2. По большинству показателей как вегетативной, так и генеративной сферы лидирует ЦП Шкуновка, расположенная на пустыре у заброшенного дома, где присутствует умеренное антропогенное воздействие.

Также довольно высокие значения параметров имеет самая северная ЦП Кумертау, произрастающая возле железной дороги, что связано, возможно, с более благоприятными условиями увлажнения. Данная ЦП периодически подвергается скашиванию, что, по-

видимому, сказывается на высоте растений, которая здесь минимальна. ЦП Дивнopolье и ЦП Шкуновка имеют близкие значения по большинству параметров, видимо, из-за схожести местообитаний, которые характеризуются большей сухостью, чем ЦП Кумертау. Наибольшее количество генеративных побегов наблюдается в ЦП Кумертау, наименьшее – ЦП Шкуновка. По высоте генеративного побега значительных различий между ценопопуляциями Оренбургской области не выявлено, в ЦП Кумертау, этот признак немного ниже. По количеству листьев и корзинок на один генеративный побег выделяется ЦП Шкуновка, где эти признаки значительно превышают аналогичные в других ЦП.

Таблица 1
Некоторые параметры ценопопуляций *Acroptilon repens* на Южном Урале

Название ценопопуляции	Высота растений, см	Число побегов на шт./м ²	Надземная биомасса сообщества, г/м ²	Биомасса инвазионного вида, г/м ²	Доля участия инвазионного вида в сообществе, %
Кумертау	33,0±1,65	31,3±2,93	1130,0±91,95	194,0±20,01	17,2
Дивнopolье	44,6±1,31	17,9±0,96	366,5±21,06	296,0±22,96	80,8
Шкуновка	47,9±2,35	11,9±0,98	208,7±13,23	173,0±15,83	82,9

Изменчивость признаков во всех исследуемых ценопопуляциях примерно однотипна. Значительной изменчивостью обладают количественные параметры: число генеративных побегов (ЦП 2 – 48,4 %, ЦП 1 – 52,9 %), число листьев (ЦП 2 – 48,4 %) и число ветвлений II (ЦП 1 – 58,3 %, ЦП 2 – 57,0 %) и III (ЦП 2–50,0 %) порядков. Большая изменчивость признаков наблюдается у таких признаков, как: длина ветвления II порядка (ЦП 1 – 73,7 %), число ветвлений III порядка (ЦП 3 – 76,3 %) и число корзинок (ЦП 1 – 68,1 %). Повышенная изменчивость признаков у растений в ЦП наблюдается в случаях значительной дифференциации особей по морфологической структуре. Остальные признаки имеют нормальную степень изменчивости (5,9–42,9 %). Сравнение отдельных ЦП по вариабельности признаков показывает, что в большинстве случаев коэффициент вариации выше в ЦП Кумертау и Дивнopolье. Минимальная изменчивость по многим признакам наблюдается в ЦП Шкуновка.

Современные популяционные исследования невозможны без использования статистических методов, и, в первую очередь, методов многомерной статистики. Многие закономерности существования и развития популяций носят количественный характер и принципиально раскрываются только методами математической статистики (Злобин, 1989).

Один из методов многомерной статистики – дискриминантный анализ. Он был разработан для целей классификации объектов, в качестве которых могут выступать отдельные растения или популяции. Признаки объектов могут быть как количественными, так и качественными. Дискриминантный анализ позволяет оценить евклидову дистанцию или расстояние Махalanобиса между объектами. На основании этого можно оценить компактность изучаемых ценопопуляций, и именно это расстояние интерпретируют как фенотипическую дистанцию между объектами.

Нами были установлены значения квадратов расстояний Махalanобиса между ценопопуляциями горчака ползучего (табл. 3). Наибольшее расстояние выявлено между ЦП 1 и 3 (61,78), наименьшее – между ЦП 2 и 3 (15,53). Малое расстояние указывает на высокое фенотипическое сходство особей ценопопуляций.

Визуализация дискриминантной модели представлена на рисунке 3, где особи всех изучаемых ценопопуляций представлены в пространстве первого и второго канонических корней. Видно, что в ценопопуляциях горчака особи растений морфоструктурно различны,

перекрытие между ними отсутствует, каждая занимает свою территорию в каноническом пространстве. ЦП Кумертау фенотипически стоит более удаленно от ЦП Дивнopolье и ЦП Шкуновка. В целом, методом дискриминантного анализа, выполненного на базе 17 морфоструктурных признаков, установлено, что изученные ценопопуляции *A. repens* достоверно отличаются между собой при лямбде Уилкса 0,19 и $p=0,000$.

Таблица 2

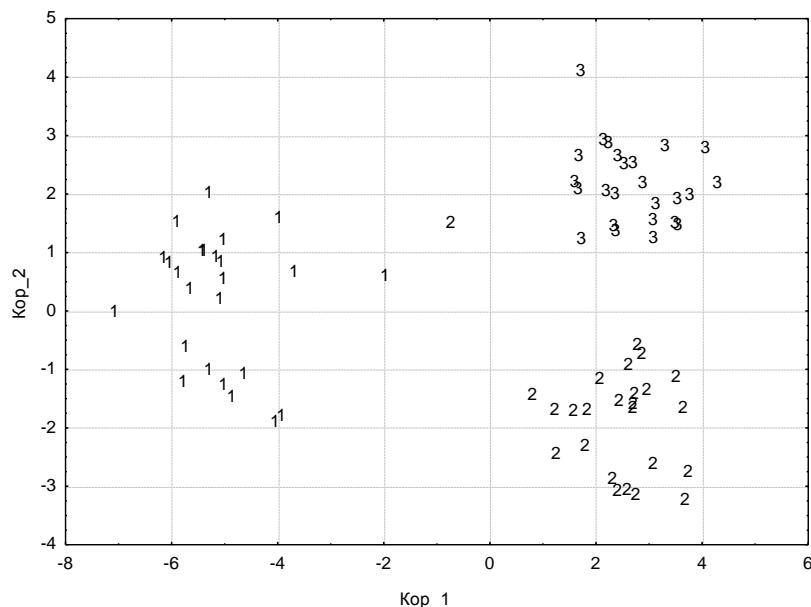
Некоторые морфометрические показатели трех ценопопуляций *Acroptilon repens*
на Южном Урале и их вариабельность

Параметры	Ценопопуляции		
	Кумертау	Дивнopolье	Шкуновка
Число генеративных побегов, шт. CV, %	6,0±0,64 52,9	2,8±0,27 48,4	1,7±0,15 42,9
	33,0±1,39 20,6	45,7±0,94 10,2	49,1±0,01 8,5
Высота генеративного побега, см CV, %	0,3±0,02 29,7	0,3±0,01 13,0	0,3±0,01 16,8
	68,1±2,74 20,2	68,0±6,63 48,4	106,3±5,83 27,4
Диаметр стебля, см CV, %	4,9±0,20 20,2	5,8±0,16 13,9	5,4±0,17 16,3
	1,0±0,05 23,2	0,8±0,03 20,5	0,8±0,02 16,3
Ширина стеблевого листа, см CV, %	3,0±0,10 14,6	2,7±0,07 13,1	2,2±0,08 18,2
	0,8±0,03 17,8	0,4±0,02 14,8	0,3±0,01 18,9
Число ветвлений I порядка, шт. CV, %	11,8±0,45 19,1	23,8±0,56 11,7	24,0±0,51 10,6
	20,7±0,72 17,4	19,9±0,86 21,7	17,3±0,63 18,3
Длина ветвления I порядка, см CV, %	8,9±1,26 58,3	4,5±0,51 57,0	7,8±0,50 31,6
	5,2±0,77 73,7	6,6±0,43 32,5	5,9±0,23 19,7
Число ветвлений II порядка, шт. CV, %	1,2±0,25 40,0	2,0±0,58 50,0	3,8±0,68 76,3
	3,7±0,14 7,7	2,5±0,26 18,3	1,8±0,11 24,3
Длина ветвления III порядка, см CV, %	12,0±1,63 68,1	41,6±2,90 34,8	50,6±3,52 34,8
	2,1±0,06 14,4	1,8±0,03 7,4	1,7±0,02 5,9
Ширина корзинки, см CV, %	0,7±0,03 24,1	0,8±0,02 12,8	0,7±0,01 8,7

Таблица 3

Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *Acroptilon repens* на Южном Урале

Параметры	Значения
Лямбда Уилкса	0,19
Критерий Фишера и его достоверность	20,53 / p<0,00
Значения квадратов расстояний	P1-P2=59,42 / p<0,00
Махalanобиса между ценопопуляциями и их статистическая достоверность	P1-P3=61,78 / p<0,00 P2-P3=15,53 / p<0,00

Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа ценопопуляций *Acroptilon repens* Южного Урала по совокупности морфометрических признаков в пространстве первого и второго канонических корней

1 – ЦП Кумертау; 2 – ЦП Дивнopolье; 3 – ЦП Шкуновка.

Важный показатель для оценки состояний ценопопуляций – виталитет, это характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост, продукцию растений (Злобин, 1989).

Проведенный факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди исследованных биометрических показателей *A. repens* детерминирующий комплекс признаков: высота генеративного побега и число листьев, которые в дальнейшем были использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций. Распределение особей *A. repens* по классам виталитета приведены в таблице 4.

Таблица 4

Распределение особей *Acroptilon repens* трех ценопопуляций Южного Урала по классам виталитета

Ценопопуляция	Относительная частота размерных классов			Качество популяции, Q	Виталитетный тип ЦП
	c	b	a		
Шкуновка	0,08	0,08	0,84	0,46	Процветающая
Дивнopolье	0,12	0,28	0,60	0,44	«
Кумертау	0,92	0,08	0	0,04	Депрессивная

Жизненное состояние ЦП *A. repens* меняется в разных экотопах. В ЦП Шкуновка и Дивнopolе отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ЦП здесь максимальен и составляет 0,44–0,46. Эти ценопопуляции приурочены к засушливой степной зоне юга Оренбургской области, где условия для вида более благоприятны. В условиях умеренных нарушений в этих ценопопуляциях сохраняется высокий уровень жизненности отдельных особей. ЦП Кумертау отнесена к депрессивной, с качеством популяции 0,04, здесь отмечено полное отсутствие особей с высоким виталитетом. Это связано как с произрастанием этой ЦП на железнодорожных экотопах, относимых к техногенным субстратам, так и с недавним проникновением вида на более северные территории РБ, возможно, что растения горчака еще не полностью адаптировались к новым условиям произрастания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Азиатский вид *Acroptilon repens* является одним из инвазионных видов растений, начинающих свое распространение на территории Южного Урала. Этот злостный сорняк, встречающийся в посевах всех культур, на лугах и пастбищах, а также вдоль дорог и железнодорожных насыпей, вполне способен адаптироваться на более северных территориях и давать жизнеспособное потомство, поэтому его следует относить к потенциально инвазионным видам для Башкортостана.

Проведенные исследования показали, что максимум по высоте растений (47,9 см) и большинству других морфометрических показателей отмечен в ценопопуляции (ЦП) Шкуновка, там же наблюдается и наибольший процент доли участия вида в сообществе (82,9 %). Наибольшее число побегов на 1 м² (31,3 шт.) выявлен в ЦП Кумертау. Ценопопуляции Дивнopolе и Шкуновка имеют близкие значения, а ЦП Кумертау, наоборот, отлична от ЦП Оренбургской области по большинству параметров.

Жизненное состояние ЦП *A. repens* меняется в разных экотопах, отличающихся степенью антропогенных нарушений: в двух ЦП Оренбургской области отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих, а ЦП Кумертау – к депрессивной.

Дискриминантный анализ показал, что во всех ценопопуляциях *A. repens* особи морфоструктурно различны между собой, перекрытие между ними отсутствует. ЦП Кумертау фенотипически наиболее удалена от ЦП Дивнopolе и Шкуновка.

В заключение отметим, что горчак ползучий на изученных территориях представлен пока малым числом локалитетов, поэтому необходим постоянный мониторинг за ценопопуляциями и использование всех средств защиты, во избежание дальнейшего распространения очагов инвазии на территории Южного Урала. Контроль численности данного карантинного вида, в случае его закрепления в экотопах и натурализации, как свидетельствуют данные литературы (Баздырев, 2004; Захаренко, Захаренко, 2004; Затямина, 2006; Таскаева и др., 2006; Иванченко и др., 2008; Чебановская, Могилюк, 2014; Басакин, 2018 и др.) будет представлять большую проблему.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-04-00371 «Черный список» флоры Южного Урала и Приуралья: биология инвазионных неофитов, формирование вторичных ареалов, натурализация, экологические угрозы» и в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН, № темы АААА-А18-118011990151-7.

Список литературы

- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Хазиахметов Р.М. Инвазивные растения Оренбургской области // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2017. – № 1(63). – С. 184–186.
Баздырев Г. И. Защита сельскохозяйственных культур от сорных растений. – М.: Колос, 2004. – С. 125.
Басакин М. П. Агротехнические и фитоценотические методы борьбы с горчаком ползучим на каштановых почвах Волго-Донского междуречья // Вестник Прикаспия. – 2018. – № 1 (20). – С. 18–22.

- Васютин А. С., Сметник А. И., Мордкович Я. Б. и др. Карантин растений в Российской Федерации / [Под ред. Васютина А. С. и Сметника А. И.]. – М.: Колос, 2001. – 376 с.
- Голованов Я. М., Мулдашев А. А. Находки новых и редких адвентивных видов растений во флоре Республики Башкортостан // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2017. – №. 1. – С. 54–62.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Труды Центрально-черноземного заповедника им. В. В. Алексина. – Воронеж, 1962. – Вып. 7. – 602 с.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. – 2014. – № 1. – С. 2–8.
- Доронина О. М. Распространение и биология горчака ползучего (розового) // В кн.: Челябинскому государственному агронженерному университету – 70 лет. Тезисы докладов XI научно-технической конференции. – 2001. – С. 416–417.
- Дубачинский С. Н., Дубачинский Н. Н. Биологические особенности горчака розового // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2004. – № 4 (4). – С. 44–46.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной биологии. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
- Затямина В. В. Борьба с горчаком ползучим в Воронежской области // Защита и карантин растений. – 2006. – №1. – С. 40.
- Захаренко В. А., Захаренко А. В. Борьба с сорняками // Защита и карантин растений. – 2004. – № 4. – С. 62–142.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
- Иванченко Т. В., Ломтев А. В., Москвичев А. Ю. Борьба с горчаком ползучим в Нижнем Поволжье // Земледелие. – 2008. – № 1. – С. 44–45.
- Кидришев Т. К. Горчак ползучий в Казахстане и меры борьбы с ним // Агро XXI век. – 2005. – № 1. – С. 21–22.
- Кидришев Т. К. Борьба с горчаком ползучим в Казахстане // Защита и карантин растений. – 2006. – № 7. – С. 34–36.
- Москаленко Г. П. Карантинные сорные растения России. – Москва: Росгоскарантин, 2001. – 280 с.
- Мулдашев А. А., Голованов Я. М., Абрамова Л. М. Конспект адвентивных видов Республики Башкортостан. – Уфа: Башкирская энциклопедия. – 2017. – 168 с.
- Муминов М. М. Биология и экология ядовитого сорняка горчака ползучего (*Acroptilon repens* (L.) DC.) в Самаркандской области и возможные меры борьбы с ним: дис... канд. биол. наук. – Ташкент: Самаркандский гос. ун-т имени Алишера Навои, 1966. – 24 с.
- Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР. – Л.: Наука, 1983. – 454 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
- Сагитов А. О., Жарасов Ш. У. Карантинные сорняки в Казахстане и борьба с ними. – Алматы, 2005. – С. 98.
- Саламатин В.Н., Есипенко Л.П. Горчак ползучий в Ростовской области // Защита и карантин растений. – 2014. – № 9. – С. 36–37.
- Таскаева А. Г., Попов В. М., Силков С. И., Доронина О. М. Борьба с горчаком ползучим в Челябинской области // Вестник Челябинского агронженерного университета. – 2006. – Т. 47. – С. 112–116.
- Тилеужанова Н. С., Адильбекова М. К. Биологические особенности горчака розового и меры борьбы с ним в Казахстане // Молодой ученый. – 2015. – № 7 (87). – С. 1089–1091.
- Фисюнов А. В. Карантинные сорняки и борьба с ними. – Днепропетровск, 1979. – С. 149.
- Фисюнов А. В. Сорные растения. – М.: Колос, 1984. – 320 с.
- Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. – М.: ООО «Бином-Пресс», 2008. – 512 с.
- Чебановская А. Ф., Могилюк Н. Т. Возможность распространения горчака ползучего на территории Украины и меры борьбы с ним // Вестник АПК Ставрополья. – 2014. – № 1 (13). – С. 42–45.
- Чебановская А. Ф., Могилюк Н. Т. Горчак ползучий на территории Украины // Защита и карантин растений. – 2015. – № 2. – С. 43–44.
- Gaskin J. F., Littlefield J. L. Invasive russian knapweed (*Acroptilon repens*) creates large patches almost entirely by rhizomic growth // Invasive Plant Science and Management. – 2017. – Т. 10, N 2. – P. 119–124.
- Goslee S. C., Peters D. P. C., Beck K. G. Modeling invasive weeds in grasslands: the role of allelopathy in *Acroptilon repens* invasion // Ecological Modelling. – 2001. – Т. 139, N 1. – P. 31–45.
- Grant D. W., Peters D. P. C., Beck G. K., Fraleigh H. D. Influence of an exotic species, *Acroptilon repens* (L.) DC. on seedling emergence and growth of native grasses // Plant Ecology. – 2003. – Т. 166, N 2. – P. 157–166.

Abramova L. M., Mustafina A. N., Nurmieva S. V., Golovanov Ya. M. Biology of *Acroptilon repens* (L.) DC. in the South Urals // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 75–84.

The article provides information on the biology of *Acroptilon repens* (L.) DC. This species is a perennial root weed from the Asteraceae family. It is included in the list of quarantine plants of the Russian Federation. In the South Urals the species appeared not long ago and is classified as potentially invasive. In the Republic of Bashkortostan the first record of the species dates back to 2013. The aim of the research was to study the biological characteristics and parameters of coenopopulations (CP) of a dangerous quarantine plant under new living conditions in the Republic of Bashkortostan in comparison with the previously formed invasive coenopopulations of the Orenburg region. Three localities of invasion of *A. repens* were examined (1 in the Republic of Bashkortostan and 2 in the Orenburg region) during the expedition trips in 2018. The research specifies that the maximum height of plants (47.9 cm) and most other morphometric parameters are registered in the Shkunovka CP. The highest percentage of the species participation in the community is also observed there (82.9 %). The largest number of shoots per 1 m² (31.3) was found in the Kumertau CP. The Divnopolye CP and Shkunovka CP have similar indexes of morphometric parameters. The Kumertau CP is different from the CPs of Orenburg region in most parameters. Predominance of individuals of the highest class is noted in two coenopopulations of Orenburg region. They are classified as prosperous coenopopulations and Kumertau CP as a depressive one. The discriminant analysis proves that in all coenopopulations of *A. repens*, individuals are morphostructurally different, with no overlap between them. The Kumertau CP is phenotypically the most distant from the Divnopolye CP and Shkunovka CP.

Key words: invasion, *Acroptilon repens* (L.) DC., South Urals, coenopopulation, morphometric parameters, vitality.

Поступила в редакцию 05.10.19

УДК 582.734.6:[581.4+581.8]

Актуальные аспекты морфолого-анатомического анализа лекарственного растительного сырья – листьев лавровиши лекарственной (*Laurocerasus officinalis*)

Черятова Ю. С.

Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная
академия имени К. А. Тимирязева
Москва, Россия
botanika2@timacad.ru

В статье представлены результаты изучения морфолого-анатомического строения листьев лавровиши лекарственной (*Laurocerasus officinalis*) из семейства Розоцветные (*Rosaceae*) подсемейства Сливовые (*Prunoideae*), которые широко используются в фармацевтической промышленности для получения настоек, экстрактов, лавровишиневой воды и эфирного масла. При проведении микроскопического анализа листьев *L. officinalis* установлены основные анатомо-диагностические признаки, которые могут быть использованы при проведении идентификации и оценке подлинности лекарственного растительного сырья. Анализ анатомического строения показал, что листья *L. officinalis* дорсовентральные; листовая пластика гипостоматическая. Устьичный аппарат растений аномоцитный. Устьичный индекс листьев *L. officinalis* составлял 16,2 %. Анализ индексной характеристики листьев растений показал средний коэффициент вариации, что является показателем устойчивости стоматографических характеристик, и может послужить маркерным признаком при проведении видовой идентификации. В листе растений впервые были выявлены эндогенные эфирномасличные вместилища, представленные одиночными секреторными идиобластами круглой формы. Установлено, что эфирномасличные секреторные идиобласти формировались как в столбчатом, так и губчатом мезофилле листа, а также коровой паренхиме черешка. Главная жилка листовой пластинки и черешка однопучковая, образована биколлатеральным проводящим пучком. Боковые жилки листа имели закрытые коллатеральные пучки. Все жилки листа были ассоциированы волокнами склеренхимы. К характерным маркерным признакам листа растения также относится наличие в мезофилле одиночных кристаллов ромбовидной формы и друз оксалата кальция. Полученные сведения могут послужить основой для разработки раздела «Микроскопия» в проект нормативной документации.

Ключевые слова: *Laurocerasus officinalis*, фармакогнозия, микроскопический анализ, анатомия листа, микроскопические признаки.

ВВЕДЕНИЕ

Адаптация растений к экологическим условиям тесно связана с перестройкой фотосинтетического аппарата. Процесс фотосинтеза требует постоянного поглощения света, углекислого газа и поддержания транспирационного потока с поверхности листа, для чего необходимо полное соответствие структуры листа световому и гидротермическому режиму местообитания. В связи с этим, именно структурные параметры листа многие авторы считают наиболее информативными при сравнительном исследовании растений разных эколого-географических групп (Климов, Прошкин, 2018; Юдина, 2018). В настоящее время все более успешно используется метод листовой микродиагностики видов для глобальных систематических и филогенетических исследований (Kleinhennz et al., 1995; Ogundipe, Daramola, 1997; Зарембо и др., 2004). Этот метод делает возможным изучение адаптации видов к локальным экологическим условиям, позволяя прогнозировать изменения в строении фотосинтетического аппарата (Салохин и др., 2005).

Известно, что морфолого-анатомический анализ также является важным методом идентификации лекарственного растительного сырья различных морфологических групп. В настоящее время не для всех видов лекарственных растений установлены анатомо-диагностические признаки, позволяющие проводить микроскопический анализ сырья с целью выявления недопустимых примесей. Это в полной мере относится и к такому лекарственному растению как лавровиши лекарственная (*Laurocerasus officinalis*). Лавровиши

лекарственная – вечнозеленый кустарник высотой до 5 метров из семейства Розоцветные (*Rosaceae*) подсемейства Сливовые (*Prunoideae*). Родина лавровиши – Кавказ, Балканский полуостров. В настоящее время лавровиши распространена в регионах Евразии и Америки с мягким или умеренным климатом, в частности, в Юго-восточной части Средиземноморья (до Турции), на Балканах, в Малой Азии, в Иране. На территории России лавровиши лекарственная произрастает в Закавказье, на Северном Кавказе, в тенистых лесах, местами образуя густой подлесок. Растет лавровиши в подлеске горных широколистенных хвойных лесов, на опушках, на высоте до 2400 метров над уровнем моря. В качестве лекарственного растения лавровиши культивируется во многих европейских странах, странах Южной Америки, Турции, а также на Кавказе, в Крыму, Средней Азии и на юге Украины. Лавровиши довольно теневынослива. Хорошо переносит городские условия, выдерживает кратковременные понижения температуры до -15°C . На юге России лавровиши возделывается как плодовое и декоративное растение. В культуре с 1629 года (Кьюсов, 2011). Лавровиши является ценным лекарственным растением. Медицинское значение у лавровиши имеют листья. Они были включены в Фармакопею СССР (VIII и IX издания) как сырье для получения «лавровишиневой воды» – универсального успокаивающего, болеутоляющего, спазмолитического и иммуностимулирующего средства (Муравьева и др., 2002; Самылина, Яковлев, 2014). Листья лавровиши содержат эфирное масло (0,5 %), в состав которого входят бензальдегид, бензоловый спирт, азотсодержащие соединения (сицильная кислота – 0,4–5 %, пруназин, амигдалин, прулауразин), урсоловая кислота (1 %), тритерпеноиды (2,7 %), фенолкарбоновые кислоты, стероиды (*b*-ситостерин, стигмастерин, холестерин), дубильные вещества (5,24–15,0 %), катехины (димер и тример катехины и эпикатехины), флавоноиды, проантоксаниды, аскорбиновая кислота, фитонциды (Sukru, 2015). Фитонциды, содержащиеся в листьях растения, проявляют антивирусную и противостоцидную активность (Erdemoglu, 2003; Akkol, 2012). Кроме того, в листьях есть жиры, воск (Guder, 2000). В листьях лавровиши также содержатся: зола – 11,34 %; макроэлементы (мг/г): K–107,4; Ca–28,4; Mg–3,3; Fe–0,2; микроэлементы (мкг/г): Mn–50; Cu–2,56; Zn–106,5; Mo–0,4; Cr–0,48; Al–28,48; Ba–823,04; Se–0,2; Ni–0,48; Sr–172; Pb–0,96; В–58,6; I–0,38 (Halilova, 2010).

Лечебный эффект листьев лавровиши связан с разложением амигдалина в кишечнике и выделением сицильной кислоты, обладающей анестезирующими действием. На сегодняшний день листья лавровиши лекарственной встречаются в Фармакопеях некоторых стран Южной Америки, Европы, Великобритании, Турции. В современный реестр лекарственных средств Российской Федерации (РЛС РФ) листья лавровиши лекарственной входят в категорию сырья для производства БАД (Патудин, 2006; Киселева, 2009).

В настоящее время препараты (настойки, экстракты, лавровишиневая вода) из свежих листьев лавровиши лекарственной применяют в гомеопатии при туберкулезе легких, эпилепсии и коклюше, а также народной медицине при некоторых заболеваниях сердца. Настойки листьев применяют для компрессов при невралгии, а также для промывания гнойных ран. Лавровиши широко используется в народной медицине при воспалительных процессах в респираторном тракте, сопровождающихся кашлем, всевозможных внутренних кровотечениях, заболеваниях сердечно-сосудистой системы, заболеваниях кожи и слизистых оболочек (золотуха), хронических нервных болезнях, при спазмах внутренних органов, онкологических заболеваниях. Внутреннее применение препаратов лавровиши требует осторожности из-за высокого содержания сицильной кислоты. При отравлении растением наблюдаются удушье, головная боль, тошнота, рвота, боли в животе, гиперемия кожи и слизистой, при тяжелых случаях – судороги, потеря сознания, и даже смерть (Мазнев, 2009).

В фармацевтической промышленности путем перегонки листьев лавровиши лекарственной с водой получают лавровишиневое масло, представляющее собой летучее, бесцветное или желтоватое вещество, со вкусом и с запахом горького миндаля. Его применяют при различных легочных и сердечных заболеваниях, нервных расстройствах и кашле. Экстракты из листьев лавровиши и лавровишиневое масло применяются в

фармацевтической промышленности разных стран для улучшения запаха и вкуса лекарств (Lazić, 2009).

Экстракты (водные, метанольные, этанольные) листьев лавровиши находят свое широкое применение в качестве биологически активных добавок, природных антиоксидантов при производстве пищевых продуктов, поскольку оказывают антрафунгальное действие, ингибируют развитие плесневых грибов, тем самым продлевая сроки хранения продукции (Kolaylı, 2003; Sahan, 2011; Karabegović, 2014). Благодаря высокому содержанию бензойной кислоты экстракты из листьев растений используются для производства пищевых консервантов (Sendker, 2016).

В связи с тем, что род *Laurocerasus* достаточно большой и полиморфный, на первый план выходит проблема межвидовой идентификации растений. Особенно остро этот вопрос стоит при введении в культуру дикорастущих видов лавровиши, а также в условиях промышленного питомниководства. Анализ литературы показал, что работ по межвидовой идентификации видов лавровиши с использованием анатомических методов листовой диагностики в настоящее время нет.

В литературе отсутствуют полные сведения об анатомическом строении листьев *L. officinalis*, которые могли бы послужить для проведения идентификации лекарственного сырья этого растения, поэтому изучение анатомии листьев и выявление их микродиагностических особенностей является актуальным. Данные о микроскопическом строении листьев *L. officinalis* также могут быть использованы при составлении анатомических атласов полезных растений, создания ключей для определения таксономической принадлежности видов по анатомическим особенностям, при определении подлинности растений, стандартизацией, а также при проведении комплексных фармакогностических исследований.

Поэтому целью работы являлось установление анатомо-диагностических признаков листьев *L. officinalis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальная работа проводилась на кафедре ботаники, селекции и семеноводства садовых растений ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева в 2019 году. Объектами исследования служили свежесобранные листья растений *L. officinalis*, полученные из Дендрологического сада имени Р.И. Шредера РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Анатомический анализ был проведен на листьях, образовавшихся в текущем году. Согласно методике по сбору лекарственного растительно сырья, для объективной оценки собирали листья из средней части однолетних приростов растений. Подготовку растительного материала к анализу проводили методом холодного размачивания (Черякова, 2010, 2015). Для микроскопического анализа готовили временные водно-глицериновые окрашенные микропрепараты поперечных и продольных срезов листьев растений. Срезы изготавливали при помощи лезвия от руки. Процессы одревеснения частей листьев растений выявляли с использованием реактива флороглюцина с концентрированной соляной кислотой. Срезы просветляли глицерином, разведенным водой (1:1). Изучение анатомических признаков сырья осуществляли в соответствии с требованиями фармакопейных статей Государственной Фармакопеи: «Техника микроскопического и микрохимического исследования лекарственного растительного сырья» (Государственная Фармакопея СССР..., 1989; Государственная Фармакопея Российской..., 2008). Исследование проводили с помощью микроскопа Carl Zeiss Primo Star (окуляр $\times 10$; объективы $\times 4$, $\times 20$, $\times 40$, $\times 100$) и цифровой фотокамеры Canon Digital IXUS 105 (12.1 megapixels). Для получения достоверных результатов основные элементы анатомической структуры измеряли и подсчитывали на 10 листьях в 5-кратной повторности. Измерение объектов осуществляли с помощью окуляр-микрометра. Обработку полученных данных проводили общепринятыми математико-статистическими методами. При статистическом анализе вычисляли среднее

арифметическое значение признака, выборочную ошибку средней арифметической, дисперсию, стандартное отклонение и коэффициент вариации (Соколов и др., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Листорасположение *L. officinalis* очередное. Листья простые, короткочерешковые, продолговато-эллиптические, длиной 5–9 см, цельнокрайние. Листья растения темно-зеленые, блестящие сверху, снизу матовые, с 2–4 железками у основания главной жилки. Листовая пластинка кожистая, голая. С обеих сторон листья покрыты однослойной эпидермой со сплошным толстым слоем эпикутикулярного воска. Наружные стенки клеток эпидермы листа сильно утолщенные. Кутикула не только ровным слоем покрывает поверхность эпидермы, но и образует также клинообразные выступы, вдающиеся между клетками. Форма основных клеток верхней и нижней эпидермы на поперечном сечении изодиаметрическая со слегка закругленными краями. При рассмотрении строения клеток верхней и нижней эпидермы можно обнаружить несколько отличительных особенностей. Клеточные стенки верхней эпидермы листа имеют более извилистые очертания, по сравнению с клеточными стенками нижней эпидермы (рис. 1).

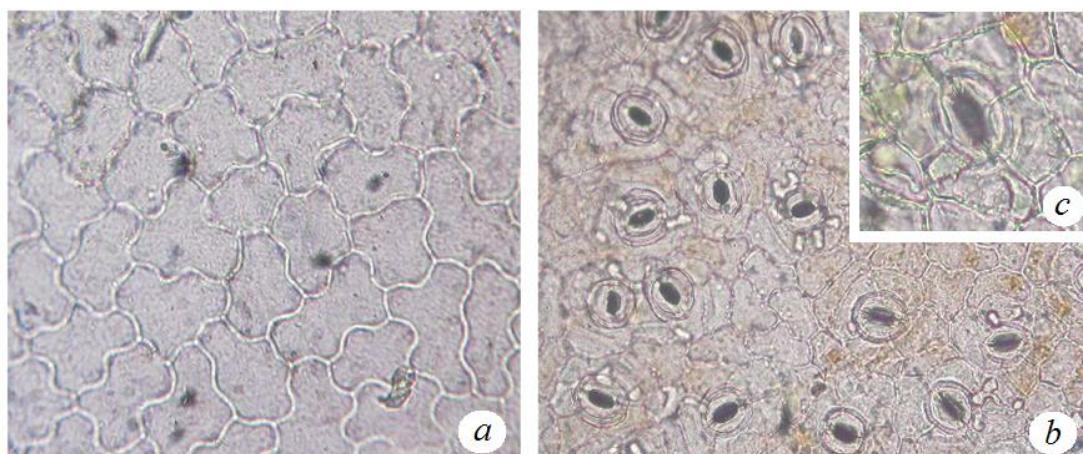


Рис. 1. Строение эпидермы листовой пластинки *Laurocerasus officinalis*
Условные обозначения: *a* – верхняя эпидерма ($\times 400$); *b* – нижняя эпидерма ($\times 400$); *c* – аномоцитный устьичный аппарат ($\times 1000$).

Листовая пластинка гипостоматическая. Устьица находятся только на нижней стороне листа. В листе устьица распределены диффузно, но более многочисленны в средней части пластинки. Известно, что важным диагностическим маркерным признаком при проведении анатомического анализа растений служит тип устьичного аппарата, а также характер его размещения среди основных клеток эпидермы. Исследуя парадермальные срезы нижней эпидермы листовой пластинки было установлено, что устьичный аппарат *L. officinalis* аномоцитный (рис. 1*c*). Данный тип устьичного аппарата характеризуется ограниченным числом околоустычных клеток, не отличающихся размерами и формой от остальных клеток эпидермы. Устьица полупогруженные. Замыкающие клетки устьиц в очертании имеют бобовидную форму. Здесь следует отметить, что строение эпидермальных клеток листа является постоянным видовым признаком, который может служить диагностическим. Тип устьичного аппарата, форма устьиц, характер их расположения являются постоянными и характерными для каждого вида растения, поэтому эти признаки имеют важнейшее значение для микродиагностики листа. Поэтому при проведении исследований в данной работе были изучены стоматографические параметры *L. officinalis*, представленные в таблице 1.

Число устьиц на единицу площади (1 мм^2) нижней эпидермы составляло у *L. officinalis* $286,4 \pm 14,7$. Размеры устьиц растений варьировали в широких пределах, и характеризовались

высоким коэффициентом вариации. Очевидно, это было сопряжено с высокими темпами линейного роста листьев вечнозеленого растения и наличие разной степени сформированности устьиц. Устьичный индекс листьев *L. officinalis* составлял, в среднем, 16,2 % (табл. 1). Таким образом, анализ индексной характеристики листьев растений показал средний коэффициент вариации, что является показателем устойчивости стоматографических характеристик, и может послужить маркерным признаком при проведении видовой идентификации.

Таблица 1
Морфометрическая характеристика листовой пластинки *Laurocerasus officinalis*

Показатель	Толщина листа, мкм	Число устьиц на 1 мм ²	Размер устьиц, мкм		Устьичный индекс (Yu), %
			длина	ширина	
$\bar{x} \pm S \bar{x}$	257,3 ± 18,5	286,4 ± 14,7	30,6 ± 7,4	23,7 ± 5,3	16,2 ± 3,4
$Cv, \%$	22,6	18,4	27,8	29,5	14,6

Строение листа *L. officinalis* дорсовентральное, характеризуется приуроченностью палисадного мезофилла к верхней стороне листовой пластинки. Верхняя эпидерма листа подстилается двумя рядами плотно сомкнутых клеток столбчатого мезофилла, имеющих вытянутую прямоугольную форму. Губчатый мезофилл, находящийся с нижней стороны листовой пластинки, довольно рыхлый, составляет от 8 до 10 слоев клеток (рис. 2).



Рис. 2. Внутреннее строение листовой пластинки *Laurocerasus officinalis*

Условные обозначения: *a* – поперечный срез листа в области главной жилки ($\times 200$); *b* – боковая жилка листа ($\times 400$); *c* – эфирномасличный секреторный идиобласт в мезофилле листа ($\times 1000$).

В столбчатом и губчатом мезофилле листа были обнаружены эндогенные эфирномасличные вместилища, представленные одиночными секреторными идиобластами круглой формы (рис. 2*c*). Эфирномасличные секреторные идиобласти в листе были диффузно расположены, и не имели четкой приуроченности к проводящим пучкам. Накопление секрета в секреторных идиобластах происходило постепенно, в связи с чем, наблюдалась разная степень их заполненности эфирным маслом. Эфирное масло в листьях растения представляло собой прозрачную жидкость желтого цвета.

Жилки листа формировали сеть с замкнутыми ячейками, однако самые мелкие из них имели в мезофилле листа слепые окончания. Главная жилка листовой пластинки однопучковая, представлена биколлатеральным проводящим пучком, имеющим на поперечном срезе вид

полукольца (рис. 2а). Боковые жилки листа имели закрытые коллатеральные пучки (рис. 2б). Ксилема в пучках была обращена к адаксиальной поверхности пластинки, а флоэма – к абаксиальной. Пучки с верхней и нижней стороны листа были ассоциированы тяжами многослойной уголковой колленхимы.

При проведении микроскопического анализа листьев была изучена петиолярная анатомия. В анатомии полуцилиндрического черешка листа *L. officinalis* проявлялись черты сходства со стеблем, что было обусловлено близким типом функционирования. Черешок листа покрыт однослойной эпидермой. Устойчивость черешка к изгибам обеспечивала сплошная 3-4-х слойная субэпидермальная колленхима (рис. 3а). В области расположения главной жилки число слоев уголковой колленхимы возрастало до 10. Было установлено наличие в черешке 3-х проводящих пучков: одного центрального крупного биколлатерального, и двух более мелких закрытых коллатеральных, занимающих латеральное положение. Биколлатеральный пучок главной жилки черешка листа в поперечном сечении имеет вид сектора полукольца (рис. 3а). Механическая функция проводящих пучков была усиlena дифференцированной в волокна протофлоэмой. Камбий в черешке закладывался, но функционировал непродолжительно.

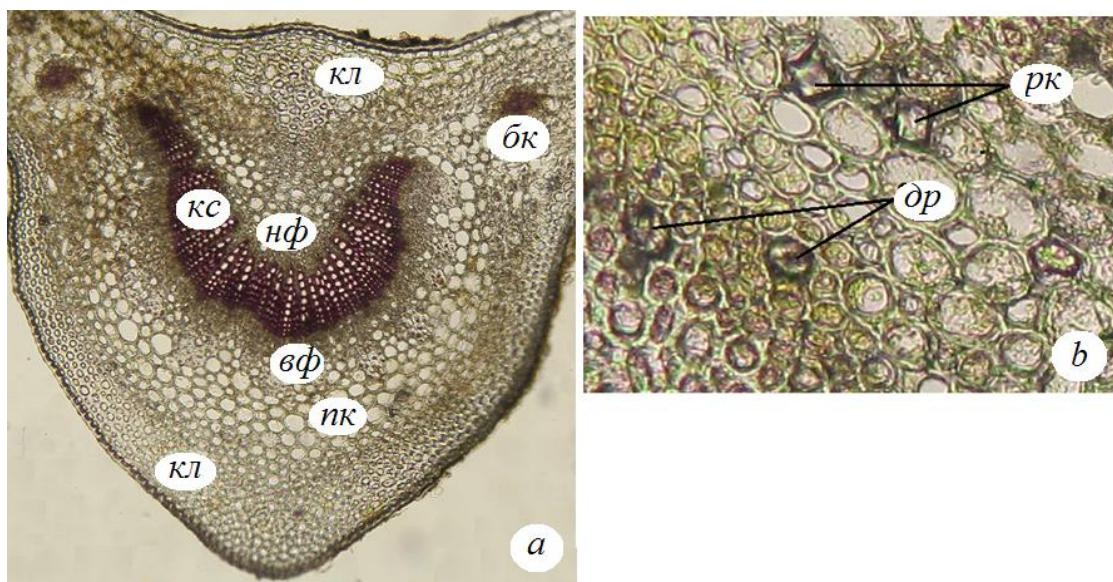


Рис. 3. Строение поперечного среза черешка листа *Laurocerasus officinalis*
Условные обозначения: а – поперечный срез черешка в области главной жилки ($\times 200$): кл – колленхима; бк – боковой закрытый коллатеральный пучок; кс – ксилема биколлатерального пучка главной жилки; нф – наружная флоэма биколлатерального пучка; вф – внутренняя флоэма биколлатерального пучка; пк – паренхима коры черешка; б – кристаллические включения в паренхиме коры черешка ($\times 400$): рк – одиночные кристаллы ромбовидной формы; др – друзы оксалата кальция.

К характерным маркерным признакам листа также можно отнести наличие, как в мезофилле листа, так и в паренхиме коры черешка *L. officinalis* одиночных кристаллов ромбовидной формы и друзы оксалата кальция (рис. 3б). Мелкие многогранные кристаллы оксалата кальция, срастаясь, формировали довольно крупные друзы, имеющие звездчатую форму. Друзы развивались постепенно. Сначала возникали кристаллы ромбоэдрической формы, на которые нарастили более мелкие кристаллы. В итоге, на одном и том же срезе можно было видеть разные стадии развития друзы оксалата кальция.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При проведении анатомического анализа растений *Laurocerasus officinalis* впервые было выявлено формирование в листовой пластинке и черешке листа биколлатеральных проводящих пучков. Анализ стоматографических характеристик листовой пластинки *L. officinalis* позволяет сделать вывод о стабильности такого важного показателя, как устьичный индекс, что, безусловно, также будет являться надежным отличительным признаком при проведении видовой идентификации.

Впервые было установлено, что в столбчатом и губчатом мезофилле и черешке листьев *L. officinalis* формируются эндогенные эфирномасличные вместилища, представленные одиночными секреторными идиобластами. Известно, что тип и строение секреторных структур имеет первостепенное значение в технологии переработки каждого вида лекарственного растительного сырья, оказывают решающее влияние на потери эфирных масел при уборке, транспортировке, хранении. Поэтому установленный тип секреторных структур лавровиши будет играть важную роль не только в вопросах контроля качества лекарственного растительного сырья, но и для разработки и усовершенствования методов экстракции эфирного масла. Это, в свою очередь, положительно отразиться на качестве фармацевтических препаратов, производимых на основе листьев растений.

Таким образом, в результате проведенного исследования были установлены анатомо-диагностические признаки листьев *L. officinalis*, которые могут быть использованы при идентификации и оценке подлинности лекарственного растительного сырья, что может послужить основой для разработки раздела «Микроскопия» в проект нормативной документации. Выявленные и проиллюстрированные маркерные анатомо-морфологические характеристики позволят усилить уровень стандартизации, повысив требования к качеству лекарственного растительного сырья листьев лавровиши лекарственной. Результаты работы также могут послужить основой для составления ключей для определения таксономической принадлежности видов по анатомическим особенностям.

Полученные сведения по особенностям анатомического строения листьев лавровиши помогают создать представление о степени специализации вида, позволяют судить о его филогенезе, а также прогнозировать адаптивный потенциал растения в меняющихся условиях произрастания. Использование полученных данных по анатомическому строению листа лавровиши лекарственной поможет также идентифицировать смещение свойств популяций лавровиши при изучении экологической дифференциации внутри вида.

Список литературы

- Государственная Фармакопея СССР: Вып. 2. Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье. – 11-е изд. – М.: Медицина, 1989. – 400 с.
- Государственная Фармакопея Российской Федерации. 12 изд. Т. 1. – М: Изд-во «Научный центр экспертизы и средств медицинского применения», 2008. – 704 с.
- Зарембо Е.В., Бойко Э.В., Горовой П.Г. Карнология и стоматография дальневосточных видов рода *Serratula* (Asteraceae) // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89, № 1. – С. 82–99.
- Киселева Т. Л., Смирнова, Ю. А. Лекарственные растения в мировой медицинской практике: государственное регулирование номенклатуры и качества. – М.: Издательство Профессиональной ассоциации натураптерапевтов, 2009. – 295 с.
- Климов А.В., Прошкин Б.В. Использование анатомо-топографической структуры листовых черешков и расположения устьиц для идентификации видов секции Tacamahaca рода *Populus* (Salicaceae) // Растительный мир Азиатской России. – 2018. – № 4 (32). – С. 30–36.
- Кьюсев П. А. Лекарственные растения: самый полный справочник. – М.: Эксмо, 2011. – 939 с.
- Мазнев Н. И. Большая энциклопедия высокоеффективных лекарственных растений. – М.: Эксмо, 2009. – 608 с.
- Муравьева Д. А., Самылина И. А., Яковлев, Г. П. Фармакогнозия. – М.: Медицина, 2002. – 656 с.
- Патудин А. В. Мировые ресурсы гомеопатического лекарственного сырья. – М.: Эксмо, 2006. – 560 с.
- Салохин А.В., Волкова С.А., Горовой П.Г. Стоматография листьев короткокорневищных видов *Cypripedium* (Orchidaceae) Восточной Сибири и Дальнего Востока // *Turczaninowia*. –2005. – Т. 8, № 2. – С. 69–74.
- Самылина И. А., Яковлев Г. П. Фармакогнозия: учебник. – М.: ГЕОТАР-Медиа, 2014. – 976 с.

- Соколов И. Д., Соколова Е. И. , Наумов С. Ю. и др. Введение в биометрию: учебное пособие. – Луганск: Элтон-2, 2008. – 132 с.
- Черятова Ю. С. Анатомия лекарственных растений и лекарственного растительного сырья: Учебное пособие. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2010. – 95 с.
- Черятова Ю. С. Анатомия лекарственных и эфирномасличных растений: Учебное пособие. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева, 2015. – 133 с.
- Юдина П.К. Структурно-функциональные параметры листьев степных растений Северной Евразии: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: специальность 03.02.01 «Ботаника». – Екатеринбург, 2018. – 21 с.
- Akkol E. K., Kirmizibekmez H., Küçükboyacı N., Gören A. C., Yesilada E. Isolation of active constituents from cherry laurel (*Laurocerasus officinalis* Roem.) leaves through bioassay-guided procedures // Journal of Ethnopharmacology. – 2012. – Vol. 139, N 2. – P. 527–532.
- Erdemoglu N., Kupeli E., Yesilada E. Anti-inflammatory and antinociceptive activity assessment of plants used as remedy in Turkish folk medicine // Journal of Ethnopharmacology. – 2003. – Vol. 89, N 1. – P. 123–129.
- Guder R.; Scharffer S.; Rieder M. Leaf cuticular waxes are arranged in chemically and mechanically distinct layers: evidence from *Prunus laurocerasus* L. // Plant, Cell and Environment. – 2000. – Vol. 23, N 6. – P. 619–628.
- Halilova H., Ercisli S. Several Physico-Chemical Characteristics of Cherry Laurel (*Laurocerasos officinalis* Roem.) fruits // Biotechnology & Biotechnological Equipment. – 2010. – N 3. – P. 1970–1973.
- Karabegović I. T., Stojičević S. S., Veličković D. T., Todorović Z. B., Nikolić N. Č., Lazić M. L. The effect of different extraction techniques on the composition and antioxidant activity of cherry laurel (*Prunus laurocerasus*) leaf and fruit extracts // Industrial Crops and Products. – 2014. – Vol. 54. – P. 142–148.
- Kleinhenz M.D., Bamberg J.B., Palta J.P. Use of stomatal index as a marker to screen backcross populations of two wild potato species segregating for freezing tolerance // American Journal of Potato Research. – 1995. – Vol. 72, N 4. – P. 243–250.
- Kolayli S., Kucuk M., Duran C., Candan F., Dincer B. Chemical and antioxidant properties of *Laurocerasus officinalis* Roem. (cherry laurel) fruit grown in the Black Sea region // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2003. – Vol. 51, N 25. – P. 7489–7494.
- Lazić M., Stanisavljević I., Veličković D., Stojičević S., Veljković V. Hydrodistillation of essential oil from cherry laurel (*Prunus laurocerasus*) leaves: kinetics and chemical composition // Planta Medica. – 2009 – Vol. 75. – P. 134.
- Ogundipe O.T., Daramola S.O. Epidermal studies in some species of *Solanum* L. (Solanaceae) // Boletim da Sociedade Broteriana. – 1997. – Vol. 68, N 2. – P. 5–33.
- Sahan Y. Effect of *Prunus laurocerasus* L. (Cherry Laurel) leaf extracts of growth of bread spoilage fungi // Agricultural Science Research Journal. – 2011. – Vol. 17, N 1. – P. 83–92.
- Sendker J., Ellendorff T., Hölszenbein A. Occurrence of Benzoic Acid Esters as Putative Catabolites of Prunasin in Senescent Leaves of *Prunus laurocerasus* // Journal of Natural Products. – 2016. – N 79. – P. 1724–1729.
- Sukru H. Composition of the essential oil of *Laurocerasus officinalis* from Turkey // Agricultural Science Research Journal. – 2015. – N 5. – P. 215–217.

Cheryatova Yu. S. Actual aspects of anatomical and morphological research of medicinal plant material of *Laurocerasus officinalis* (M. Roem.) // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 85–92.

The article presents the results of a study of the morphological and anatomical structure of the leaves of *Laurocerasus officinalis* from the family Rosaceae of the subfamily Prunoideae, which is widely used in the pharmaceutical industry to obtain tinctures, extracts, laurel water and essential oil. The microscopic analysis of *L. officinalis* leaves revealed the main anatomical and diagnostic features that can be used in the identification and assessment of the authenticity of medicinal plant raw materials. The analysis of the anatomical structure showed that the leaves of *L. officinalis* are dorsoventral; plastic sheet is hypostomatic. The stomatal apparatus of plants is anomocytic. The stomatal leaf index of *L. officinalis* was 16.2 %. The analysis of the index characteristics of plant leaves proves an average coefficient of variation, which is an indicator of the stability of stomatographic characteristics, and can serve as a marker for species identification. Secretory endogenous structures represented by round-shaped essential oil cells were first determined in the plant leaf. It was established that essential-enamel cells formed both in the columnar and spongy mesophylls of the leaf, as well as in the cortex parenchyma of the leaf petiole. The main vein of the leaf blade and petiole is single-beam, formed by a bicollateral conducting bundle. The lateral veins of the leaf had closed collateral bundles. All leaf veins were associated with sclerenchyma fibers. The characteristic marker features of the leaf of the plant also include the presence of single crystals of a rhomboid shape and druses of calcium oxalate in the mesophyll. The obtained information can serve as the basis for the development of the section “Microscopy” in the draft regulatory documentation.

Key words: *Laurocerasus officinalis*, pharmacognosy, microscopic analysis, leaf anatomy, microscopic characteristics.

Поступила в редакцию 17.12.19

Особенности ценофлоры газонов города Уфы (Республика Башкортостан)

Анищенко И. Е., Голованов Я. М., Жигунов О. Ю., Абрамова Л. М.

Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального

исследовательского центра РАН

Уфа, Республика Башкортостан, Россия

zhigunov2007@yandex.ru

Газоны являются важнейшим элементом современного городского ландшафта, они создаются посевом злаковых трав на специально подготовленном однородном участке. На основе выполненных геоботанических описаний приводится характеристика ценофлоры газонов города Уфы, которая на настоящий момент насчитывает 112 видов высших растений из 90 родов и 26 семейств. Был проведен классический флористический анализ ценофлоры по различным флористическим спектрам: семейственно-видовому, биоморфологическому, хорологическому, экологическому, фитосоциологическому, также дана оценка хозяйственной значимости видов. Отдельно был проанализирован адвентивный компонент ценофлоры насчитывающий 29 видов, что составляет 25,9 % от общего видового состава. Отмечено, что - относительно низкие значения адвентивизации ценофлоры, по сравнению со многими другими ценофлорами крупных городов, можно связать с характером местообитаний (отсутствие перемещения почвенного покрова и относительно плотный покров газонных злаков, препятствующий возникновению свободных, не занятых растениями участков почвы благоприятных для поселения адвентивных видов). Среди группы адвентивных видов были встречены особо агрессивные инвазионные виды растений: *Erigeron annuus*, *Hordeum jubatum*, *Solidago canadensis*. Исследования также показали, что в современный период в больших городах с сильной нарушенностью растительного покрова возрастает потребность в устройстве высококачественных газонных покрытий разного типа, основанных на правильном подборе газообразователей, оптимальных агротехнических приемах и с учетом происходящих ценотических процессов.

Ключевые слова: ценофлора, газоны, город Уфа, адвентивизация.

ВВЕДЕНИЕ

Газоны являются важнейшим элементом современного городского ландшафта и занимают до 80 % всей озеленяемой площади городов (Анищенко и др., 2011; Смирнова, 2012; Синявский, 2015). Газон – это фитоценоз, который создается посевом злаковых трав на специально подготовленном однородном участке, образующих в итоге дерновое покрытие. Для создания газонов используют смесь семян многолетних злаков, подбираемых исходя из местных климатических условий и почв, а также исходя из целевого назначения газона и условий освещения (Газоны, 1977; Гречушкина-Сухорукова, 2019).

Газоны выполняют целый комплекс эколого-ориентированных функций: увеличивают выработку кислорода, поглощают загрязняющие вещества, защищают верхний слой почвы от распыления и ливневого стока, улучшают городской микроклимат, создают более комфортную среду для человека: уменьшают стресс, усталость, снижают шум и так далее. Задача создания газонов, обладающих высокими экологическими и эстетическими функциями, решается путем подбора компонентов газонной травосмеси, соответствующих комплексу природных и антропогенных факторов (Газоноведение, 2002; Гречушкина-Сухорукова, 2010).

В условиях Республики Башкортостан актуальность проблемы создания качественных газонов повышается тем, что состояние газонного хозяйства городов, атмосфера которых сильно загрязнена промышленными предприятиями, является неудовлетворительным. К сожалению, зачастую для устройства газонов используется ограниченный ассортимент видов без учета их биологических особенностей, что приводит к быстрому изреживанию и засорению травостоя. Поэтому необходимо изучение состава спонтанно внедряющихся в

газонное сообщество видов или видов естественных сообществ, оценка степени адвентизации ценофлор.

Газоны в Башкортостане изучаются с 1986 года (Анищенко, Кучеров, 1986; Миркин, Анищенко, 1994; Анищенко, 1995). Исследовалось влияние экологических факторов на состав газонных сообществ, дернообразующие качества газонных травосмесей, проведена классификация растительности газонов. В последние годы изучались особенности интродукции некоторых видов газонных злаков и вопросы оптимизации растительности газонов в населенных пунктах Башкортостана (Анищенко, 2001; 2005; 2006; 2008; Анищенко и др., 2011).

Цель исследований – анализ ценофлоры газонных сообществ, проведенный на основе геоботанических описаний, выполненных на территории города Уфы. Ранее анализ флористического состава газонов как на территории г. Уфы, так и в Республике Башкортостан не проводился, это позволит выявить динамику ценофлоры данного типа городских местообитаний в будущем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2018 году было выполнено 130 геоботанических описаний различных типов газонов города Уфы. На основе этих описаний была выделена и проанализирована ценофлора газонных сообществ в соответствии с традиционными методами, применяемыми во флористике (Толмачев, 1986). Биоморфологическая структура ценофлоры анализировалась по К. Раункиеру (Raunkiaer, 1934) и И. Г. Серебрякову (Серебряков, 1962). Анализ ареалогической структуры ценофлоры проводился в системе биogeографических координат, разработанных Б. А. Юрцевым (1968) и примененных в Конспекте флоры Челябинской области (Куликов, 2005). Тип ареала, отношение вида к различным условиям увлажнения, а также их хозяйственная значимость также определялись по Конспекту флоры Челябинской области. Фитосоциологический спектр ценофлоры определялся по соотношению доли участия групп видов, принадлежащих к различным высшим единицам эколого-флористической классификации (Ямалов и др., 2012). Уровень адвентизации ценофлоры определен в соответствии с литературными данными (Абрамова, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований определено, что ценофлора газонов города Уфы насчитывает 112 видов высших растений из 90 родов и 26 семейств. Согласно спектру ведущих семейств ценофлоры (табл. 1), лидирующее положение занимают виды семейств Asteraceae и Poaceae, характерные для флор умеренной зоны Евразии. Высокая доля семейств Brassicaceae и Fabaceae в исследуемой ценофлоре отражает общую тенденцию ослабления в урбинофлоре ее зональных особенностей, в населенных пунктах умеренной зоны Евразии характеризующееся в смещении ключевых характеристик в термоксерическом направлении в направлении флор характерных для более экстремальных условий (Березуцкий, Кашин, 2008).

Адвентивный компонент ценофлоры газонов города Уфы насчитывает 29 видов, что составляет 25,9 %. Относительно низкие значения адвентизации ценофлоры, по сравнению со многими другими ценофлорами крупных городов (циенофлоры пустырей, строительных площадок и пр.), можно связать с характером местообитаний (отсутствие сильных нарушений сопровождающихся значительной трансформацией почвенного покрова и относительно плотный покров газонных злаков, препятствующий возникновению свободных не занятых растениями участков почвы благоприятных для поселения адвентивных видов).

По времени заноса (табл. 2) преобладают гемикенофиты – виды, занесенные в период с XVI по начало XX века (*Berteroa incana*, *Cichorium intybus*, *Lactuca serriola*, *Medicago sativa*, *Sisymbrium loeselii* и др.). Вторую немногочисленную группу составляют эукаенофиты – виды, появившиеся в более позднее время (*Carduus acanthoides*, *Myosotis arvensis*).

Таблица 1
Спектр ведущих 10 семейств ценофлоры газонов города Уфы

Семейство	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Asteraceae	26	23,2
Poaceae	14	12,5
Fabaceae	12	10,7
Caryophylaceae	7	6,3
Rosaceae	6	5,4
Brassicaceae	6	5,4
Lamiaceae	5	4,5
Geraniaceae	4	3,6
Scrophulariaceae	4	3,6
Boraginaceae	3	2,7
Всего в 10 семействах	87	77,9

Таблица 2
Структура адвентивного компонента ценофлоры газонов города Уфы по времени заноса

Показатель	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Археофиты	10	34,5
Гемикенофиты	13	44,8
Эукенофиты	6	20,7
Всего	29	100

Согласно способу заноса абсолютно лидируют случайно занесенные виды – ксенофиты (26 видов – 89,6 %), являющиеся широко распространенными в городах сорными видами (*Atriplex patula*, *Galeopsis bifida*, *Lactuca serriola*, *Melilotus officinalis* и др.). По способу натурализации преобладают виды, широко встречающиеся на различных нарушенных местообитаниях – эпекофиты (24 вида – 82,7 %), к группе агриофитов отнесено 3 вида – 10,3 %. Среди агриофитов встречены особо агрессивные инвазионные виды растений: *Erigeron annuus*, *Hordeum jubatum*, *Solidago canadensis*. По происхождению преобладают ирано-турецкие (10 видов – 34,5 %) и средиземноморские (7 видов – 24,1 %) виды растений.

Среди биоморф ценофлоры по К. Раункиеру (табл. 3) в значительной степени преобладают многолетние травянистые растения – гемикриптофиты. Повышение доли гемикриптофитов характерно для флор умеренной зоны Евразии, так как они являются естественными доминантами в растительных сообществах умеренных широт (Лавренко, 1940). На второй позиции расположены однолетники – терофиты, характерные для многих антропогенно нарушенных местообитаний. Возрастание числа однолетников – одно из негативных последствий антропогенной трансформации растительного покрова (Мерзлякова, 1997). В связи со спецификой ухода за газонами (регулярная стрижка) доля хамефитов и фанерофитов значительно снижена.

Большая часть видов изучаемой ценофлоры составляют поликарпические растения (табл. 4), среди которых преобладают стержнекорневые многолетники. Для ценофлоры газонов, по сравнению со многими другими антропогенно нарушенными ценофлорами городов, характерна более весомая доля рыхлокустовых и плотнокустовых злаков.

Вторую по значимости группу составляют монокарпические растения устойчивые к антропогенному прессу. Среди них лидируют однолетние виды растений.

Ареалогическая структура ценофлоры газонов города Уфы приведена в таблицах 5 и 6. Лидирующее положение по широтному распределению занимают широко встречающиеся

Таблица 3

Спектр жизненных форм ценофлоры газонов города Уфы по К. Раункиеру (Raunkiaer, 1934)

Жизненные формы	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Гемикриптофиты	71	63,3
Гемикриптофиты или терофиты	14	12,5
Терофиты	14	12,5
Гемикриптофиты или геофиты	5	4,5
Геофиты	5	4,5
Хамефиты	2	1,8
Хамефиты или терофиты	1	0,9
Всего	112	100

Таблица 4

Спектр жизненных форм ценофлоры газонов города Уфы по И. Г. Серебрякову (1962)

Группа видов	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Поликарпические травы		
Стержнекорневые	22	19,6
Длиннокорневицные	13	11,6
Рыхлокустовые	9	8,0
Короткокорневицные	8	7,1
Корнеотпрысковые	5	4,5
Ползучие	4	3,6
Клубнеобразующие	2	1,8
Плотнокустовые	2	1,8
Кистекорневицные	2	1,8
Лианоидные	2	1,8
Надземностолонные	2	1,8
Подземностолонные	1	0,9
Корнеотпрысковые лианоидные	1	0,9
Короткокорневицные поликарпики, многолетние монокарпики, Однолетники	1	0,9
Ползучие поликарпики, двулетники, однолетники	1	0,9
Всего	75	67,0
Монокарпические травы		
Однолетники	14	12,5
Однолетники, двулетники	10	8,9
Двулетники	8	7,1
Однолетники, двулетники, многолетники	3	2,7
Двулетники, многолетники	2	1,8
Всего:	37	33,0
Всего	112	100

плуривиональные виды растений, многие из которых являются обычными сорными видами. Вторую позицию занимают лесостепные и степные виды растений, третью – виды, свойственные бореальной и неморальной зонам. Данный факт связан с географическим

Таблица 5
Спектр ценофлоры газонов города Уфы по широтному распределению

Группа видов	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Плюризональная	67	59,8
Лесостепная и степная	14	12,5
Бореально-неморальная	12	10,7
Бореально-неморально-лесостепная	4	3,6
Неморальная	4	3,6
Культигенная	3	2,6
Южнобореально-неморально-лесостепная	2	1,8
Неморально-лесостепная и степная	2	1,8
Бореальная	1	0,9
Бореально-неморально-степная	1	0,9
Суббореально-лесостепная	1	0,9
Степная	1	0,9
Всего	112	100

Таблица 6
Спектр ценофлоры газонов города Уфы по долготному распределению

Группа видов	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Европейско-западноазиатская	43	38,4
Евразиатская	21	18,7
Голарктическая	13	11,6
Евразиатская	9	8,0
Гемикосмополитная	10	8,9
Восточноевропейско-западноазиатская	5	4,5
Евросибирская	3	2,7
Европейско-югозападноазиатская	2	1,8
Североамериканско-европейско-западноазиатская	1	0,9
Европейско-западно и центральноазиатская	1	0,9
Восточноевропейская	1	0,9
Североамериканско-европейско-югозападноазиатская	1	0,9
Юго-западноазиатская	1	0,9
Южносибирская	1	0,9
Всего	112	100

расположением города Уфы на границе лесостепной и широколиственно-лесной зон Башкортостана. Виды других групп выражены слабо. В долготном отношении преобладают евразиатские и европейско-западноазиатские виды растений. В целом структура флоры по составу долготных групп видов отражает пограничное положение изучаемой территории между Европой и Азией.

Преобладающее положение в спектре гигроморф (табл. 7) занимают виды, предлагающие условия с достаточным уровнем увлажнения – мезофиты. Так, многие «убегающие из культуры» интродуценты являются представителями данной гигроморфы. Преобладание мезофитов может быть связано и с характером ухода за газонами и, в частности, с периодическим поливом.

Таблица 7

Спектр ценофлоры газонов города Уфы по увлажнению

Группа видов	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Мезофиты	89	79,5
Ксеромезофиты	17	15,2
Гигромезофиты	3	2,6
Мезоксерофиты	2	1,8
Гигрофиты	1	0,9
Всего	112	100

Фитосоциологический анализ (табл. 8) ценофлоры газонов города Уфы показал преобладание видов вторичных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea*. С нарушенностью изученных местообитаний связано значительное присутствие видов синантропных классов растительности – *Sisymbrietea* и *Artemisieta vulgaris*. О присутствии фактора вытаптывания говорит наличие видов класса *Polygono arenastri-Poëtea annuae*. При затенении газонов их ценофлора пополняется опушечными видами классов *Trifolio-Geranietae* и *Epilobietea angustifolii*, распространенными как в естественных, так и в нарушенных условиях.

Таблица 8

Фитосоциологический спектр ценофлоры газонов города Уфы

Группа видов	Число видов	Доля от общего числа видов, %
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i> Tx. 1937	33	29,5
<i>Sisymbrietea</i> Gutte et Hilbig 1975	21	18,7
<i>Artemisieta vulgaris</i> Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951	20	17,8
<i>Polygono arenastri-Poëtea annuae</i> Rivas-Mart. 1975	6	5,3
<i>Trifolio-Geranietae sanguinei</i> T. Müller 1962	5	4,5
<i>Epilobietea angustifolii</i> Tx. et Preising ex von Rochow 1951	5	4,5
<i>Festuco-Brometea</i> Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947	4	3,6
<i>Carpino-Fagetea sylvaticae</i> Jakucs ex Passarge 1968	1	0,9
<i>Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae</i> Ermakov et al. 1991	1	0,9
<i>Salicetea purpurea</i> Moor 1958	1	0,9
Без ранга	15	13,4
Всего	112	100

Согласно хозяйственному значению ведущими в ценофлоре являются медоносные (56 видов – 50,0 %), лекарственные (50 видов – 44,6 %), кормовые (47 видов – 42,0 %), пищевые (25 видов – 22,3 %), красильные (22 вида – 19,6 %) виды растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенный анализ показал, что ценофлора газонов города Уфы включает 112 видов травянистых растений, среди которых преобладают виды семейств Asteraceae, Poaceae, Fabaceae. В составе ценофлоры обнаружено 29 аддентивных видов, уровень аддентизации ценофлоры составляет 25,9 %. Относительно низкие значения аддентизации ценофлоры, по сравнению со многими другими ценофлорами крупных городов,

можно связать с характером местообитаний (отсутствие перемещения почвенного покрова и относительно плотный покров газонных злаков, препятствующий возникновению свободных не занятых растениями участков почвы, благоприятных для поселения адвентивных видов). Среди группы адвентивных видов были встречены особо агрессивные инвазионные виды растений: *Erigeron annuus*, *Hordeum jubatum*, *Solidago canadensis*. Преобладающими жизненными формами являются поликарпические травы и гемикриптофиты, по биогеографическому происхождению – плуризональные и европейско-западноазиатские виды. По отношению к увлажнению большинство растений газонных сообществ – мезофиты. По фитосоциологическому спектру в ценофлоре газонов города Уфы преобладают луговые виды класса *Molinio-Arrhenatheretea*, значительно также участие видов синантропных классов растительности – *Sisymbrietea* и *Artemisieta vulgaris*.

Исследования также показали, что в современный период в большом городе с сильной нарушенностью растительного покрова возрастает потребность в устройстве высококачественных газонных покрытий разного типа. Для создания долголетних газонов, помимо подбора газообразователей и разработки оптимальных агротехнических приемов их содержания, важно учитывать ценотические процессы, проходящие в газонных травостоях. Изучение основных закономерностей формирования газонных фитоценозов позволяет управлять ходом сукцессионного процесса и увеличить срок их использования без пересева.

Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН по теме № AAAA-A18-118011990151-7.

Список литературы

- Абрамова Л. М. Оценка уровня адвентизации синантропных ценофлор Зауралья Республики Башкортостан // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2002. – Т. 107, № 3. – С. 83–88.
- Анищенко И. Е. Опыт фитоценологического анализа газонов городов Башкирского Предуралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа: Башкирский ГУ. – Уфа, 1995. – 16 с.
- Анищенко И. Е. Использование метода сенно-семенных смесей для создания газонов // Экологический вестник Чувашской Республики. – 2001. – № 23. – С. 15–19.
- Анищенко И. Е. Газоны в городе: эколого-фитоценотический аспект // Экология фундаментальная и прикладная. Проблемы урбанизации: Матер. межд. науч.-практ. конф. – Екатеринбург, 2005. – С. 42–44.
- Анищенко И. Е. Итоги интродукции декоративных злаков в ботаническом саду-институте УНЦ РАН // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции: Матер. межд. науч. конф., посвященной 165-летию Сухумского ботанического сада и 110-летию Сухумского субтропического дендропарка Института ботаники АНА. – Сухум, 2006. – С. 42–44.
- Анищенко И. Е. Изучение дернообразующих злаков для создания газонов в г. Уфе // Урбоэкосистемы: Проблемы и перспективы развития: Матер. III межд. науч.-практ. конф. – Уфа, 2008. – С. 69–70.
- Анищенко И. Е., Голованов Я. М., Абрамова Л. М. Вопросы оптимизации растительности газонов в населенных пунктах Предуралья Республики Башкортостан // Аграрный вестник Урала. – 2011. – № 5 (84). – С. 50–52.
- Анищенко И. Е., Голованов Я. М., Жигунов О. Ю., Абрамова Л. М. Растительность газонов города Уфы (Республика Башкортостан) // Растительность России. – 2019. – № 36. – С. 25–40.
- Анищенко И. Е., Кучеров Е. В. Влияние некоторых экологических факторов на состав засорителей газонов в г. Уфе // Синтаксономия и динамика антропогенной растительности. Межвузовский науч. сб. – Уфа, 1986. – С. 117–124.
- Березуцкий М.А., Кашин А.С. Антропогенная трансформация флоры и растительности. – Саратов: Наука, 2008. – 100 с
- Газоны. Научные основы интродукции и использования газонных и почвопокровных растений. – М.: Наука, 1977. – 244 с.
- Гречушкина-Сухорукова Л. А. Дернообразующие злаки в Центральном Предкавказье: экология, интродукция, использование в озеленении: монография. – Ставрополь, 2019. – 536 с.
- Гречушкина-Сухорукова Л. А. Экологическая ситуация и особенности выращивания газонов в степной зоне России // Юг России: экология, развитие. – 2010. – Т. 5, № 3. – С. 23–32.
- Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). – Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. – 537 с.
- Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – Т. 2. – С. 1–266.

Мерзлякова И. Е. Флора сосудистых растений города Томска: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Томск: Томский ГУ, 1997. – 18 с.

Миркин Б. М., Анищенко И. Е. Градиентный анализ закономерностей состава спонтанных видов в сообществах газонов городов Башкирского Предуралья // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1994. – Т. 99, № 6. – С. 86–91.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М., 1962. – 378 с.

Синявский И. В. Жизнеспособность травостоя газонной растительности мегаполиса на примере г. Челябинска // Агропродовольственная политика России. – 2015. – № 1 (13). – С. 2–7.

Смирнова С. К. Современное состояние газонов и цветочно-декоративного оформления города Вологды // Молочнохозяйственный вестник. – 2012. – № 2 (6). – С. 5–11.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Наука, 1986. – 196 с.

Тюльдюков В. А., Кобозев И. В., Парахин Н. В. Газоноведение и озеленение населенных территорий / [Ред. В. А. Тюльдюков]. – М.: КолосС, 2002. – 264 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята // Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. – Ленинград: Наука, 1968. – 234 с.

Ямалов С. М., Мартыненко В. Б., Абрамова Л. М., Голуб В. Б., Баишева Э. З. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. – Уфа: Гилем, 2012. – 100 с.

C. Raunkiaer The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford: the Clarendon press, 1934. – 632 p.

Anishchenko I. E., Golovanov Ya. M., Zhigunov O. Yu., Abramova L. M. Features of the coenoflora of lawns in Ufa // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 93–100.

Lawns are the most important element of the modern urban landscape. They are made by planting grasses at specially prepared homogeneous plots. The coenoflora of Ufa lawns currently includes 112 species of higher plants from 90 genera and 26 families. The characteristic of coenoflora is given on the basis of the performed geobotanical descriptions. Classical floristical analysis of coenoflora is carried out for various floristic spectra: family-genus, biomorphological, horological, ecological, and phytosociological. An assessment of the economic significance of the species was also given. The adventive component of the coenoflora consisting of 29 species was analyzed individually. It accounts for 25.9 % of the total species composition. It is specified that indexes of adventization of coenoflora are relatively low in Ufa in comparison with many other coenofloras of large cities. It can be connected with nature of habitats (absence of soil cover movement and relatively dense cover of lawn grasses and, consequently, absence of soil areas not occupied by plants. Such conditions prevent growing of adventive species). Particularly aggressive invasive plant species (*Erigeron annuus*, *Hordeum jubatum*, *Solidago canadensis*) are recorded in the group of adventive species. The research proves that in large cities with great disruption of vegetation cover there is an increasing necessity of arranging high-quality lawn ground covers of different types, based on the correct selection of lawn species, optimal agricultural techniques. Ongoing processes that take place in the lawn plant communities should be considered.

Key words: coenoflora, lawns, Ufa, adventization.

Поступила в редакцию 10.12.19

Оценка влияния арbusкулярно-микоризных грибов на хозяйствственно ценные показатели лука репчатого

**Абдурашитов С. Ф.¹, Немтинов В. И.¹, Пузанова Е. В.^{1,2}, Грицевич К. С.¹, Белова И. В.¹,
Грунина Е. Н.¹, Абдураширова Э. Р.¹, Климчук А. В.¹**

¹Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма
Симферополь, Республика Крым, Россия

²Крымский федеральный университет имени В.И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия

asuleyman83@rambler.ru, nemtin2@mail.ru, kirill-gricevich@mail.ru, Belova_Irina80@mail.ru, elgrunina@mail.ru,
elvi-jadore@mail.ru, AlexColosok@yandex.com, 17obruchka@mail.ru

Лук *Allium cepa* L. – одна из основных овощных культур, активно используется в пищевой и консервной промышленности, современной медицине. Биохимический состав, как луковиц, так и зеленых листьев, в разные периоды роста изменяется в зависимости от сорта, экологических и агротехнических условий возделывания растений. Представители рода *Allium* обладают повышенной чувствительностью к наличию в почве арbusкулярной микоризы (AM) в связи с особенностями развития корней. Цель нашей работы: выявление эффективных ассоциаций грибов AM для повышения продуктивности и качества лука в условиях чернозема южного. Вегетационные и полевые опыты проводили с ассоциациями микоризных грибов и сортами лука из коллекции ФГБУН «НИИСХ Крыма». Первичную оценку коллекции ассоциаций грибов AM по интенсивности микоризной колонизации и накоплению фитомассы растения-накопителя проводили в сосудах со стерильным субстратом в условиях искусственного освещения. Полевые исследования проводили на черноземе южном карбонатном в 2019 году. Установлено, что ассоциация грибов AM M-9 значительно превосходит референт по обилию арbusкул на 13,3 %, а 1-16 – по обилию везикул на 11,1–13,3 % все остальные варианты в условиях вегетационного опыта. Сухая масса побегов лука имела существенную прибавку 11,7–19,7 мг/растение (38,8–65,8 %) от инокуляции ассоциациями AM S1-4, 1-16 и M-9. В полевом опыте показано положительное влияние ассоциации грибов AM 1-16 на накопление фитомассы в fazu начала формирования луковицы, урожайность лука репчатого сортообразцов Ялтинский плюс и линия 11А с прибавкой 0,69–0,8 г/растение (31,3–51,7 %) и 1,1–1,3 т/га (14,1–14,9 %) соответственно и увеличение содержания аскорбиновой кислоты на 18,5–24,4 % к контролю.

Ключевые слова: лук репчатый (*Allium cepa* L.), ассоциации грибов арbusкулярной микоризы, микоризная колонизация, продуктивность, биохимический состав луковиц.

ВВЕДЕНИЕ

Основой развития современного аграрного производства является разработка и использование технологий по его биологизации, обеспечение высокой продуктивности сельскохозяйственных культур и качества продукции при минимизации экономических затрат. В связи с этим вопросы минерального питания растений, их водообеспечения, улучшения иммунного статуса и защиты от различных форм стресс-факторов без значительной нагрузки на окружающую среду являются чрезвычайно актуальными. Нормальный рост и развитие почти всех растений зависит от развития в почвах гиф, образованных грибами арbusкулярной микоризы.

Арbusкулярная микориза (AM) или эндомикориза – наиболее распространенная разновидность симбиоза растений и микроорганизмов, образована грибами из отдела *Glomeromycota* (Schüßler et al., 2001; Brundrett, 2009). Более 80 % видов изученных растений вступают в мутуалистические отношения с грибами AM. Они широко представлены в почвах и способствуют улучшению минерального питания макросимбионтов (Harrison, 2002). В этой ассоциации гриб получает продукты фотосинтеза в форме углеводов и жирных кислот, а для растений AM повышает доступность неподвижных или труднорастворимых форм комплексных соединений азота, фосфора и других необходимых элементов с такими катионами как железо, алюминий и кальций (Dreyer et.al., 2019; Jiang et al., 2017; Keymer et

al., 2017). AM образуют обширную гифальную сеть, экстрарадикальный мицелий гриба поглощает питательные вещества из почвы, переносит их во внутрирадикальный мицелий корня хозяина и обменивает на углерод от хозяина (Bücking, Kafle, 2015; Bücking et al., 2016).

Грибы AM теоретически не обладают специфичностью установления симбиотических отношений с растениями, но на практике есть различия по эффективности взаимодействия между различными видами, сортами и изолятами макро- и микросимбионтов (Mycorrhizal..., 2002; Smith, Read, 2008). Также отмечено, что выделенные из различных биотопов штаммы грибов AM, применяемые на растениях совместно, способны лучше осваиваться в новых условиях и повышать продуктивность инокулированных растений, особенно в стрессовых условиях (Martínez-García et al., 2015).

Лук *Allium cepa* L. – одна из основных овощных культур, активно используется в пищевой промышленности и современной медицине (Борисенкова, 1993; Водянова, Алпысбаева, 2004). Зеленые листья лука являются источником минеральных элементов, попадающих в организм человека в виде ионов в сбалансированных концентрациях. Почва и другие многофакторные условия, сопровождающие процесс роста лука, влияют на его минеральный состав (Голубкина и др., 2009; Голубкина и др., 2015). Биохимический состав, как луковиц, так и его зеленых листьев в разные периоды роста изменяется в зависимости от сорта, экологических и агротехнических условий возделывания растений (Ананьина, Глухова, 1988; Kielak et al., 2006; Дудченко, 2009). Новые сорта и гибриды должны обладать ранним созреванием, высокой урожайностью, устойчивостью к болезням, хорошей сохранностью и небольшой изменчивостью морфологических признаков при концентрации сухих веществ в луковицах 7–10 % для салатных сортов и 11–18 % для острых (Nemtinov, Bondar, 2006).

Лук содержит витамины A, B1, B2, C, никотиновую и пантотеновую кислоты, является богатым источником диетических флавоноидов, а также F, P, Ca, Fe, Al, Cu, Zn, Mn. Лук обладает высокой антиоксидантной активностью, содержит эндогенные метаболиты, имеющие защитные эффекты против развития сердечно-сосудистых и неврологических заболеваний, рака и др., которые вызваны окислительным стрессом (Upadhyay, 2016; Miri, Roughani, 2018; Asemani et al., 2019).

Среди различных растений представители рода *Allium* обладают повышенной чувствительностью к наличию в почве микоризы в связи с особенностями развития корней (Deressa, Schenk, 2008; Mengel, Kirkby, 2011; Карузо и др., 2018). Многочисленные исследования по инокуляции растений семейства Луковых грибами AM выявили высокую эффективность, проявляющуюся в повышении продуктивности растений, как в обычных условиях, так и при воздействии стрессовых факторов (Jaime et al., 2008; Balandnazar, 2009; Galvan et al., 2011). В условиях чернозема южного таких исследований еще не проводили.

Цель настоящих исследований – выявление эффективных изолятов арbusкулярно-микоризных грибов для повышения продуктивности и качества лука.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы. Два сортообразца *Allium cepa* селекции ФГБУН «НИИСХ Крыма» – селекционная линия 11А (желтой окраски) и сорт Ялтинский Плюс фиолетовой окраски, ассоциации грибов AM S1-4 (использовали как референтный, эталон), 1-16, M-9, M-14.

Вегетационный опыт проводили в пластиковых сосудах объемом 0,5 л (Методические..., 1981; Лабутова, 2000). Субстратом была стерильная смесь песка и вермикулита (1:1 по объему) с добавлением ортофосфата кальция (1 г на кг субстрата), полив осуществляли питательным раствором Прянишникова. Семена высевали по 25 штук на сосуд. Инокулум грибов AM с нагрузкой не менее чем 20 колонизирующих единиц на семя вносили на 1 см глубже уровня семян. Растения выращивались в условиях искусственного освещения 20 кЛюкс с фотопериодом 16/8 часов (день/ночь). Оценку микоризации и влияния на морфометрические данные растений проводили через 80 суток после получения всходов. Повторность пятикратная.

Полевой опыт. Почвы экспериментальной и производственной базы ФГБУН «НИИСХ Крыма» представлены южным карбонатным черноземом. Агрохимические характеристики почвенного слоя 20 см до выращивания растений лука были следующими: содержание гумуса по Тюрину – 5,4 %, реакция pH 8,1, минерального азота $N\text{-NO}_3$ – 6,3 мг/100 г почвы, содержание подвижного фосфора P_2O_5 (по Мачигину) – 18,4 мг/100 г почвы, содержание обменного калия K_2O (по Мачигину) – 73,0 мг/100 г почвы. Растения лука выращивались на чистых (фоновых) почвах.

Инокулюм грибов АМ с нагрузкой не менее чем 20 колонизирующих единиц на семя вносили в борозды до посева семян. Семена высевались 15 марта в два ряда, с расстоянием 6–8 см вдоль рядов, которые были размещены 40 см друг от друга и 80 см между смежными рядами. Размещение делянок реномализированное в 3-х повторениях, площадь каждой делянки 2,04 м².

Лук выращивали на орошении с помощью системы капельного полива с поддержанием 70 % влажности от полной влагоемкости почвы. Под посадку лука вносили минеральные удобрения из расчета кг/га по действующему веществу: N – 80, P_2O_5 – 120 и K_2O – 45 под зяблевую вспашку и N – 80, P_2O_5 – 60 и K_2O – 20 при подкормках во время вегетации через систему капельного полива. Луковицы убирали при созревании, когда у 50 % растений наблюдалось полегание пера, при этом листья подсыхали.

Погодные условия. Температура и значения осадков, выраженные в виде среднего показателя, были следующими: в 3-й декаде марта +4,5 °C, в апреле максимальная температура в пределах 15,4–25,6 °C при минимальных показателях от 0,0 до –1,1 °C и средней 17,5 °C, осадков в мае 13 мм при 17,3 °C; в июне 70 мм при 23,3 °C и 20,7 мм в июле при 22,7 °C.

Лабораторные и статистические анализы. Для визуализации развития микоризы отрезки корней лука окрашивали черными чернилами (Vierheilig et al., 1998). Оценка микоризации проводилась под стереомикроскопом количественно по методике Травло (Trouvelot et al., 1986). Содержания сухого вещества в луковицах определяли по ГОСТу (33977-2016), общих сахаров и аскорбиновой кислоты: по Ермакову (Методы..., 1987). Математическая обработка данных проводилась по Доспехову (1985) с использованием пакета программ Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование влияния инокуляции ассоциациями грибов АМ лука репчатого сорта Ялтинский плюс на установление симбиоза и эффективность взаимодействия показало, что новые выделенные в 2016 году ассоциации обладают сравнимой с ассоциацией-референтом *Funneliformis mosseae* S1-4 встречаемостью и интенсивностью микоризной колонизации (МК) в пределах 70,7–85,9 % и 44,7–57,2 %/см корня соответственно (рис. 1). При этом ассоциация M-9 значительно превосходит референт по обилию арbusкул на 13,3 %, а 1-16 – по обилию везикул на 13,3 % все остальные варианты. Так как субстрат и семена растений были стерильны, в контроле без обработки микоризы не образовалось. Также не выявлено МК при внесении ассоциаций M-3, M-10 и M-13, которые далее не оценивались.

Измерение воздушно-сухой массы корней показало значительное увеличение во всех вариантах с ассоциациями грибов АМ по сравнению с неинокулированным контролем на 6,5–9,6 мг (50,6–74,8 %) (рис. 2). Сухая масса побегов лука в вариантах с грибами АМ S1-4, 1-16 и M-9 имела существенную прибавку 38,8–65,8 % (11,7–19,7 мг/растение). Растениям лука из-за их относительно редкой неразветвленной корневой системы с минимальными количеством корневых волосков (Miri, Roughani, 2018) очень необходим симбиоз с АМ. Микоризация способствовала увеличению массы корней при обработке исследуемыми ассоциациями, что является преимуществом при создании накопительной культуры на основе растений лука.

Ассоциация 1-16 была использована нами для оценки влияния внесения арbusкулярно-микоризных грибов на хозяйственно ценные показатели лука репчатого в условиях полевого опыта по существенно большему накоплению везикул за период времени 80 суток от всходов семян растения-накопителя по сравнению с другими ассоциациями.

Исследование в полевом опыте в фазу начала формирования луковицы выявило наличие МК во всех вариантах с частотой встречаемости МК 65,2–83,9 % и интенсивностью МК 30,4–41,7 %/см корня (рис. 3). При этом значительные изменения выявлены только у лука линии 11A, где с внесением ассоциации грибов AM 1-16 повысилась частота встречаемости МК на 17,5 % по сравнению с необработанным контролем. Также отмечено, что сорт Ялтинский плюс в условиях этого года лучше микоризовался относительно второго исследуемого сорта, согласно данных по интенсивности МК и обилию арbusкул.

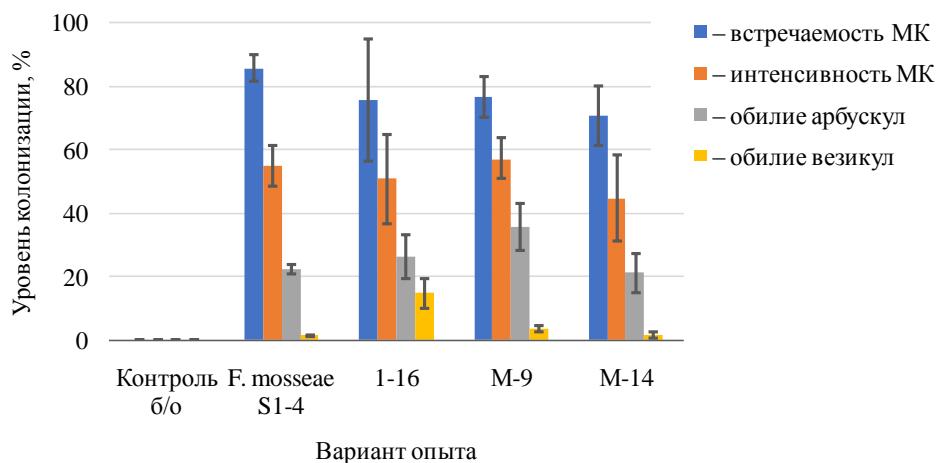


Рис. 1. Влияние обработки новыми ассоциациями грибов AM на колонизацию корней *Allium cepa* (вегетационный опыт, стерильный песок + вермикулит)
МК – микоризная колонизация.

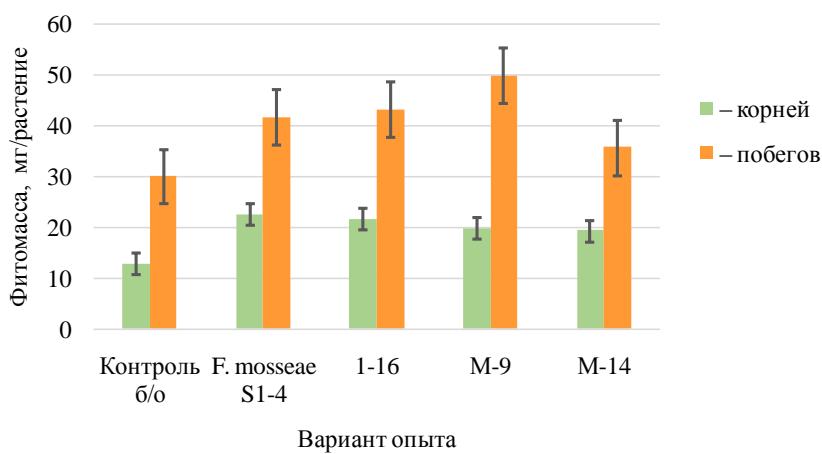


Рис. 2. Влияние обработки новыми ассоциациями грибов AM на массу корней и побегов *Allium cepa* (вегетационный опыт, стерильный песок + вермикулит)

Внесение ассоциации 1-16 способствовало получению прибавки как надземной массы побегов *A. cepa* в фазу начала формирования луковицы («лук на перо»), так и при сборе урожая (табл. 1). В целом, у обоих сортов повышалась высота побегов на 3,35–5,16

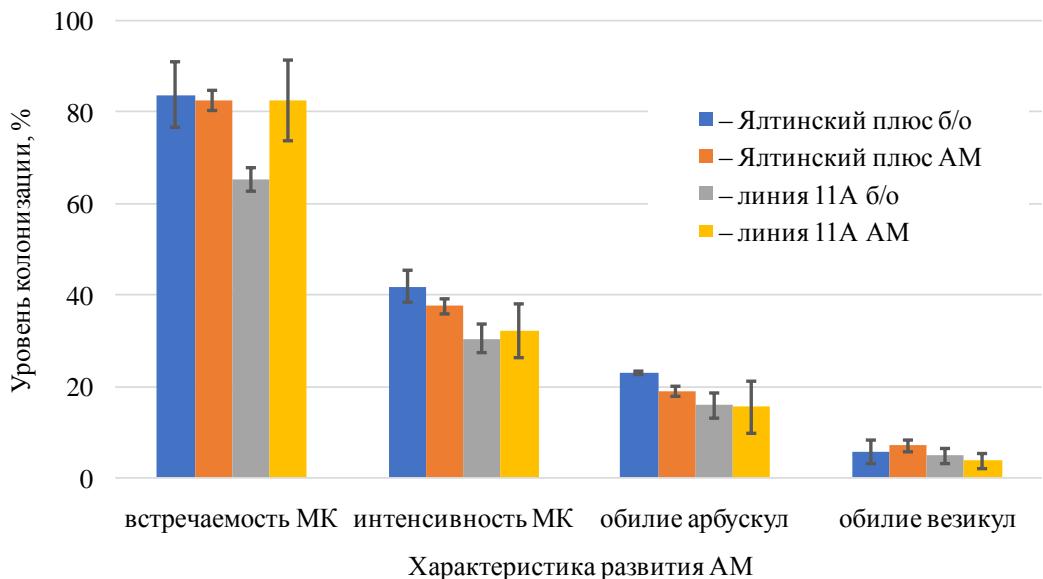


Рис. 3. Уровень микоризной колонизации лука репчатого разных сортов при внесении ассоциации грибов AM 1-16 (фаза начала формирования луковицы, полевой опыт, чернозем южный карбонатный, 2019)
AM – ассоциация AM грибов; б/о – без обработки, MK – микоризная колонизация.

Таблица 1

Влияние обработки ассоциацией грибов AM 1-16 на продуктивность растений лука репчатого (фаза начала формирования луковицы, полевой опыт, чернозем южный карбонатный, 2019 год)

Вариант опыта	Ялтинский плюс		Линия 11А	
	Высота побегов, см/растение	Сырая/сухая фитомасса, г/растение	Высота побегов, см/растение	Сырая/сухая фитомасса, г/растение
Контроль без обработки	47,93	45,27/1,55	50,52	44,97/2,21
Внесение AM грибов	53,09	61,68/2,35	53,87	54,94/2,90
HCP ₀₅	3,74	12,12/0,58	3,13	8,52/0,60

см/растение (6,6–10,8 %), сырая фитомасса на 9,97–16,14 г/растение (22,2–36,3 %), сухая фитомасса на 0,69–0,8 г/растение (31,3–51,7 %).

Урожайность лука увеличилась в результате внесения ассоциации грибов AM по двум сортам: у Ялтинского плюс на 1,1 т/га (14,1 %), линии 11 А на 1,3 т/га (14,9 %) (рис. 4).

Анализ полученных луковиц по среднему диаметру и высоте, индексу их формы, количеству и толщине в них сочных чешуй и количеству зачатков выявлял незначительные тенденции либо к увеличению либо к снижению показателей по сравнению с контролем. Стоит отдельно остановиться на некоторых показателях биохимического состава собранных луковиц, отраженных в таблице 2. Сорта имели разную реакцию на эти показатели. Содержание сухого вещества хоть и не значительно, но уменьшилось у сорта Ялтинский плюс на 0,55 %, а у линии 11А, наоборот, возросло на 1,40 % при внесении грибов AM. Содержание общих сахаров имело противоположные значения: повышалось на 0,45 % при внесении микоризных грибов под сорт с фиолетовой окраской и существенно снижалось у другого на 0,94 %. При этом растения обоих сортов, инокулированные микросимбионтами, аккумулировали значительно больше аскорбиновой кислоты в луковицах на 18,5–24,4 %

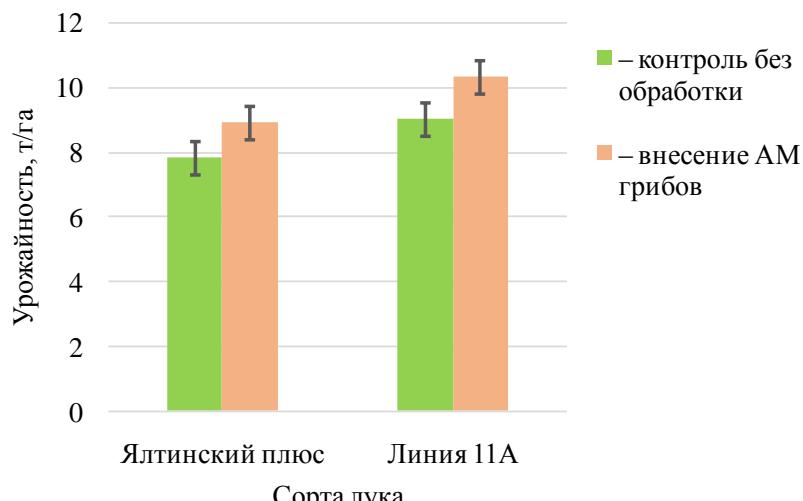


Рис. 4. Влияние ассоциации 1-16 на урожайность лука репчатого различных сортов (фаза спелости, полевой опыт, чернозем южный карбонатный, 2019 год)

Таблица 2
Влияние обработки ассоциацией грибов АМ 1-16 на содержание сахаров и аскорбиновой кислоты в луковицах (фаза спелости, полевой опыт, чернозем южный карбонатный, 2019 год)

Вариант опыта	Ялтинский плюс			Линия 11А		
	Сухое вещество, %	Содержание общих сахаров, %	Содержание аскорбиновой кислоты, мг/100 г	Сухое вещество, %	Содержание общих сахаров, %	Содержание аскорбиновой кислоты, мг/100 г
Контроль без обработки	9,25	8,43	6,85	10,05	9,49	8,80
Внесение АМ грибов	8,70	8,88	8,12	11,45	8,55	10,95
<i>HCP₀₅</i>	0,76	1,00	0,90	1,70	0,67	0,65

(1,27–2,15 мг/100 г). Следовательно повышалась пищевая ценность лука по этому показателю. Некоторые исследователи не получили изменений от внесения *Glomus intraradices* BEG140 в содержании аскорбиновой кислоты в луке, объясняя это малой общей концентрацией этого вещества (Mollavali et al., 2015). Однако, L. Nedorost и R. Pokluda (2012) проводя исследования влияния штаммов *G. mosseae* BEG95 и *G. intraradices* BEG140 на томатах выявили значительное увеличение уровня витамина С при солевом стрессе, которое отсутствовало в нормальных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Определено, что ассоциации грибов АМ активно колонизируют корни лука репчатого и значительно превосходят референт *F. mosseae* S1-4: M-9 – по обилию арbusкул на 13,3 %, 1-16 – по обилию везикул на 13,3 %. При этом сухая масса корней увеличивается на 50,6–74,8 % (6,5–9,6 мг) по сравнению с контролем. Ассоциация 1-16 выбрана для дальнейших исследований по способности образовывать большее количество везикул по сравнению с другими исследованными ассоциациями.

Показано положительное влияние ассоциации грибов АМ 1-16 на накопление фитомассы в фазу начала формирования луковицы и урожайность лука репчатого сортов Ялтинский плюс

и линия 11А с прибавкой 0,69–0,8 г/растение (31,3–51,7 %) и 1,1–1,3 т/га (14,1–14,9 %) соответственно в отличие от необработанного контроля. Установлено увеличение содержания аскорбиновой кислоты в луковицах обоих сортов лука при внесении АМГ на 1,27–2,15 мг/100 г (18,5–24,4 %) к варианту без обработки. Интенсивность микоризации при этом оставалась на уровне контроля.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0834-2019-0006.

Список литературы

- Ананьина М. Н., Глухова В. М. Особенности химического состава различных структур частей луковицы *Allium cepa* L. // Научно-техн. бюл. ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова. – 1988. – Вып. 180. – С. 50–57.
- Борисенкова Л. С. Лук и чеснок. – СПб, 1993. – 54 с.
- Водянова, О. С., Алпысбаева В. О. Репчатый лук. – Алматы: Изд-во Алейрон, 2004. – 40 с.
- Голубкина Н. А., Надежкин С. М., Агафонов А. Ф. Содержание железа, марганца, цинка и меди в луке репчатом коллекции ВНИИССОК // Вестник Ульяновской государственной сельхозакадемии. – 2015. – № 3. – С. 11–16.
- Голубкина Н. А., Агафонов А. Ф., Дудченко Н. С. Содержание микроэлементов в многолетних луках // Гавриш. – 2009. – № 5. – С. 18–21.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 352 с.
- Дудченко Н. С. Разработка элементов технологии для селекции на повышенное накопление химических элементов в овощной продукции многолетних луков: автореф. дисс. на соискание научн. степени канд. с.-х. наук: спец. 06.01.05 «Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений». – М., 2009. – 27 с.
- Дудченко Н. С., Голубкина Н. А., Агафонов А. Ф. Содержание микроэлементов в многолетних луках // Гавриш. – 2009. – № 5. – С. 18–21.
- Карузо Д., Голубкина Н. А., Середин Т. М., Селлитто В. Л. Использование арbusкулярных микоризных грибов при выращивании луковых культур // Овощи России. – 2018. – Вып. 3 (41). – С. 93–98.
- Лабутова Н. М. Методы исследования арbusкулярных микоризных грибов. – СПб.: Инновационный центр защиты растений ВИЗР, 2000. – 24 с.
- Методические рекомендации для курсов повышения квалификации научных сотрудников по сельскохозяйственной микробиологии. – Л., 1981. – 48 с.
- Методы биохимического исследования растений [Ред. А. И. Ермакова]. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430с.
- Продукты переработки фруктов и овощей. Методы определения общего содержания сухих веществ: ГОСТ 33977-2016. – [Введен 2016.10.25]. – М.: Стандартинформ, 2017. – 11 с.
- Asemani Y., Zamani N., Bayat M., Amirghofran Z. *Allium* vegetables for possible future of cancer treatment // Phytotherapy Research. – 2019. – P. 1–21.
- Bolandnazar S. The effect of mycorrhizal fungi on onion (*Allium cepa* L.) growth and yield under three irrigation intervals at field condition // Journal of Food, Agriculture and Environment. – 2009. – Vol. 7 (2). – P. 360–362.
- Brundrett M. C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // Plant and Soil. – 2009. – Vol. 320. – P. 37–77.
- Bücking H., Kafle A. Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in the Nitrogen Uptake of Plants // Current Knowledge and Research Gaps Agronomy. – 2015. – Vol. 5. – P. 587–612.
- Bücking H., Mensah J. A., Fellbaum C. R. Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis // Communicative & Integrative biology. – 2016. – Vol. 9 (1). – e1107684 (4 pages).
- Deressa T. G., Schenk M. K. Contribution of roots and hyphae to phosphorus up-take of mycorrhizal onion (*Allium cepa* L.) – a mechanistic modeling approach // Journal of Plant Nutrition and Soil Science. – 2008. – Vol. 171. – P. 810–820.
- Dreyer I., Spitz O., Kanonenberg K., Montag K., Handrich M. R., Ahmad S., Schott-Verdugo S., Navarro-Retamal C., Rubio-Meléndez M. E., Gomez-Porras J. L., Riedelsberger J., Molina-Montenegro M. A., Succurro A., Zuccaro A., Gould S. B., Bauer P., Schmitt L., Gohlke H. Nutrient exchange in arbuscular mycorrhizal symbiosis from a thermodynamic point of view // New Phytologist. – 2019. – Vol. 222. – P. 1043–1053.
- Galvân G. A., Kuyper T. W., Burger K. Genetic analysis of the interaction between *Allium* species and arbuscular mycorrhizal fungi // Theoretical and Applied Genetics. – 2011. – Vol. 122 (5). – P. 947–960.
- Harrison M. J., Dewbre G.R., Liu J. A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi // Plant Cell. – 2002. – Vol. 14. – P. 2413–2429.
- Jaime M. D. L. A., Hsiang T., McDonald M. R. Effects of Glomus intraradices and onion cultivar on *Allium* white rot development in organic soils in Ontario // Canadian Journal of Plant Pathology. – 2008. – Vol. 30. – P. 543–553.
- Jiang Y. Wang W., Xie Q., Liu N., Liu L., Wang D., Zhang X., Yang C., Chen X., Tang D., Wang E. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi // Science. – 2017. – Vol. 356. – P. 1172–1175.

Keymer A., Pimprikar P., Wewer V., Huber C., Brands M., Bucerius S. L., Delaux P. M., Klingl V., Röpenack-Lahaye E., Wang T. L., Eisenreich W., Dörmann P., Parniske M., Gutjahr C. Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi // eLife.29107. – 2017. – Vol. 6.

Kielak E., Grzegorzewska M., Gawronski H. Levels of abscisic acid in onion during storage and bulb storability as influenced by weather conditions during growing season and bulb maturity at harvest // Vegetable crops research bulletin. Research inst. of vegetable crops. – 2006. – Vol. 64. – P. 51–65.

Martínez-García L. B., Ochoa-Hueso R., Manrique E., Pugnaire F. I. Different mycorrhizal fungal strains determine plant community response to nitrogen and water availability // Journal of Plant Nutrition and Soil Science. – 2015. – Vol. 78 (1). – P. 146–154.

Mengel K., Kirkby E. A. Review: Beneficial Effects of the Mycorrhizal Fungi for Plant Growth // Journal of Applied Environmental and Biological Sciences. – 2011. – Vol. 1 (9). – P. 310–319.

Miri S. M., Roughani A. *Allium* species growing in Iran: Chemical compositions and pharmacological activity // Conference: The First National Congress and International Fair of Medicinal Plants and Strategies for Persian Medicine that Affect Diabetes. – Mashhad, 2018.

Mollavali M., Bolandnazar S., Nazemieh H., Zare F., Aliasgharzad N. The effect of mycorrhizal fungi on antioxidant activity of various cultivars of onion (*Allium cepa* L) // International Journal of Biosciences. – 2015. – Vol. 6 (1). – P. 66–79.

Mycorrhizal Technology in agriculture: from genes to bioproducts. Ed. by Gianinazzi S., Schupp H., Bareja J. M., Hasalwandter K. – Bazel: Springer, 2002. – 296 p.

Nedorost L., Pokluda R. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on tomato yield and nutrient uptake under different fertilization levels // Acta universitatis agriculturae et silviculturae mendelianae brunensis. – 2012. – Vol. LX (8). – P. 181–186.

Nemtinov V., Bondar A. Yaltinskyi Mestnyi old onion variety with therapeutic properties // Vegetable Crops Research Bulletin. – Poland, 2006. – Vol. 64. – P. 201–205.

Schüßler A., Schwarzott D., Walker C. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution // Mycology. – 2001. – Vol. 105. – P. 1413–1297.

Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis [3d ed.]. – London: Academic Press, 2008. – 815 p.

Trouvelot A., Kough J. L., Gianinazzi-Pearson V. Mesure du taux de mycorhization VA d'un système radiculaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle // Physiological and genetical aspects of mycorrhizae (eds. Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S.). – 1986. – P. 217–221.

Upadhyay R. K. Nutraceutical, pharmaceutical and therapeutic uses of *Allium cepa*: A review // International Journal of Green Pharmacy. – 2016. – Vol. 10 (1). – P. 46–64.

Vierheilig H., Coughlan A. P., Wyss U., Piché Y. Ink and Vinegar, a Simple Staining Technique for Arbuscular-Mycorrhizal Fungi // Applied and Environmental Microbiology American Society for Microbiology. – 1998. – Vol. 64 (12). – P. 5004–5007.

Abdurashytov S. F., Nemtinov V. I., Puzanova E. V., Gritsevich K. S., Belova I. V., Grunina E. N., Abdurashytova E. R., Klimchuk A. V. Evaluation of the influence of arbuscular mycorrhizal fungi on economically valuable indicators of onion // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 101–108.

Allium cepa L. is one of the main vegetable crops. It is actively used in food industry and medicine. The biochemical composition of plants, both bulbs and green leaves, in different periods of growth changes depending on the variety, environmental and agrotechnical conditions of plant cultivation. Representatives of the genus *Allium* are highly sensitive to the presence of arbuscular mycorrhiza (AM) in soil due to root development features. The aim of our work was to identify effective associations of AM fungi to increase the productivity and quality of onions in the conditions of southern chernozem. Pot and field experiments were carried out with associations of AM fungi and onion varieties from the collection of the Research Institute of Agriculture of Crimea. The initial assessment of the AM fungi collection was conducted in the pot with a sterile substrate under artificial lighting conditions according to the intensity of mycorrhizal colonization and the accumulation of phytomass of the storage plant. Field studies were carried out on southern carbonate chernozem in 2019. It is established that the AM fungi association M9 significantly exceeds the referent in the arbuscules abundance by 13.3 %. Association 1–16 showed the most considerable abundance of vesicles, which was 11.1–13.3 % higher than other variants of this experiment. The dry mass of onion shoots had a significant increase of 11.7–19.7 mg per plant (38.8–65.8 %) from inoculation by associations AM S1-4, 1-16 and M9. The positive effect of the AM fungi association 1-16 on the accumulation of phytomass in the onset phase of bulb formation and onion productivity of the onion variety Yaltinskiy plus and line 11A with an increase by 0.69–0.8 g / plant (31.3–51.7 %) and 1.1–1.3 t / ha (14.1–14.9 %), respectively, and an increase in the content of ascorbic acid by 18.5–24.4 % to the variant without treatment are shown.

Key words: onion, AM fungi associations, mycorrhizal colonization, productivity, biochemical composition of bulbs.

Поступила в редакцию 15.01.20

Сезонная изменчивость таксоцена Mollusca рыхлых грунтов контактной зоны реки Черной и Севастопольской бухты (Юго-Западный Крым)

Макаров М. В.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
mihaliksevast@inbox.ru

В работе впервые проанализирована сезонная динамика видового состава, численности и биомассы моллюсков, обитающих в контактной зоне реки и моря и одновременно в устье реки Черная и кутовой (вершинной) части Севастопольской бухты (Черное море), формирующих эстуарий. Также изучено распределение моллюсков в зависимости от солености воды – по мере впадения реки в бухту их количество видов, численность и биомасса в целом увеличиваются. В реке Черная соленость играет более важную роль для распространения моллюсков, чем температура. Состав таксоцена Mollusca в исследуемом районе достаточно разнообразен и включает в себя 22 вида, относящихся к 3 классам: Polyplacophora, Bivalvia и Gastropoda. Наибольшее количество видов отмечено в октябре, мае и августе, наименьшее – в зимние месяцы. Количественные показатели (численность и биомасса) таксоцена Mollusca в среднем в данном районе так же довольно высокие по сравнению с вершиной Севастопольской бухты в 2006–2007 годы. Доминирующим видом по численности является брюхоногий моллюск *Hydrobia acuta*, по биомассе – двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum*. Сезонный максимум численности Mollusca приурочен к теплому периоду (конец весны – лето), минимум к холодному (конец осени – зима), что связано с преобладанием в этом районе теплолюбивых видов. В сезонной динамике биомассы моллюсков максимум был отмечен в летний сезон, минимум наблюдался весной. Показаны некоторые межгодовые изменения, произошедшие в таксоцене Mollusca в устье данной реки. Отмечено в целом сокращение численности моллюсков, увеличение численности гидробионт на станции 1 и уменьшение этого показателя на станции 2. Определена трофическая структура таксоцена Mollusca. Она весьма разнообразна и включает в себя 6 групп, с преобладанием фитофагов, детритофагов и сестонофагов.

Ключевые слова: устье реки, вершина бухты, Mollusca, соленость, температура, динамика, распределение, структура.

ВВЕДЕНИЕ

Контактная зона «река – море» интересна тем, что в ней происходит смешение речных (пресных) и морских (соленых) вод. Если река в море впадает не резко, а плавно, то создаются своеобразные эстуарные условия, где смешивание вод, а значит, и изменения солености, происходят постепенно. Соответственно меняется и фауна, в частности, такой массой группы как Mollusca. В Юго-Западном Крыму (окрестности Севастополя) в месте впадения реки Чёрная в кутовую часть Севастопольской бухты сформировался единственный на крымском побережье Черного моря естественный эстуарий со специфическими условиями, прежде всего, гидрохимического режима и особым экотоном – переходом между биотами реки и бухты. Севастопольская бухта является крупнейшей в юго-западном Крыму. Ее длина составляет 7,5 км, максимальная ширина 1 км. Бухта занимает площадь 7,96 км², максимальная глубина 20 м. Река Чёрная имеет длину 41 км, площадь водосбора 436 км². Она относится к типу рек с паводковым режимом. Основная часть стока (до 80 %) приходится на зиму и весну. Севастопольская бухта открыта только западным ветрам, которые могут образовывать сильные нагонные течения. Таким образом, степень ее водообмена определяется сгонно-нагонными явлениями и речным стоком, опресняющим вершину бухты (Павлова, Овсяный, Гордина, 1999). Фактически морское устье реки Черной является Инкерманским лиманом – затопленной частью Инкерманской долины длиной 0,6 км. Его происхождение следует считать лиманно-бухтовым или бухтовым, антропогенно-

измененным. Глубина составляет 2–3,5 м, далее вверх по течению реки уменьшается до 0,5 м (Миньковская, Демидов, 2015). Исследования сезонной динамики фауны моллюсков в этой акватории проводились ранее, однако они касались или только кутовой (вершинной) части бухты (к тому же на другой глубине – 1,5 м), или только устья реки Черной, при этом в устье реки изучались лишь видовой состав и численность Mollusca (Макаров, 2014; Макаров, 2018а). В сезонном аспекте одновременные исследования (в устье реки и куту бухты) видового состава, численности и биомассы Mollusca ранее не проводили.

Цель данной работы – исследование таксоцена Mollusca рыхлых грунтов контактной зоны «река – море» в сезонном аспекте.

Задачи: определить видовой состав, рассчитать численность и биомассу Mollusca в различных участках контактной зоны, включающей реку Черная, морское устье реки и вершину Севастопольской бухты; проанализировать распределение моллюсков в зависимости от солености и температуры воды; изучить сезонную динамику качественных и количественных показателей в таксоцене Mollusca, а также их межгодовые изменения; определить трофическую структуру данного таксоцена.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район отбора проб находился в Юго-западном Крыму в окрестностях Севастополя (рис. 1).

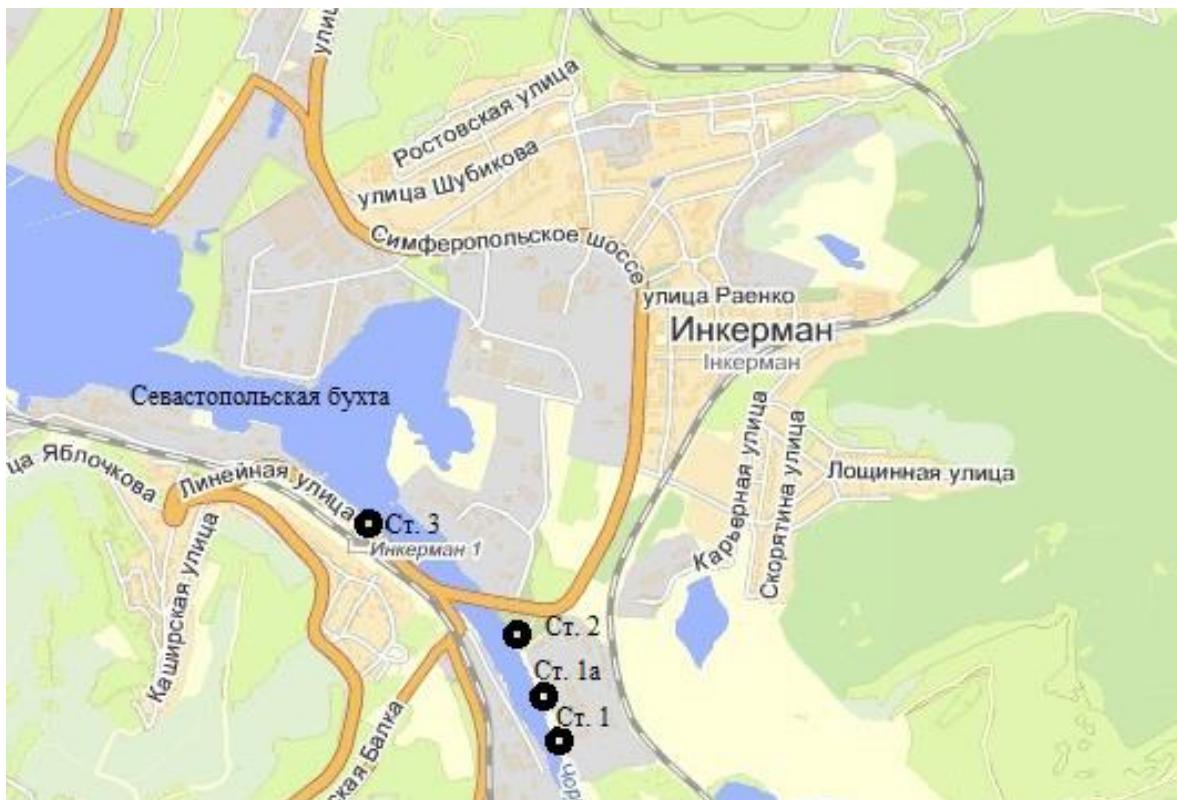


Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием расположения станций отбора проб

Материал собирали ручным дночерпателем площадью захвата $0,04 \text{ м}^2$ с сентября 2010 года по август 2014 года в районе устья реки Черной на рыхлых грунтах с глубины 0,1 м в двух повторностях. Станция 1 расположена условно в реке Черной ($44^{\circ}35'59,9''\text{N}$; $33^{\circ}36'23,5''\text{E}$). На ней пробы брали лишь с ноября 2010 года по декабрь 2012 года. Станция 2 находится в морском устье реки Черной, в 400–500 м западнее станции 1, возле

автомобильного моста ($44^{\circ}36'17,2''\text{N}$; $33^{\circ}36'12,1''\text{E}$). Всего взято 112 проб (46 проб на станции 1 и 66 проб на станции 2, табл. 1).

Таблица 1
Объем собранного материала по станциям и годам исследования

Ст. 1		Ст. 1а	Ст. 2		Ст. 3
2010–2014 гг.	2018–2019 гг.	2018 г.	2010–2014 гг.	2018–2019 гг.	2018–2019 гг.
46	14	2	66	14	14

В период с марта 2018 года по ноябрь 2019 года нами отобраны пробы одновременно на этих 2 станциях и еще на одной (станция 3), расположенной в вершине Севастопольской бухты ($44^{\circ}36'28,4''\text{N}$; $33^{\circ}35'53,5''\text{E}$), в различные сезоны на одинаковой глубине (0,1 м). Кроме того, в мае 2018 года дополнительно отобраны 2 пробы на станции 1а, расположенной в устье реки Черной между станциями 1 и 2 ($44^{\circ}36'06,3''\text{N}$, $33^{\circ}36'12,1''\text{E}$). Взято 44 пробы. За оба периода исследований – 156 проб. В лабораторных условиях грунт промывали через сито размером ячей 0,5 мм, отбирали моллюсков, определяли их видовой состав, считали количество, взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,001 г, затем рассчитывали численность и биомассу на m^2 . Классификацию Mollusca приводили в соответствии с мировым реестром морских видов World Register of Marine Species (www.marinespecies.org). Температуру воды измеряли термометром, а соленость – соленомером Sension 5. Трофическую структуру моллюсков определяли по (Киселева, 1981; Чухчин, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За оба периода наших исследований отмечено 22 вида Mollusca, из них 13 видов относится к классу Gastropoda, 8 видов к Bivalvia и 1 вид к Polyplacophora (табл. 2). Ювенильные представители рода *Tritia*, не определенные нами до вида, очевидно относятся к одному из трех обнаруженных видов этого рода, поэтому в общем количестве видов они отдельно не учтены. Голожаберник (Nudibranchia) нами не определен и в подсчетах фигурирует как один вид.

Преобладают как эвритопные виды: *M. lineatus*, *M. galloprovincialis*, *B. reticulatum*, виды рода *Rissoa* и *T. pilus*, так и предпочитающие рыхлые грунты виды родов *Abra* и *Tritia*, а также *C. glaucum*, *Ch. gallina* и *H. acuta*. Гидробия к тому же тяготеет к кутовым частям бухт и заливов, устойчива к дефициту кислорода, эвригалинная и эвритермная (Справочник, 1966; Чухчин, 1984). Следует отметить представителей семейства Pyramidellidae – *P. indistincta* и *P. interstincta*. Это достаточно редкие виды в Черном море, больше предпочитающие твердые субстраты (Макаров, Ковалева, 2017; Макаров, 2018b). Обнаружен и относительно недавний вселенец в Черное море – *A. kagoshimensis*. Анадара в Севастопольской бухте впервые была отмечена в начале 2000-х годов; этот вид также предпочитает рыхлые грунты (Ревков, 2016). В ноябре 2019 года ювенильные экземпляры *A. kagoshimensis* впервые отмечены нами в устье реки Черной на ст. 2. В вершине Севастопольской бухты в 2006–2007 годы было найдено 25 видов Mollusca, в том числе анадара, а также еще один вселенец *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и некоторые другие виды (Макаров, 2018a).

Средняя численность Mollusca в 2010–2014 годы составила 4933 ± 425 экз./ m^2 , в 2018–2019 годы – 2334 ± 216 экз./ m^2 , что, вероятно, связано с меньшим количеством проб. По численности значительно преобладает *H. acuta*. Только гидробия обнаружена нами на всех станциях. На станции 1, где соленость воды минимальная (в среднем 3,5 %о ранее и 9,5 %о сейчас), явно преобладает только этот вид (469 экз./ m^2 и 1654 экз./ m^2) и лишь в незначительных количествах встречены еще *A. segmentum*, *C. glaucum* и *P. interstincta*. На станции 1а (соленость 16,8 %о) в мае 2018 года найдена лишь гидробия со средней численностью 7363 экз./ m^2 . На станции 2 за весь исследуемый период обнаружено 22 вида моллюсков (в 2018–

Таблица 2

Видовой состав, средняя численность ($N_{cp.}$) и средняя биомасса ($B_{cp.}$) Mollusca в контактной зоне «река – море»

Вид	$N_{cp.}$, 2010–2014 гг., ст.1/ст.2	$N_{cp.}$, 2018–2019 гг., ст.1/ст.2/ст. 3	$B_{cp.}$, 2018–2019 гг. ст.1/ст.2/ст. 3
Bivalvia			
<i>Abra nitida</i> (O. F. Muller, 1776)	0/33	0/0/5	0/0/0,02
<i>A. segmentum</i> (Recluz, 1843)	4/695	39/257/100	2,505/36,61/0,54
<i>Abra</i> sp. (juv.)	0/62	0/0/0	0/0/0
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	0/1	0/4/2	0/0,003/10,36
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguiere, 1789)	1/159	13/261/14	3,59/226,795/0,45
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	0/1	0/0/0	0/0/0
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	0/72	0/100/668	0/0,75/6,655
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	0/1	0/5/134	0/0,005/193,17
Polyplacophora			
<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1757)	0/1	0/0/0	0/0/0
Gastropoda			
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1778)	0/13	0/0/71	0/0,007/0,86
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	469/8230	1075/2032/1438	1,69/3,195/0,83
<i>Parthenina indistincta</i> (Montagu, 1808)	0/0	0/0/0	0/0/0
<i>P. interstincta</i> (J. Adams, 1797)	0/56	2/9/2	0,002/0,009/0,002
<i>Rissoa membranacea</i> (J. Adams, 1800)	0/0	0/0/2	0/0,03/0,02
<i>R. parva</i> (da Costa, 1778)	0/4	0/0/11	0/0/0,01
<i>R. splendida</i> Eichwald, 1830	0/1	0/0/2	0/0/0,002
<i>Tritia neritea</i> (Linnaeus, 1758)	0/11	0/0/14	0/0/1,82
<i>T. pellucida</i> (Risso, 1826)	0/45	0/0/5	0/0/0,7
<i>T. reticulata</i> (Linnaeus, 1758)	0/4	0/0/0	0/0/0
<i>Tritia</i> sp. (juv.)	0/2	0/0/9	0/0/0,22
<i>Setia turriculata</i> Monterosato, 1884	0/0	0/0/5	0/0/0,05
<i>Nudibranchia</i> gen. sp.	1/1	0/0/0	0/0/0
Всего	475/9391	1129/2668/2454	7,78/267,42/213,61

2019 годы – 9 видов). Здесь соленость в среднем составила в разные периоды исследований 13,5 % и 12,4 %. Средняя численность была 9391 экз./м² в 2010–2014 годы и 2668 экз./м² в настоящее время. По этому показателю также преобладают гидробии (8230 и 1781 экз./м² в 2010–2014 годы и 2018–2019 годы соответственно). Из других видов выделяются двустворки: *A. segmentum*, *C. glaucum* и *M. lineatus*. На станции 3 (средняя соленость 17,2 %) в 2018–2019 годы отмечено 16 видов моллюсков, то есть от реки к бухте их количество в 2018–2019 годы (одинаковое количество проб) увеличивается. Средняя численность составила 2454 экз./м², из них *H. acuta* – 1438 экз./м². Таким образом, гидробии доминируют по численности на всех станциях в данном районе. За последние годы их численность на станции 1 увеличилась, а на станции 2 уменьшилась. Возможно, это связано с межгодовыми флюктуациями солености и обилия гидробий, а также разным количеством проб. Следует отметить, что на такой малой

глубине (0,1 м) происходят кратковременные (вызванные сгонно-нагонными явлениями) и сезонные (вызванные сезонными гидрологическими изменениями) колебания уровня реки, поэтому места отбора проб периодически оказываются то в воде, то на суше, то есть фактически это не только контактная зона река – море в горизонтальной плоскости, но и суша – река в вертикальной. Средняя численность Mollusca в вершине бухты в 2006–2007 годы была меньше и составила всего 1107 экз./м² (Макаров, 2018а).

Средняя биомасса моллюсков в данном районе достаточно высокая и составила 157±11 г/м². По этому показателю доминирует крупная двустворка *C. glaucum* (73,5 г/м²). Этот вид в Черном море характерен для биоценозов песка и ракушечника, а также илистых грунтов и отличается эвригалинностью (Справочник, 1966). Церастодерма доминирует на станциях 1 и 2 (3,6 г/м² при средней биомассе всех моллюсков 7,8 г/м² и 227 г/м² при средней биомассе всех моллюсков 267 г/м² соответственно). На станции 3 явно доминирует *M. galloprovincialis* (средняя биомасса мидии 193 г/м², всех моллюсков 214 г/м²). Возможно, это связано с наличием большого количества органики в Севастопольской бухте, что благоприятно для обитания этого моллюска-сестонофага (Миронов, 2003). Это подтверждают и обнаружения мидий в больших количествах в других районах Севастопольской бухты (Макаров, 2018б). Средняя биомасса моллюсков в кутовой части бухты в 2006–2007 годы была лишь 71 г/м² (Макаров, 2018а).

Минимальное количество видов (3) было отмечено зимой: в декабре 2010 года, феврале 2011 года, январе 2012 года и феврале 2013 года. Максимальное количество видов обнаружено в октябре 2012 года (10), мае 2018 года и августе 2019 года (по 11).

Сезонная динамика численности Mollusca на ст. 1 не совсем четкая и больше зависит не от температуры воды, а от ее солености (рис. 2 и 3).

Вероятно, это связано с достаточно низкой соленостью в реке Черная, которая, по всей видимости, является здесь более значимым лимитирующим фактором для моллюсков, чем температура воды.

Сезонная динамика численности моллюсков в устье реки Черная в целом совпадает с изменениями температуры воды и меньше связана с соленостью (рис. 4 и 5).

Максимальная численность и температура отмечены летом. Повышение численности Mollusca в этот период связан в основном с брюхоногим моллюском *H. acuta*, который размножается весной – в апреле и мае и в несколько меньшей степени с двустворчатыми моллюсками – *A. segmentum* и *C. glaucum*. Эти виды размножаются летом (Чухчин 1984; Справочник, 1966). Осенью и особенно зимой, а также ранней весной численность моллюсков сокращается. Температура воды в этот период падает, а холодолюбивых видов, таких как *R. splendida* и *M. galloprovincialis*, в устье реки Черная встречено очень мало.

В 2018–2019 годы в сезонной динамике численности моллюсков в целом в контактной зоне «река – море» весной и летом отмечены максимальные показатели, а осенью и зимой минимальные (рис. 6).

Весной увеличение численности происходит в основном за счет гидробий, летом больше благодаря двустворкам – *A. segmentum*, *C. glaucum* и *M. lineatus*. Митилястер также размножается летом (Заика и др., 1990). Различия в численности по станциям связаны с преобладаниями на них разных видов. Такая высокая численность моллюсков, особенно на станции 2 в августе обусловлена увеличением данного показателя у большинства отмеченных видов в это время из-за их размножения.

В сезонной динамике биомассы моллюсков в среднем отмечены апрельский минимум и августовский максимум (рис. 7).

Однако, по станциям есть различия. Так, на станции 1 минимум наблюдался в мае в пик размножения гидробий, когда было много молоди, а максимум в августе за счет церастодермы. На станции 2 минимальная биомасса моллюсков в январе, максимум в августе благодаря *A. segmentum*. На станции 3 минимум в марте, максимум в мае из-за вспышки биомассы мидий.

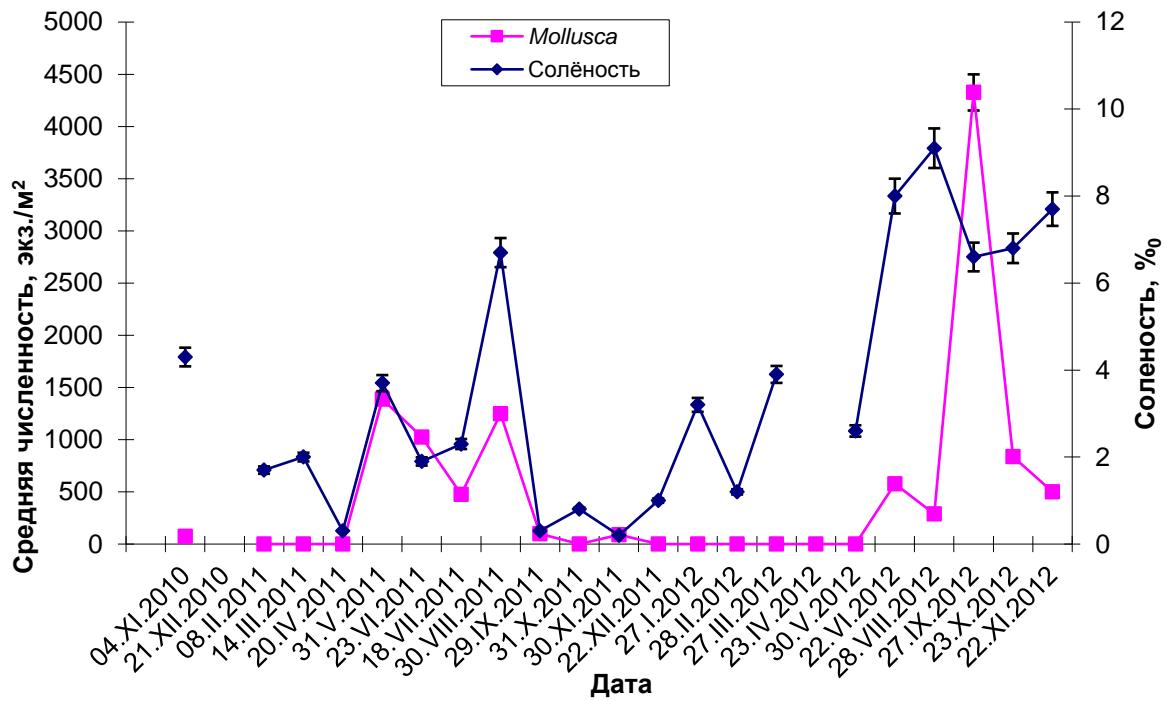


Рис. 2. Сезонная и межгодовая изменчивость средней численности Mollusca и солености воды на станции 1 в 2010–2014 годы

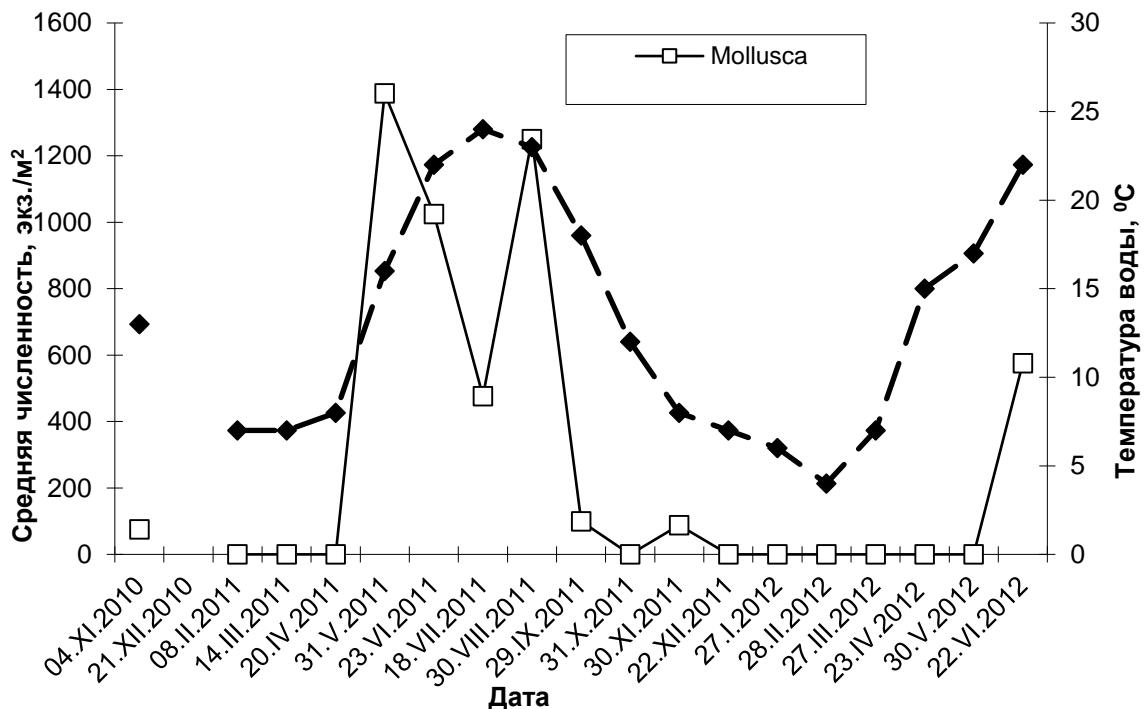


Рис. 3. Сезонные и межгодовые изменения средней численности Mollusca и температуры воды на станции 1

Сезонная изменчивость таксоцена Mollusca рыхлых грунтов контактной зоны реки Черной и Севастопольской бухты (Юго-Западный Крым)

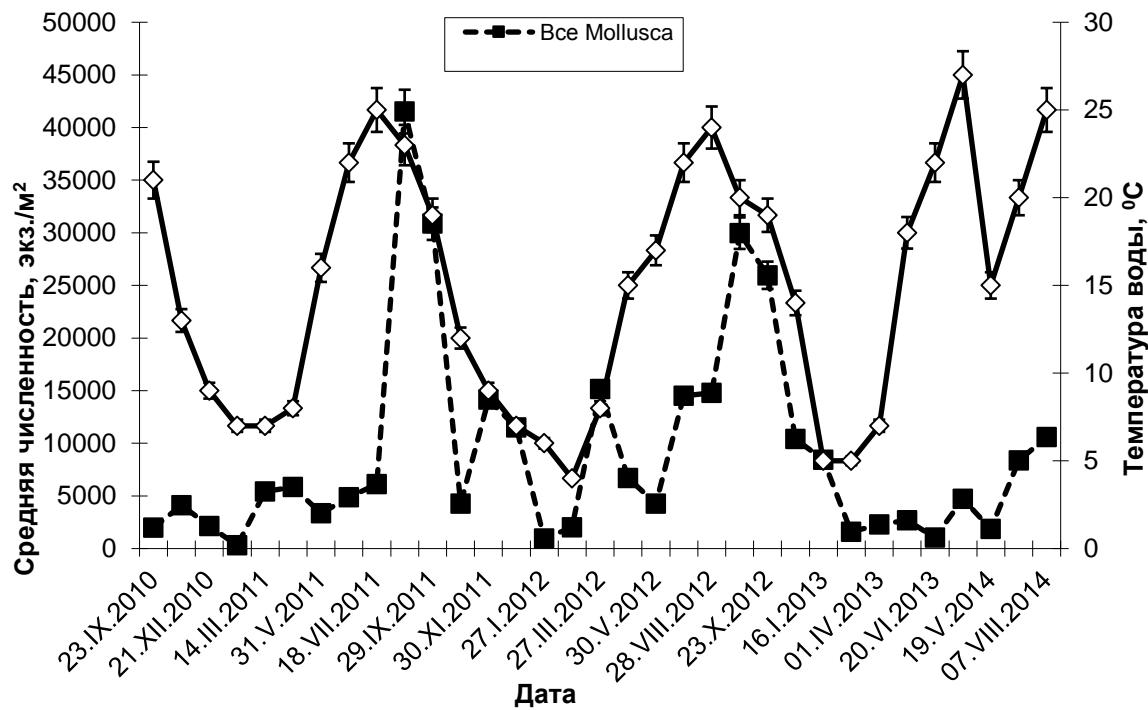


Рис. 4. Сезонная и межгодовая динамика средней численности Mollusca и температуры воды на станции 2 в 2010–2014 годы

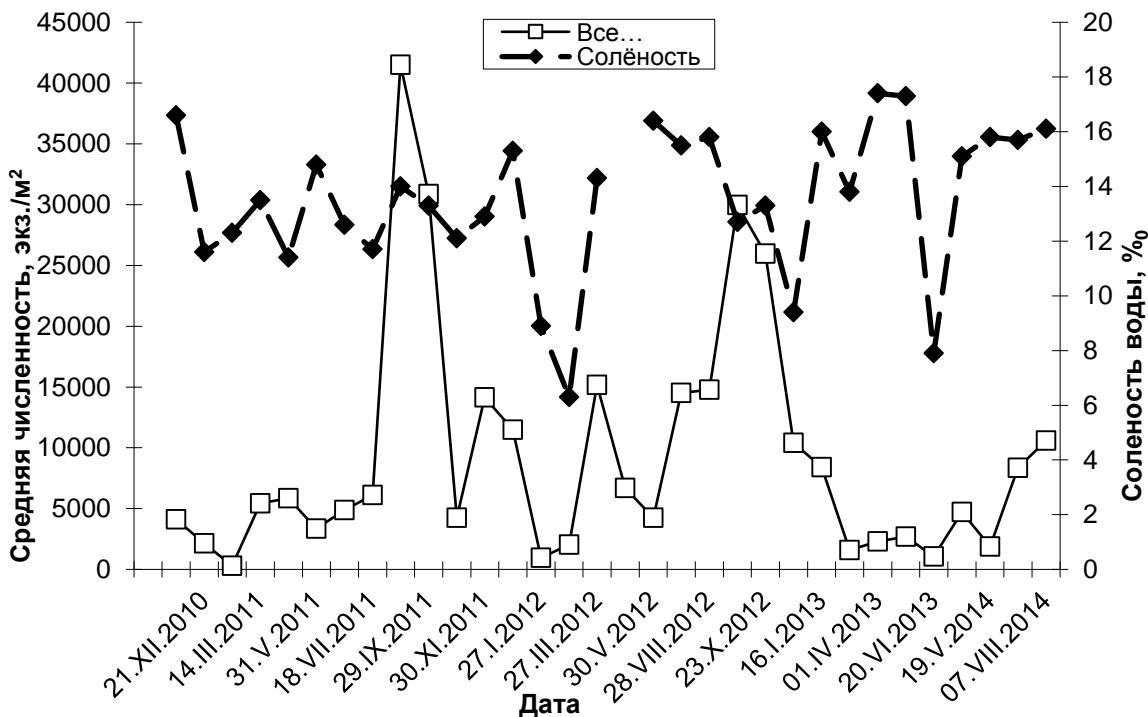


Рис. 5. Сезонная и межгодовая динамика средней численности Mollusca и солености воды на станции 2

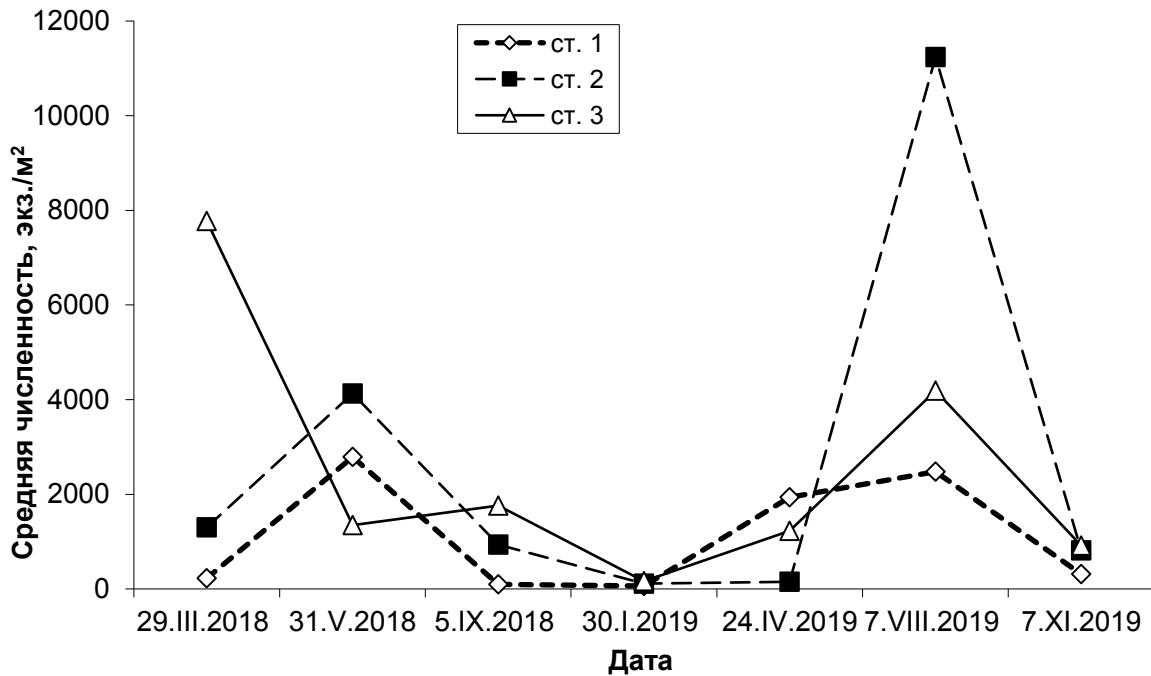


Рис. 6. Сезонная динамика численности Mollusca в контактной зоне «река – море» в 2018–2019 годы

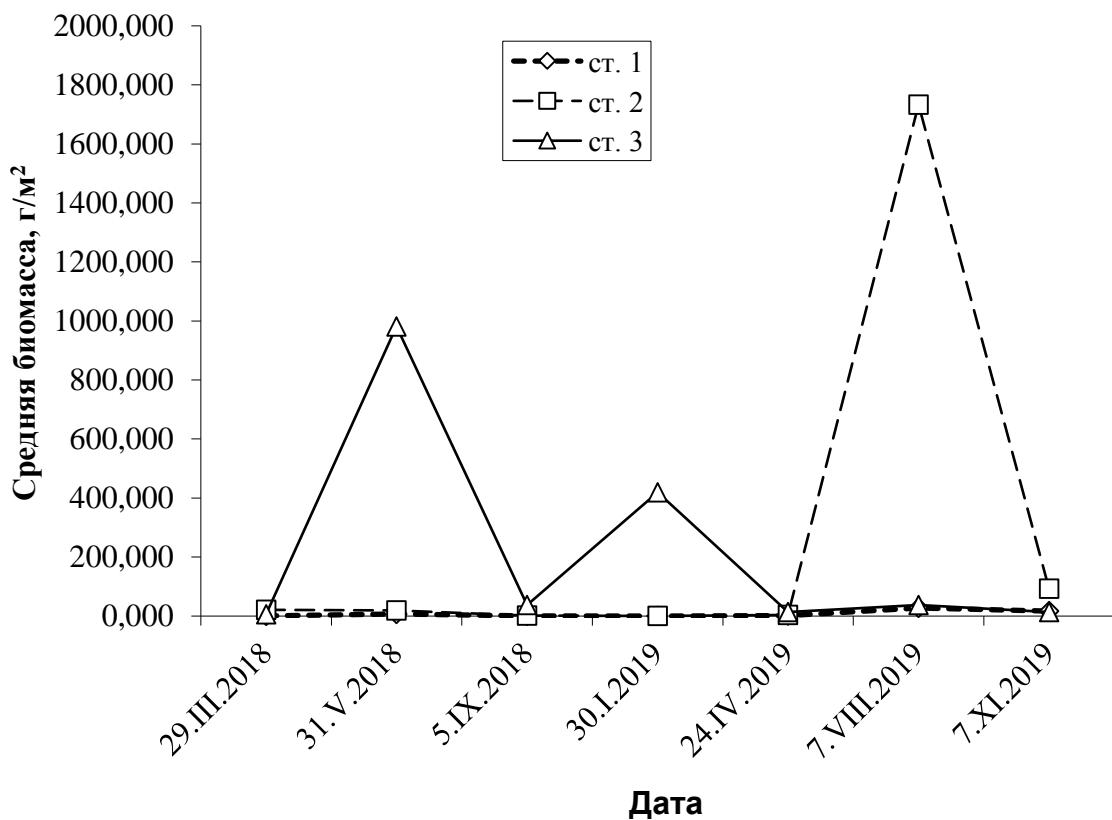


Рис. 7. Сезонная динамика биомассы в контактной зоне «река – бухта»

Трофическая структура таксоцена Mollusca весьма разнообразна. Представлены такие группы, как фитофаги и сестонофаги (по 5 видов), детритофаги и падальщики (по 4 вида), эктопаразиты (2 вида) и полифаг (1 вид). Преобладание фитофагов и сестонофагов может говорить о наличии большого количества микроводорослей и органики в данном районе. По численности преобладают детритофаги благодаря *H. acuta*, так как на рыхлых грунтах много детрита. По биомассе доминируют сестонофаги за счет крупных двустворчатых моллюсков-фильтраторов. Сезонная динамика данных видов обуславливает изменчивость и трофической структуры всего таксоцена. Так, при повышении численности гидробий весной и летом увеличивается численность детритофагов, при повышении биомассы двустворок летом увеличивается биомасса сестонофагов. Осенью и, особенно, зимой эти показатели уменьшаются.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В контактной зоне «река Черная – Севастопольская бухта» в 2010–2019 годы отмечено 22 вида Mollusca, из них 13 видов относится к классу Gastropoda, 8 видов – к Bivalvia и 1 вид – к Polyplacophora.

Средняя численность Mollusca составила в 2010–2014 годы – 4933 экз./м², в 2018–2019 годы – 2334 экз./м², что, вероятно, связано с меньшим количеством проб. По численности преобладает *Hydrobia acuta*. Средняя биомасса моллюсков – 157 г/м². Доминирует *Cerastoderma glaucum*. Эти показатели несколько выше, чем в вершинной части Севастопольской бухты в 2006–2007 годы. По мере повышения солености от реки к бухте в среднем неуклонно увеличивается количество видов, численность и биомасса моллюсков, хотя в отдельные месяцы это может не соблюдаться.

Сезонный максимум количества видов отмечен в мае, августе и октябре, минимум – в зимние месяцы. Максимальная численность Mollusca приурочен к теплому периоду (май – сентябрь), минимум к холодному (ноябрь – апрель), что связано с преобладанием теплолюбивых видов.

На станции 1 на сезонную динамику численности моллюсков большее влияние оказывает соленость воды, а на станции 2 – температура воды.

В сезонной динамике биомассы максимум приурочен к лету, минимум к весне.

В трофической структуре по количеству видов преобладают фитофаги и сестонофаги, по численности – детритофаги, по биомассе – сестонофаги. С повышением численности и биомассы основных видов весной и летом соответственно увеличиваются эти показатели у детритофагов и сестонофагов, а осенью и зимой они уменьшаются.

Благодарности. Автор выражает благодарность м. н. с. отдела Экологической паразитологии Ю. В. Белоусовой, м. н. с. лаборатории Проблем идентификации видов ФИЦ ИнБЮМ Р. Е. Белогуровой, ученику Государственного бюджетного образовательного учреждения «Центр дополнительного образования «Малая академия наук» Д. М. Полевому за помощь в отборе проб, м. н. с. отдела Физиологии животных и биохимии ФИЦ ИнБЮМ В. П. Чекалову за измерение солености.

Статья подготовлена в рамках с Государственного задания ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», номер гос. регистрации AAAA-A18-118020890074-2.

Список литературы

Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Чёрного моря. – Киев, Наукова думка, 1990. – 208 с.

Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев, Наукова думка, 1981. – 168 с.

Макаров М. В. Межгодовая динамика качественного состава и количественного развития макрозообентоса в контактной зоне «река-море» (юго-западный Крым) // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень, Перша міжнародна науково-практична конференція: матер. (Хотин, 10-12 квітня 2014 р.). – Чернівці: Друк Арт, 2014. – С. 215–217.

Макаров М. В., Ковалева М. А. Структура таксоцена Mollusca на естественных твёрдых субстратах в акваториях охраняемых районов Крыма // Экосистемы. – 2017. – Вып. 9. – С. 20–24.

Макаров М. В. Новые данные по сезонной динамике качественного и количественного состава моллюсков в вершинной части Севастопольской бухты (Черное море) // Ruthenica, Russian malacological journal. – 2018a. – Vol. 28, N 4. – С. 157–162.

Макаров М. В. Mollusca на искусственных твердых субстратах вдоль побережья Крыма (Черное море) // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2018b. – Т. 4 (70), № 1. – С. 55–62.

Миньковская Р. Я., Демидов А. Н. Эволюция морского устья реки Черной (Севастопольский регион) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2016. – № 1. – С. 82–89.

Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. А. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.

Павлова Е. В., Овсяный Е. И., Гордина А. Д. и др. Современное состояние и тенденции изменения экосистемы Севастопольской бухты // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь, 1999. – С. 70–87.

Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем-двусторчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 2. – С. 3–17.

Справочник по экологии морских двустворок / [Ред. Л. М. Давиташвили, Р. Л. Меркли]. – Москва: Наука, 1966. – 351 с.

Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1984. – 176 с.

Makarov M. V. Seasonal changes of Mollusca taxocene on soft sediments in the river-sea contact zone at the mouth of the Chernaya River and corner part of the Sevastopol bay (South-Western Crimea) // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 109–118.

The seasonal dynamics of species composition, abundance and biomass of mollusks in contact zone of the river and simultaneously in the mouth of the river Chernaya and in the corner part of the Sevastopol bay was analyzed for the first time. The distribution of molluscs depending on salinity was researched. As the river flows into the Bay, the number of species, abundance and biomass increased. In the Chernaya river the factor of salinity plays more important role for distribution of Mollusca than temperature. In this area the Mollusca taxon includes 22 species belonging to 3 classes: Polyplacophora, Bivalvia and Gastropoda. The largest number of species is recorded in October, May and August, the smallest - in winter months. In 2006-2007, the quantitative indicators (number and biomass) were also in average quite high in the study area compared to the corner part of the Sevastopol Bay. The gastropod *Hydrobia acuta* is a dominant species in terms of abundance, and the bivalve *Cerastoderma glaucum* in terms of biomass. The seasonal maximum number of Mollusca is confined to the warm period (late spring – summer), the minimum to the cold (late autumn – winter), which is due to the predominance of thermophilic species in this area. The maximum seasonal dynamics of shellfish biomass was observed in summer; the minimum was registered in spring. The trophic structure of the Mollusca taxon was determined. It was very diverse and included 6 groups, with a predominance of phytophages, detritophages and sestonophages.

Key words: river mouth, corner of bay, Mollusca, salinity, temperature, dynamics, distribution, structure.

Поступила в редакцию 05.11.19

УДК 574.587(262.5):543456:551.468.3(262.5)(292.471)

Мейобентосные Arthropoda в локальных биотопах газовых сипов прибрежной акватории Северо-Западного Крыма (Чёрное море)

Иванова Е. А., Колесникова Е. А., Гулин М. Б.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского Российской академии наук
Севастополь, Россия
katya.iva@mail.ru

Впервые представлен видовой и половозрастной состав сообщества морских клещей семейства Halacaridae (Arachnida: Trombidiformes) и веслоногих ракообразных семейств Darcythompsoniidae и Tisbidae (Hexanauplia: Harpacticoida) из донных осадков мелководных газовых сипов Чёрного моря в прибрежной акватории мыса Тарханкут, характеризующихся критическими условиями существования для биоты. Fauna Harpacticoida представлена двумя видами: *Darcythompsonia fairliensis* (Scott, 1899) и *Tisbe* sp. Среди Harpacticoida, обнаруженных в сипе, доминирует вид *Tisbe* sp., ранее отмеченный в очаговых пятнах гипоксических осадков в других акваториях Крыма. Присутствие *D. fairliensis* в сульфидных осадках метановых сипов подтверждает его принадлежность к экстремобионтным организмам, возможно, даже к индикаторным видам среды с пониженной кислородной концентрацией и сероводородным заражением. Отряд морских клещей Trombidiformes представлен тремя видами: *Copidognathus* sp., *Agae* sp. и *Pontarachna* sp. Среди морских клещей отряда Trombidiformes доминирующим видом является *Copidognathus* sp. Виды *Agae* sp. и *Pontarachna* sp. из семейств Halacaridae и Pontarachnidae представлены единичными экземплярами и могут быть занесены в сульфидный биотоп случайно с течением вод.

Ключевые слова: мейобентос, Trombidiformes, Harpacticoida, мелководные газовые сипы, гипоксия, сероводородное заражение, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

Биотопы прибрежных мелководных газовых сипов – высасываний газов из морского дна являются примером «экстремальной» среды обитания, где в результате жизнедеятельности анаэробных метанотрофных бактерий и архей в донных отложениях образуется большое количество токсичного сероводорода, что приводит к развитию гипоксии в поверхностном слое осадков и аноксии в их глубинных слоях (Tarnovetskii et al., 2018). Также, ранее показано, что высасывание газов из дна у Крымского побережья играет заметную средообразующую роль в целом для прибрежных экосистем (Gulin, 2004, 2009). В частности, сульфидные сиповые осадки снижают концентрацию кислорода в водной толще на расстоянии до 1,5 м от дна.

Сообщества мейофауны сипов угнетены по численности в сравнении с окружающими их сообществами фоновых донных субстратов (Иванова, 2017). Специфические условия обитания определяют таксономические особенности населяющих подобные экотопы мейобентосных сообществ. Так, в работе (Колесникова, Сергеева, 2011) впервые сообщается о находке представителей веслоногих раков *Darcythompsonia fairliensis* (Scott, 1899) в донных осадках из метановых сипов мыса Тарханкут. Определение видового и половозрастного состава морских клещей из районов прибрежных газовыделений из дна представлено нами в данной работе впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сборы проб донных осадков проводились в районе мыса Тарханкут (Северо-Западный Крым) в сентябре 2017 года у села Окунёвка (рис. 1), непосредственно в сульфуреттах

мелководных газовых сипов на глубине 3,5 м с использованием легководолазного снаряжения пластиковой поршневой трубкой диаметром 40 мм.



Рис. 1. Район исследований (1) в акватории мыса Тарханкут (Северо-западный Крым) в сентябре 2017 года

Пробы фиксировались 76 % раствором этанола, промывались через сито диаметром 30 μm , окрашивались красителем «Бенгальский розовый». Извлечение из грунта и идентификация организмов до вида проводилась с помощью бинокулярного микроскопа. Таксономическая классификация видов приведена в соответствии с World Register of Marine Species (2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фауна гарпактикоид представлена двумя видами: *Darcythompsonia fairliensis* и *Tisbe* sp., морских клещей – тремя видами: *Copidognathus* sp., *Agaue* sp. и *Pontarachna* sp. (табл. 1).

Таблица 1
Видовой и половой состав Arthropoda из прибрежных газовых сипов мыса Тарханкут (Северо-западный Крым), глубина 3,5 м в слое 0–5 см грунта в сентябре 2017 года

Отряд	Семейство	Род	Вид	D, %	♂, экз.	♀, экз.	Юв, экз.
Harpacticoida	Darcythompsoniidae	<i>Darcythompsonia</i> Scott, 1906	<i>Darcythompsonia fairliensis</i>	29	2	5	
Harpacticoida	Tisbidae	<i>Tisbe</i> Lilljeborg, 1853	<i>Tisbe</i> sp.	71	3	14	
Trombidiformes	Halacaridae	<i>Copidognathus</i> Trouessart, 1888	<i>Copidognathus</i> sp.	90			28*
Trombidiformes	Halacaridae	<i>Agaue</i> Lohmann, 1889	<i>Agaue</i> sp.	5			
Trombidiformes	Pontarachnidae	<i>Pontarachna</i> Philippi, 1840	<i>Pontarachna</i> sp.	5			

Примечание к таблице. D – доля вида в отряде, %; Юв – ювенильные стадии; * – особи на стадии нимфа.

Интересным представляется присутствие Harpacticoida в сульфидных биотопах газовых сипов. Согласно общепринятым мнению, гарпактикоиды предпочитают чистые, не обогащенные органикой осадки с нормокислическим режимом (McLachlan, Brown, 2006).

Однако, в газонасыщенных осадках на мысе Тарханкут веслоногие раки в 2017 году являлись субдоминантами мейобентосного сообщества. Доля гарпактикоид в общей численности мейофауны из сиповых осадков мыса Тарханкут достигает 22 % (145,6 экз./0,01 м²), тогда как доля морских клещей отряда Trombidiformes меньше и составляет 8 % (52 экз./0,01 м²).

Основное количество Hapacticoida, обнаруженных в сипе, представлено видом *Tisbe* sp. Ранее этот вид был отмечен в очаговых пятнах гипоксических осадков бухты Круглая в окрестностях Севастополя (Kolesnikova et al., 2014).

Рачок *D. fairliensis*, прежде обозначаемый в литературе как *Cylindropsyllus fairliensis*, Scott, 1899, является, несомненно, редким видом. Его первые находки описаны в солоноватых водах устья реки Клайд (River Clyde) у побережья Шотландии (Scott, 1899). В дальнейшем его местообитаниями преимущественно отмечались гипоксические биотопы – гниющие водоросли, и т.д. Впервые о его находке в сипах Тарханкута сообщалось несколькими годами ранее (Колесникова, Сергеева, 2011). Также отмечены *D. fairliensis* в прибрежных пятнах сульфидированных осадков бухты Круглая (Севастополь), где концентрация кислорода в донных осадках регистрировалась ниже 50 µM/l и появление сероводорода уже на глубине 34 мм вглубь осадка (Kolesnikova et al., 2014).

Присутствие *D. fairliensis* в сульфидных осадках метановых сипов подтверждает его принадлежность к экстремобионтным организмам, возможно, даже к индикаторным видам среди с пониженной кислородной концентрацией и сероводородным заражением.

Следует отметить, что *D. fairliensis* и *Tisbe* sp. не встречаются в зоне хемоклина Чёрного моря и характерны только для прибрежных сульфидных биотопов.

Среди морских клещей отряда Trombidiformes доминирующим видом является *Copidognathus* sp., его доля среди представителей отряда достигает 90 %, причём около трети найденных экземпляров – это особи на стадии «нимфа». Виды *Agaue* sp. и *Pontarachna* sp. представлены единичными экземплярами, случайное попадание которых в этот сульфидный биотоп с течением воды весьма вероятно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлены первые данные о видовом и половозрастном составе веслоногих раков отряда Hapacticoida и морских клещей отряда Trombidiformes, обнаруженных в сульфидных биотопах метановых сипов в прибрежной акватории мыса Тарханкут (Северо-западный Крым). Фауна Hapacticoida представлена двумя видами: *Darcythompsonia fairliensis* и *Tisbe* sp. Отряд морских клещей Trombidiformes представлен тремя видами: *Copidognathus* sp., *Agaue* sp. и *Pontarachna* sp.

Доля гарпактикоид в общей численности мейофауны из сиповых осадков мыса Тарханкут достигает 22 %, тогда как доля морских клещей отряда Trombidiformes меньше и составляет 8 %.

Фауна Hapacticoida представлена двумя видами: *Darcythompsonia fairliensis* и *Tisbe* sp., доля видов которых определена 29 % и 71 %, соответственно. Отряд морских клещей Trombidiformes насчитывает три вида: *Copidognathus* sp., *Agaue* sp. и *Pontarachna* sp. Доминирующим видом отряда морских клещей является *Copidognathus* sp., его доля составляет 90 %, *Agaue* sp. и *Pontarachna* sp. представлены единичными экземплярами и их доля в отряде одинакова и составляет по 5 % для каждого вида.

Благодарности. Авторы глубоко признательны В. П. Чекалову (ИнБЮМ, Севастополь) за помощь при проведении водолазных работ.

Работа выполнена по теме государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом», номер государственной регистрации НИОКР АААА-А18-118021490093-4, а также при поддержке гранта РФФИ № 17-04-00023A.

Список литературы

- Иванова Е. А. Экология мейобентоса метановых сипов Чёрного моря: фаунистические характеристики и результаты наблюдений физиологического состояния методом прямого микроскопирования // Экосистемы. – 2017. – Вып. 10. – С. 28–34.
- Колесникова Е. А., Сергеева Н. Г. Первая находка вида *Darcythompsonia fairliensis* (T. Scott, 1899) (Copepoda, Harpacticoida) в Черном море // Морской экологический журнал. – 2011. – Т. 10. – №1. – С. 72.
- Kolesnikova, E., Zaika, V., Sergeeva, N., and Lichtschlag, A. Harpacticoida (Copepoda) under hypoxia conditions in the Black Sea / [in: Copepods: Diversity, Habitat and Biheviior, edited by: Seuront, L.]. – N. Y.: Nova Science Publishers, Inc., 2014 – P. 51–77.
- Gulin M. B. Dependence of location and intensity of the methane cold seeps on geophysical factors: the Black Sea near-shore shallow-water seeps, underwater video materials // Geophysical Research Abstracts. – 2004. – Vol. 6. – N. 05394. – SRef – ID: 1607-7962/gra/EGU04-A-05394.
- Gulin M. Observations of alive benthos under a sharp hypoxia and high H₂S concentrations inside the microbial mats (methane seeps in the shallows of Black Sea) // Geophysical Research Abstracts. – [Electronic resource]. – 2009. – Vol. 11. – SRef – ID: EGU2009-8302. – Access mode: <https://meetingorganizer.copernicus.org/EGU2009/EGU2009-8302.pdf>.
- McLachlan A., Brown A. C. The Ecology of Sandy Shores, Second Edition. – Burlington: Academic Press, 2006. – 373 p.
- Scott, T. Notes on recent gatherings of micro-Crustacea from the Clyde and the Moray Firth // Report of the Fishery Board of Scotland. – 1899. – Vol. 17. – N. 3. – P. 248–273.
- Tarnovetskii I. Y., Merkel A. Y., Kanapatskiy T. A., Ivanova E. A., Gulin M. B., Toshchakov S., Pimenov N. V. Decoupling between sulfate reduction and the anaerobic oxidation of methane in the shallow methane seep of the Black Sea [Electronic resource] // FEMS Microbiol Lett. – 2018. – Vol. 365, N. 21. – Access mode: <https://doi.org/10.1093/femsle/fny235>.
- WoRMS Editorial Board. – World Register of Marine Species [Electronic resource]. – 2019. –Access mode: <http://www.marinespecies.org> at VLIZ.

Ivanova E.A., Kolesnikova E.A., Gulin M.B. Meiobenthic Arthropoda from local biotopes of gas seeps in coastal waters of Northwest Crimea (the Black Sea) // Экосистемы. 2020. Iss. 21. P. 119–122.

The species and age and sex composition of the meiobenthic marine mites of the families Halacaridae and Pontarachnidae (Arachnida: Trombidiformes) and copepod families of the Darcythompsoniidae and Tisbidae (Hexanauplia: Harpacticoida) from the bottom sediments of shallow gas seeps of the Black Sea in the coastal waters of Cape Tarhankut, characterized by the critical conditions for the existence of biota are presented for the first time. The fauna of Harpacticoida is represented by two species: *Darcythompsonia fairliensis* (Scott, 1899) and *Tisbe* sp. The species *Tisbe* sp., previously recorded in local spots of hypoxic bottom environments in other waters of Crimea, dominates among the Harpacticoida found in seep sediments. The presence of *D. fairliensis* in sulfide sediments of methane seeps confirms its belonging to extremobiont organisms. Probably it belongs even to indicator species of environments with reduced oxygen concentration and hydrogen sulfide contamination. The order of sea mites Trombidiformes has three species here: *Copidognathus* sp., *Agaue* sp. and *Pontarachna* sp.. *Copidognathus* sp. is a dominant species among the marine mites of the order Trombidiformes. Species *Agaue* sp. and *Pontarachna* sp. of the families Halacaridae and Pontarachnidae are represented by single specimens. Presumably they were brought to the sulfide biotope accidentally by water flows.

Key words: meiobenthos, Trombidiformes, Harpacticoida, shallow water gas seeps, hypoxia, hydrogen sulfide contamination, the Black Sea.

Поступила в редакцию 26.10.19

Мелиттофильный комплекс растений, обеспечивающих кормовую базу медоносных пчел (*Apis mellifera*) в Горно-лесной зоне Крыма

Быкова Т. О.¹, Ивашов А. В.¹, Иванов С. П.¹, Саттаров В. Н.², Вахрушева Л. П.¹

¹ Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Симферополь, Республика Крым, Россия

t.o.bukova@mail.ru, aivashov@mail.ru, spi2006@list.ru, vakhl@inbox.ru

² Башкирский государственный педагогический университет имени М. Акмуллы

Уфа, Республика Башкортостан, Россия

wener5791@yandex.ru

Впервые в горно-лесных экосистемах Крыма, примыкающих к пасеке медоносных пчел (*Apis mellifera* L.), выявлен видовой состав растений, составляющих мелиттофильный комплекс, обеспечивающий пчел пыльцой и нектаром в течение всего теплого времени года. Комплекс включает 57 видов растений, на цветках которых были зарегистрированы медоносные пчелы, собирающие пыльцу или нектар. Ядро мелиттофильного комплекса составили 35 видов растений, доля одновременно цветущих цветков каждого из которых в какой-либо из периодов сезона превышала 2,5 % от общего числа цветков всех цветущих в это время видов. В ранневесенний период список таких видов составили 15 видов растений, принадлежащих к 14 родам и 12 семействам. В этот период определяющее кормовое значение (виды, доля цветков которых превышала 10 % от всех цветущих цветков) имели 4 вида растений: *Cornus mas* L., *Corylus avellana* L., *Dentaria quinquefolia* M. B. и *Prunus divaricata* Ledeb., важное значение (доля цветков которых была < 10, но > 2,5 %) – 4 вида: *Ficaria verna* Huds., *Galanthus plicatus* M. Bieb., *Primula vulgaris* Huds. и *Scilla bifolia* L. В весенний период основу кормовой базы пчел составляли 20 видов растений, принадлежащих к 18 родам и 7 семействам. Определяющее кормовое значение имели 4 вида: *Cerasus avium* L., *Malus sylvestris* L., *Prunus spinosa* L. и *Pyrus elaeagrifolia* Jacq., важное значение – 7 видов: *Crataegus monogyna* Jacq., *Fragaria vesca* L., *Lamium purpureum* L., *Crepis pulchra* L., *Prunus domestica* L., *Thlaspi arvense* L. и *Trifolium ambiguum* M. Большинство видов относились к семейству Rosaceae (10 видов). В летний период основу кормовой базы составляли 20 видов мелиттофильных растений, принадлежащих к 19 родам и 9 семействам. Определяющее значение имели 5 видов: *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Echium vulgare* L., *Medicago sativa* L. и *Trifolium ambiguum* M., важное значение – 7 видов: *Achillea millefolium* L., *Betonica officinalis* L., *Ballota nigra* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Clematis vitalba* L., *Linaria vulgaris* Mill. и *Onobrychis sativa* Lam. Доминировали представители семейства Asteraceae (7 видов), существенную роль также играли представители Fabaceae (5 видов) и Lamiaceae (4 вида). В осенний период в качестве источников провизии для медоносных пчел отмечены: *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Centaurea diffusa* Lam., *Erýngium campestre* L. *Carduus crispus* L., а на оステпенных склонах гор – *Scilla autumnalis* L. и *Crocus speciosus* M. B. Установлено, что наибольшим богатством мелиттофильных видов растений в исследованных горнолесных биогеоценозах, обладают парцеллы опушки, лесных полян, оステпенных склонов гор в их естественном состоянии. Дубово-грабинниковые и пойменные древесно-кустарниковые парцеллы обладают меньшим разнообразием видов, но имеют существенное значение для пчел в ранневесенний и весенний периоды.

Ключевые слова: медоносная пчела, *Apis mellifera*, Горно-лесная зона Крыма, экосистема, биогеоценоз, парцелла, фитоценоз, мелиттофильные виды растений, чаирные сады, кормовая база пчел.

ВВЕДЕНИЕ

Крымский полуостров обладает уникальными природными условиями для развития пчеловодства. Теплый климат, высокое разнообразие пыльценосных и нектароносных дикорастущих и культурных растений, включая эфиromасличные и лекарственные травы, создают уникальные возможности для развития пчеловодства.

Крымский полуостров, относится к территориям достаточно насыщенным пасеками, особенно в Предгорной и Горно-лесной природных зонах. Стационарно функционирующие пасеки имеют, как правило, от 10 до 30 семей, и полностью зависят от кормовых ресурсов, сосредоточенных в прилегающих естественных и трансформированных экосистемах. С точки зрения мозаичности горно-лесных биогеоценозов их можно отнести к парцеллярным

(Ивашов, 1991). В этих условиях кормовая емкость угодий в окружении пасек является решающим фактором, определяющим их рентабельность. До настоящего времени кормовая база стационарных пасек, расположенных в Горно-лесной зоне Крыма, подробно не исследовалась. Первый анализ крымских медоносов, сделанный нами ранее, касался в основном виноградников и лесов (Ивашов и др., 2017а). Нектаро- и пыльценосным растениям, произрастающим в горных лугово-степных и горно-лесных сообществах, в нем не было уделено должного внимания, что вызвало справедливые критические замечания (Клочко, 2018).

С учетом этого, в данном исследовании была поставлена задача выявить видовой состав мелиттофильных растений, цветущих весной и летом в условиях горно-лесных и горно-лугово-степных экосистем парцеллярного уровня и находящихся вблизи небольшой стационарной пасеки, которая существует за счет использования местных кормовых природных ресурсов, оставаясь рентабельной на протяжении многих лет.

Цель работы – изучить мелиттофильный комплекс растений, обеспечивающих кормовую базу медоносных пчел (*Apis mellifera* L.) в Горно-лесной зоне Крыма на примере одной из стационарных пасек, расположенной на территории Главной горно-лугово-лесной гряды на границе между ее Центральным и Восточным районами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выбор природной зоны для проведения исследований определялся, прежде всего, ее значением для пчеловодства полуострова.

Среди факторов, определяющих успешность разведения пчел, первостепенное значение имеет обилие и разнообразие кормовой базы, которая представлена комплексом мелиттофильных растений. Как известно, природа Крыма, в целом, характеризуется чрезвычайно высоким разнообразием экосистем. Согласно П. Д. Подгородецкому (1988) всю территорию Крыма подразделяют на 2 провинции, 7 областей и 21 ландшафтно-географический район (рис. 1).

Оценка флористического обилия отдельных природных территорий Крыма (Голубев, 1996), показала, что к наиболее богатым относятся Горно-лесная зона. На территории наших исследований произрастают грабинниково-скальнодубовые леса: *Carpineto (orientalis)* – *Quercetum lithospermosum*, *Carpineto (orientalis)* – *mercurialidosum* и *C. – Q. ranunculosum*. Фрагментарно, на более богатых почвах, особенно в балках, открывающихся к реке Кизилкибинке, встречаются участки буково-грабового леса: *Fageto* – *Carpineto* – *mercurialidosum* и *F. – C. – hederosum*. Под пологом всех типов леса в заметном обилии произрастает высокий кустарник *Cornus mas* L., имеющий, как известно, важные пыльценосные и медоносные свойства. Этот вид цветет в ранневесенние сроки, предоставляя пчелам пыльцу и нектар в критически важное для жизни семьи время. На склонах юго-западного сектора предгорий к лесным сообществам примыкают лугово-степные, степные и петрофитно-степные комплексы растительности. Они представлены формациями *Festuceta rupicolae*, *Stipeto* – *Festuceto* – *Trifolieta*, *Stachyseto* – *Trifolieta*, *Festuceto* – *Teucrieta*, *Festuceto* – *Thymeta*. Среди лугово-степных и степных фитоценозов, в депрессиях рельефа обильно присутствуют заросли *Prunus stepposa*, который в момент цветения также является важным компонентом мелиттофильного комплекса растений. Кроме того, на этих территориях пчелиные семьи находят не только растительность, богатую нектароносами и пыльценосами, но и естественные ниши для размещения гнезд – дупла деревьев, полости в скальных породах.

Место расположения пасеки, использованной в наших исследованиях, обозначено красной точкой на карте (рис. 1) и на космическом снимке (рис. 2). Пасека располагалась в 3 км северо-восточнее села Перевальное Симферопольского р-на у подножья Долгоруковской яйлы в долине реки Кизилкибинка. Высота места расположения пасеки над уровнем моря – 430 м (определенено с помощью онлайн-программы «Google Планета Земля» <https://earth.google.com/>).

Место расположения пасеки относится к Горной провинции, Главной горно-лугово-лесной гряде (область) на границе ее Центрального и Восточного районов. Кроме высокого разнообразия природной флоры, здесь под влиянием антропогенной деятельности в течение многих веков коренная горно-лесная экосистема парцелярного уровня трансформировалась в лугово-степную и фрагментарно в степную. Это привело (в том числе, благодаря экотонному эффекту) к дополнительному увеличению видового разнообразия растений, в целом, и мелиттофильного комплекса в частности.

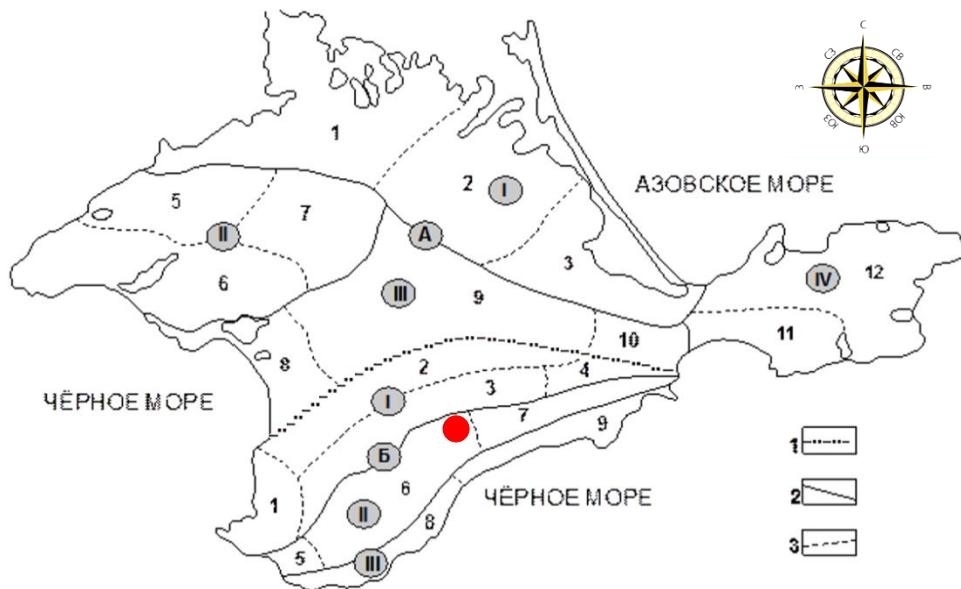


Рис. 1. Ландшафтно-географическое районирование Крыма по (Подгородецкий, 1988)

● – место расположения пасеки. Линиями (1–3) показаны границы ландшафтных провинций (1), областей (2) и районов (3). А – Крымская степная провинция: I. Область: Северо-Крымская низинная степь. Районы: 1 – Западно-Присивашский; 2 – Центрально-Присивашский; 3 – Восточно-Присивашский. II. Область: Тарханкутская возвышенная равнина. Районы: 4 – Тарханкутский; 5 – Бакальский; 6 – Донузлав-Сасыкский; 7 – Самарчик-Чатырлыкский. III. Область: Центрально-Крымская равнинная степь. Районы: 8 – Сасык-Альминский; 9 – Центрально-Крымский; 10 – Индольский. IV. Область: Керченская холмисто-грядовая степь. Районы: 11 – Керченский Юго-Западный; 12 – Керченский Северо-Восточный. Б – Горная провинция: I. Область: Предгорная лесостепь. Районы: 1 – Чернореченский; 2 – Северный предгорный; 3 – Южный предгорный; 4 – Индольский. II. Область: Главная горно-лугово-лесная гряда. Районы: 5 – Западный; 6 – Центральный; 7 – Восточный. III. Область: Крымское южнобережное субсредиземноморье. Районы: 8 – Западный; 9 – Восточный.

Выбор для проведения исследований именно этой пасеки был обусловлен не только местом ее расположения, но и тем, что на пасеку в течение более чем 30 лет не завозились матки, пакеты или семья медоносных пчел из регионов, которые расположены за пределами Крыма. Морфометрические и молекулярно-генетические исследования, проведенные ранее, показали (Быкова и др., 2016; Ивашов и др., 2016а, 2016б; Ивашов и др., 2017б; Ивашов и др., 2018), что пчелы этой пасеки близки к *Apis mellifera taurica* Alpatov, 1938 – подвиду медоносных пчел, описанному В. В. Алпатовым в начале двадцатого века¹ (Алпатов, 1938). Таким образом, мы получили возможность исследовать взаимоотношения пчел и

¹ Это порода была практически утеряна в Крыму, «растворившись» среди других пород пчел, активно завозившихся в Крым особенно в послевоенное время, начиная с конца 40-х годов прошлого века.

мелиттофильной растительности на примере аборигенной породы пчел (или близкой к аборигенной), что имеет существенное значение (Алпатов, 1946а).

Известно, что медоносная пчела летает за взятком в основном на расстояние не более 3 км, поэтому исследования кормовой базы пчел проводились в пределах территории, ограниченной окружностью радиусом 1,5–2 км с центром в месте нахождения пасеки (рис. 2). Здесь были выделены три пробные площади и заложены 3 трансекты. Оценка видового разнообразия и плотности цветков мелиттофильных растений проводилась на учетных площадках (1×1 м), расположенных вдоль трансект. Было установлено, что рабочие пчелы пасеки в течение всего теплого сезона летают за взятком в основном в южном и юго-западном направлении. Этим обстоятельством мы также руководствовались при выборе пробных площадей и места закладки трансект.



Рис. 2. Карта местности с указанием места расположения пасеки и учетных площадок
(источник: <https://www.google.com/maps>)

● – место расположения пасеки; 1, 2, 3 – расположение пробных площадей и трансекты (короткие белые полоски), вдоль которых располагались учетные площадки; ○ – контур площади ($R=1,1$ км), в пределах которой пчелы преимущественно осуществляли сбор пыльцы и нектара. С юго-запада на северо-восток территорию пересекает, огибая пасеку, асфальтированная дорога. Масштабная линейка (длинная белая полоска) – 500 м.

Местность в окружении пасеки в радиусе 3-х км представляет собой слегка наклоненную в юго-западном направлении равнину, на которой сформировалось характерное для Главной гряды Крымских гор горно-лугово-степное сообщество, находящееся в окружении горно-лесной растительности. Горно-лугово-степная растительность на данной территории сформировалась в течение последних 20 лет после вывода ее из интенсивного хозяйственного использования.

В юго-западном направлении от пасеки расположен участок заброшенного в начале 90-х годов, а затем выкорчеванного сада, представляющего, в настоящее время, вторично сформированное горно-лугово-степное сообщество. Здесь была заложена пробная площадь № 1.

В южном направлении от пасеки протекает речка Кизилкобинка, за которой располагается лесное сообщество, представленное древесно-кустарниковой растительностью. Здесь была заложена пробная площадь № 2.

Пробная площадь № 3 было заложена в западном направлении от пасеки на территории заброшенного, но продолжающего свое существование черешневого сада, междуурядья

которого заросли травами, а в приствольных кругах появились кустарники и самосев диких груш и яблонь.

В северо-восточном направлении от пасеки расположен агроценоз. Здесь время от времени проводится выращивание кормовых и злаковых культур.

Важно отметить, что в пределах типичных экосистем (горно-лесная и горно-лугово-степная экосистемы), окружающих пасеку, наблюдались достаточно длинные полосы экотонных участков шириной от 10 до 50 м, видимо, сформировавшиеся с середины 60-х годов XX века и обладающие повышенным разнообразием мелиттофильной растительности. Отмеченные участки в силу особенностей своего расположения и конфигурации не поддаются описанию методом трансект. Оценка разнообразия мелиттофильной растительности на этих участках проводилась методом отдельных выбранных случайным образом учетных площадок. Данные, полученные при изучении этих участков, были отнесены к пробной площади № 2. Относительно редкие парцеллы, находящиеся в пределах досягаемости пчел, например, оステненные склоны гор также изучались с использованием отдельных учетных площадок и отнесены к пробной площади № 2.

Более детальное описание пробных площадей ниже следует.

Пробная площадь № 1. Растительное сообщество на этой пробной площади презентует значительную часть продуктивной для пчел территории. С точки зрения экосистемологии она представляет трансформированную горно-лугово-степную экосистему парцелярного уровня. Трансекта располагалась в центре этой экосистемы на расстоянии 500 м от пасеки в юго-западном направлении (рис. 2).

Пробная площадь № 2 представляла лесную растительность, произрастающую вдоль русла речки Кизилкобинка, а также узкие полоски древесно-кустарниковых зарослей вдоль дороги и в балках, близких по флористическому составу к лесной растительности. Трансекта располагалась на расстоянии 500 м от пасеки в юго-восточном направлении (рис. 2). Данная пробная площадь представляет собой естественную пойменную древесно-кустарниковую растительность, с участием луговой и фрагментарно степной растительности. Далее, в юго-западном направлении от реки располагается типично лесное сообщество горного Крыма, включающее: дубы пушистый и скальный, грабинник, клен полевой, яблоню обыкновенную, грушу лохолистную, различные кустарники и богатые мелиттофильными видами травянистые фитоценозы на опушках и полянах.

Пробная площадь № 3 располагалась в западном направлении от пасеки, на территории заброшенного черешневого сада (рис. 2). Растительность данной территории существенно трансформирована человеком. Заброшенный (с середины 90-х годов) черешневый сад постепенно зарос травянистыми и отчасти кустарниковыми растениями, характерными для полян и разреженных древостоеов лесных экосистем. Здесь появились такие типичные для горно-лугово-лесных экосистем виды травянистых растений как земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), клевер сходный (*Trifolium ambiguum* M.), ярутка полевая (*Thlaspi arvense* L.). Таким образом, эта пробная площадь презентует вторично антропогенизированную горно-лугово-степную экосистему парцелярного уровня (производную дополняющую парцеллу). Трансекта располагалась на расстоянии 500 м от пасеки.

Сбор основного материала был проведен в течение теплого времени сезона в 2019 году. Полученные данные дополнялись результатами нерегулярных наблюдений прошлых лет, проведенных в районе исследований и других пунктах Горного Крыма.

Наблюдения за сменой видового состава и оценку плотности цветков мелиттофильных растений проводили с марта по сентябрь в ходе регулярных (через каждые 10–15 дней) периодических выездов на место исследований. В день наблюдений на каждой из пробных площадей вдоль трансекты размечались учетные площадки. Шпагат длиной 100 м, протягивали в случайно выбранном месте пробной площади. Далее вдоль шпагата через каждые 5 метров закладывали учетные площадки площадью 1 м. Далее на учетных площадках проводили подсчет числа цветущих на момент наблюдений цветков каждого вида мелиттофильных растений.

Причисление видов растений к комплексу меллитофильных растений, осуществлялось на основании наблюдений за деятельностью пчел *Apis mellifera* в местах сбора ими провизии на цветках растений. В комплекс включались только те виды растений, на цветках которых были замечены медоносные пчелы, занятые сбором пыльцы или нектара.

По результатам оценки числа распустившихся цветков растений на контрольных площадках среди видов растений мелиттофильного комплекса выделялась группа основных видов – **ядро комплекса**, состоящее из видов, доля одновременно цветущих цветков каждого из которых в какой-либо из периодов сезона превышала 2,5 % от общего числа цветков всех цветущих в это время видов. Общая доля цветков этой группы видов обычно составляла от 80 до 95 %. Из числа видов, составляющих ядро комплекса, дополнительно выделялась группа видов, имеющих **определяющее кормовое значение**, доля цветков таких видов составляла более 10 % от числа всех цветков всех видов, одновременно цветущих на изучаемой территории в данный период. Их число обычно не превышало 5, а общая доля цветущих цветков составляла около 75 %. Виды, доля цветков которых составляла от 2,5 до 10 % включались в группу видов, имеющих **важное кормовое значение**. Виды растений, доля цветков которых была меньше 2,5 %, включались в группу видов, имеющих **дополнительное кормовое значение**.

Определение растений проводили по Определителю высших растений Крыма (Определитель..., 1972); Определителю высших растений Украины (Определитель..., 1987); Иллюстрированному определителю растений Средней России (Губанов и др., 2004), а также Цветном атласам растений Крыма (Вахрушева, Воробьева 2010, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Территория сбора провизии пчелами исследованной пасеки, расположенной в районе Красной пещеры, была представлена растительными сообществами, входящими в различные экосистемы парцеллярного уровня и включала мелиттофильные растения разных видов, каждый из которых зацветал в определенный срок и цвет, как правило, на протяжении небольшого периода времени – от 15 до 30 дней. Для некоторых видов наблюдалось вторичное цветение, обусловленное потравой скота или скашиванием в период первого цветения. В каждый момент времени в изучаемых парцеллах, наблюдалось одновременное цветение примерно 10–25 видов энтомофильных растений (в среднем – 12,8), составляющих основу кормовой базы.

В ранневесенний период основу кормовой базы пчел составили 15 видов мелиттофильных растений, принадлежащих 14 родам и 14 семействам (рис. 3, табл. 1).

В этот период определяющее кормовое значение имели 4 вида: лещина *Corylus avellana* L., кизил обыкновенный *Cornus mas* L., слива растопыренная *Prunus divaricata* Ledeb. и зубянка пятилистная *Dentaria quinquefolia* M. B., важное значение – 4 вида: *Ficaria verna* Huds., *Galanthus plicatus* M. Bieb., *Primula vulgaris* Huds. и *Scilla bifolia* L.

Большинство раннецветущих видов (11 видов) – это растения, цветущие под пологом леса и опушках (пробная площадь № 2), один вид – одуванчик лекарственный представляет парцеллу луговая степь, а остальные 3 вида: горицвет весенний, шафран крымский и прострел крымский – парцеллы оステненные склоны гор (рис. 3 а, б).

Как отмечено выше, наибольшую кормовую значимость для пчел (определяющее кормовое значение) в это время имели 4 вида мелиттофильных растений: лещина, кизил обыкновенный, слива растопыренная и зубянка пятилистная. Из них особую важность имели первые два вида, которые зацветают, уже в так называемые «февральские окна», без которых не обходится почти ни одна зима в Крыму. Февральскими окнами в Крыму называют дни, когда среди зимы температура воздуха поднимается выше 10–12 градусов и держится в течение нескольких дней. В этот период медоносные пчелы охотно используют для облета, а при наличии цветущих растений питаются и пополняют запасы провизии. Эти же виды растений обеспечивают начало массового сбора провизии в самые первые дни наступившего теплого периода, запуская процессы начала развития семей.

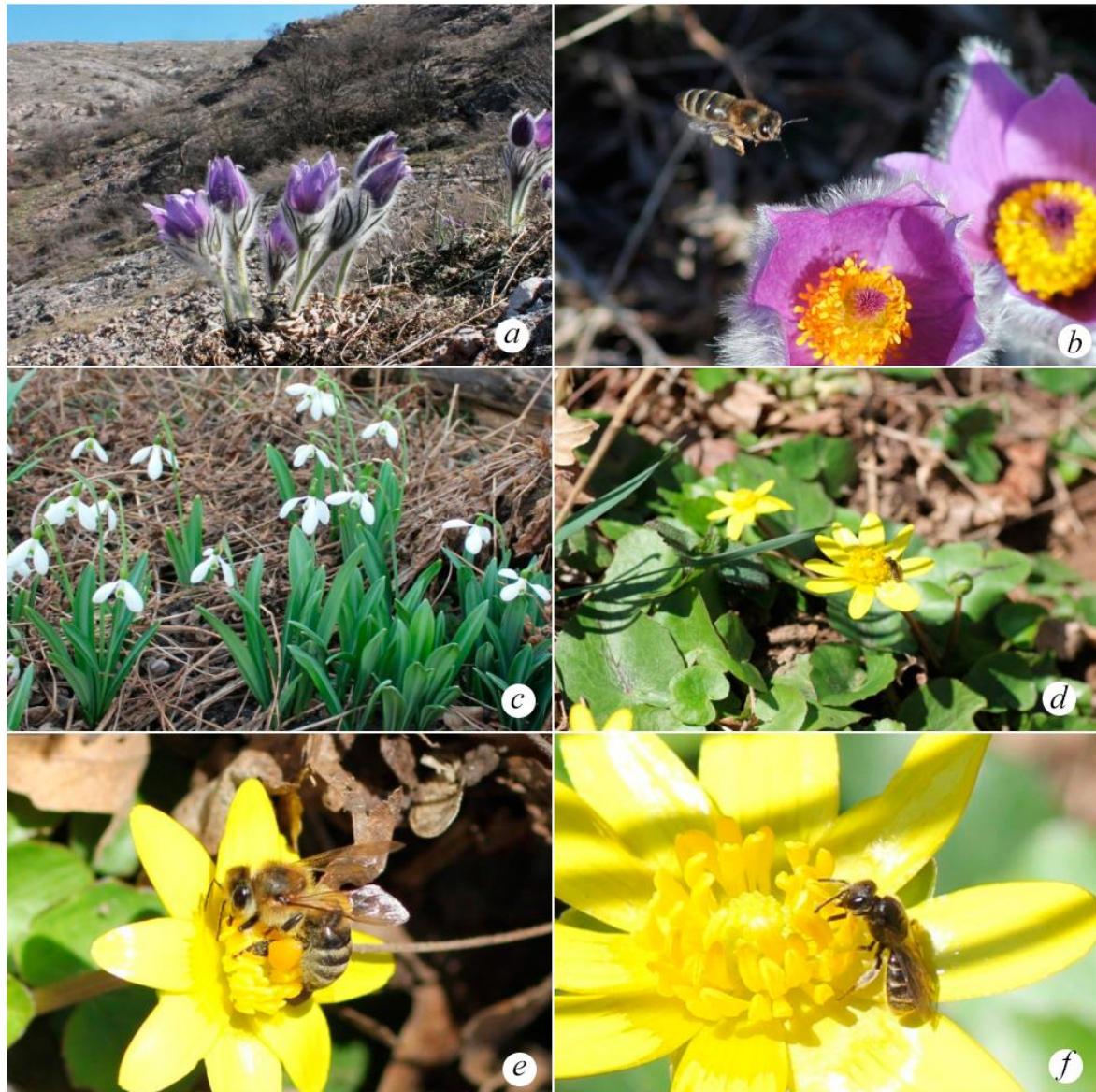


Рис. 3. Цветение мелиттофильных растений на оstepнённых склонах гор и под пологом леса
в ранневесенний период (фото С. П. Иванова)

a – цветение горицвета весеннего *Adonis vernalis* L. в парцелле оstepненные склоны гор; b – медоносная пчела *Apis mellifera* над цветком горицвета; c – цветение подснежника складчатого *Galanthus plicatus* M. Bieb.; d – цветение чистяка весеннего *Ficaria verna* Huds.; e – пчела медоносная (e) и земляная пчела *Lasioglossum malachurum* (Kirby, 1802) (f) на цветке чистяка весеннего.

Еще 4 вида имеют важное кормовое значение (табл. 2). Очевидно, что подснежник складчатый имел бы гораздо большее значение, учитывая его предельно ранние сроки цветения, однако на данной территории этот «краснокнижный» вид, как и прострел крымский, значительно снизили свою численность из-за интенсивного сбора этих первоцветов местным населением в 90-е годы.

Обращает на себя внимание разнообразие ранневесенних кормовых растений в отношении семейств – 12 семейств. Семейство Лютиковые представлено тремя видами, Розоцветные – двумя, а остальные 12 семейств – по одному виду каждое.

Начиная с первых дней наблюдений, в районе исследований кроме медоносной пчелы нами были отмечены представители других видов пчел, среди которых в ранневесенний

период наиболее заметны дикие одиночные пчелы андрениды (*Andrena*) и некоторые социальные виды галиктид (*Lasiglossum* и др.) (рис. 3f), а также шмели (*Bombus terrestris* L. и др.). Впрочем, ввиду малочисленности (шмели) или небольших размеров (андрены и галикты) ролью этих видов как конкурентов медоносной пчелы можно пренебречь.

Таблица 1

Основные кормовые для пчел растения, цветущие в исследованном районе в ранневесенний период (март – начало апреля)

№	Вид		Семейство	Кормовая значимость для семей пчел
	Русское название	Латинское название		
1	Подснежник складчатый**	<i>Galanthus plicatus</i> M. Bieb.	Амарилловые (Amaryllidaceae)	××
2	Лещина обыкновенная	<i>Corylus avellana</i> L.	Березовые (Betulaceae)	×××
3	Кизил обыкновенный или мужской	<i>Córnus mas</i> L.	Кизиловые (Cornaceae)	×××
4	Слива растопыренная или алыча	<i>Prunus divaricata</i> Ledeb.	Розоцветные (Rosaceae)	×××
5	Шафран адама или крымский**	<i>Crocus biflorus</i> Mill. subsp. <i>adamii</i> (J. Gay) K. Richt.	Ирисовые (Iridaceae)	×
6	Пролеска двулистная	<i>Scilla bifolia</i> L.	Спаржевые (Asparagaceae)	××
7	Примула обыкновенная	<i>Primula vulgaris</i> Huds.	Первоцветные (Primulaceae)	××
8	Чистяк весенний	<i>Ficaria verna</i> Huds.	Лютиковые (Ranunculaceae)	××
9	Зубянка пятнистная	<i>Dentaria quinquefolia</i> M. B.	Капустные (Brassicaceae)	×××
10	Одуванчик лекарственный	<i>Taraxacum officinale</i> (L.)	Астровые (Asteraceae)	×
11	Яснотка пурпурная	<i>Lamium purpureum</i> L.	Яснотковые (Lamiaceae)	×
12	Горицвет весенний*	<i>Adonis vernalis</i> L.	Лютиковые (Ranunculaceae)	×
13	Прострел крымский*	<i>Pulsatilla taurica</i> Juz.		×
14	Тёрн колючий	<i>Prunus spinosa</i> L.	Розоцветные (Rosaceae)	×
15	Фиалка душистая	<i>Viola odorata</i> L.	Фиалковые (Violaceae)	×

Примечание к таблице: ××× – виды, имеющие определяющее кормовое значение; ×× – важное кормовое значение; × – дополнительное кормовое значение. Виды растений расположены по порядку зацветания. Звездочкой (*) отмечены виды, занесенные в Красную книгу Республики Крым, двумя звездочками (**) – в Красную книгу Российской Федерации.

Сразу отметим, что причисляя отмеченные виды пчел к конкурентам медоносной пчелы, следует иметь в виду, что они, обеспечивая качественное (благодаря большей специализации) опыление большинства мелитофильных видов растений, в целом способствуют сохранению флористического разнообразия экосистем и их экологической устойчивости.

В последующий период времени число цветущих видов растений постепенно возрастало вплоть до конца мая. Результаты выявления видового состава мелитофильных растений и оценки численности цветков, цветущих в это время видов, представлены в таблице 2, а общий вид парцелл в этот период весны – на рисунках 4 и 5.

Как видно из данных таблицы, на исследуемой территории к основным пыльценосным и нектароносным растениям, цветущим в весенний период, относятся 20 видов растений, принадлежащих к 18 родам и 7 семействам. Двенадцать из них составляют основу сборов пыльцы и нектара, столь необходимых для наращивания силы пчелиных семей на первом этапе их развития после выхода из зимовки.

Определяющее кормовое значение имели 4 вида: *Cerasus avium* L., *Malus sylvestris* L., *Prunus spinosa* L. и *Pyrus elaeagrifolia* Jacq., важное значение – 7 видов: *Crataegus monogyna* Jacq., *Fragaria vesca* L., *Lamium purpureum* L., *Lapsana intermedia* M. Bieb., *Prunus domestica* L., *Thlaspi arvense* L. и *Trifolium ambiguum* M.. Большинство видов (10) представляют семейство Розоцветные (табл. 2, рис. 6).

Таблица 2
Основные кормовые для пчел растения, цветущие в весенний период (апрель – май)

№	Вид		Семейство	Кормовая значимость
	Русское	Латинское		
1	Скерда красивая	<i>Crepis pulchra</i> L.	Астровые (Asteraceae)	××
2	Одуванчик лекарственный	<i>Taraxacum officinale</i> L.		×
3	Яснотка пурпурная	<i>Lamium purpureum</i> L.		××
4	Держидерево	<i>Paliurus spina-christi</i> Mill.		×
5	Земляника лесная	<i>Fragaria vesca</i> L.		××
6	Слива домашняя	<i>Prunus domestica</i> L.		××
7	Тёрн колючий	<i>Prunus spinosa</i> L.		×××
8	Вишня обыкновенная	<i>Prunus cerasus</i> L.		×
9	Черешня обыкновенная	<i>Cerasus avium</i> L.		×××
10	Мушмула германская	<i>Mespilus germanica</i> L.		×
11	Груша лохолистная	<i>Pyrus elaeagrifolia</i> Jacq.	Розоцветные (Rosaceae)	×××
12	Яблоня обыкновенная	<i>Malus sylvestris</i> L.		×××
13	Боярышник восточный	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.		××
14	Айва продолговатая	<i>Cydonia oblonga</i> Mill.		×
15	Вика понионская	<i>Vicia pannonica</i> Crantz	Бобовые (Fabaceae)	×
16	Клевер сходный	<i>Trifolium ambiguum</i> M.		××
17	Пастушья сумка обыкновенная	<i>Capsella bursa-pastoris</i> L.	Капустные (Brassicaceae)	×
18	Ярутка полевая	<i>Thlaspi arvense</i> L.		××
19	Горицвет весенний	<i>Adonis vernalis</i> L.	Лютиковые (Ranunculaceae)	×
20	Лютик многоцветковый	<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.		×

Примечание к таблице: ××× – виды, имеющие определяющее кормовое значение; ×× – важное кормовое значение; × – дополнительное кормовое значение.

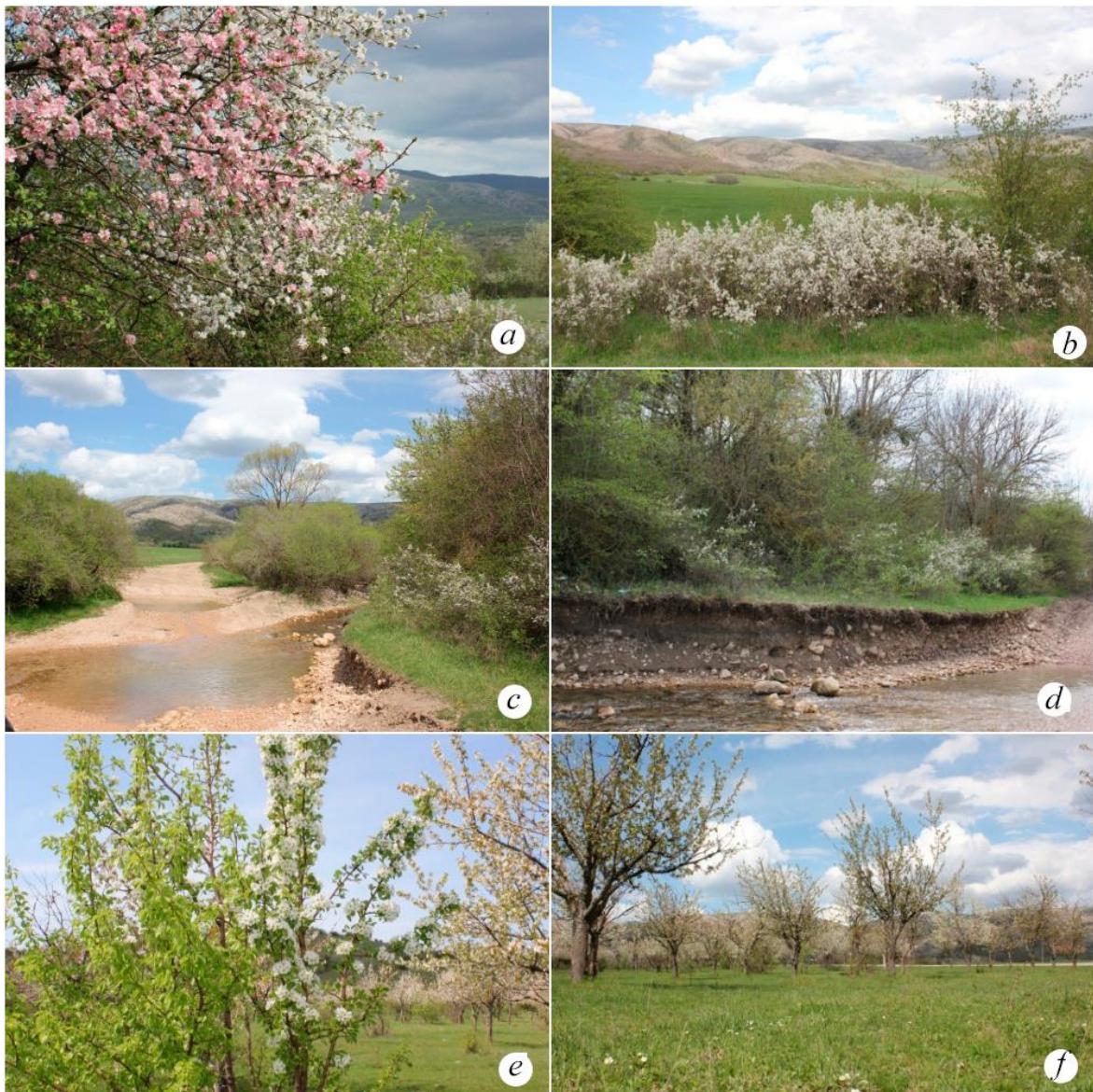


Рис. 4. Парцеллы, представляющие весенние аспекты цветения мелиттофильной растительности в районе исследований (пробные площади № 2 и № 3, апрель 2019 г.) (фото С. П. Иванова)

a–b – опушки леса, лесополосы и парцеллы экотонных участков; *c, d* – берега речки Краснопещерки; *e, f* – заброшенный черешневый сад. Цветение яблони *Malus sylvestris* L. (*a*), терна *Prunus spinosa* L. (*b*), отдельных деревьев груши *Pyrus elaeagrifolia* Jacq. (*e*) в черешневом саду (*f*).

Следует отметить, что виды, отмеченные нами как имеющие дополнительное значение, также важны для пчел, поскольку в отдельные годы некоторые представители этой группы могут проявить себя в качестве массово цветущих видов, беря на себя на короткое время роль основного кормового ресурса. К ним относятся в основном однолетники, в нашем случае, это такие виды как одуванчик лекарственный, ярутка полевая, лютик многоцветковый.

Девять видов этой группы – растения, цветущие в составе лесополос, вдоль дорог (рис. 4), внутри лесного массива и по его краям (пробная площадь № 2). К ним относятся мелиттофильные деревья и кустарники. Десять видов представляют горно-лугово-степную

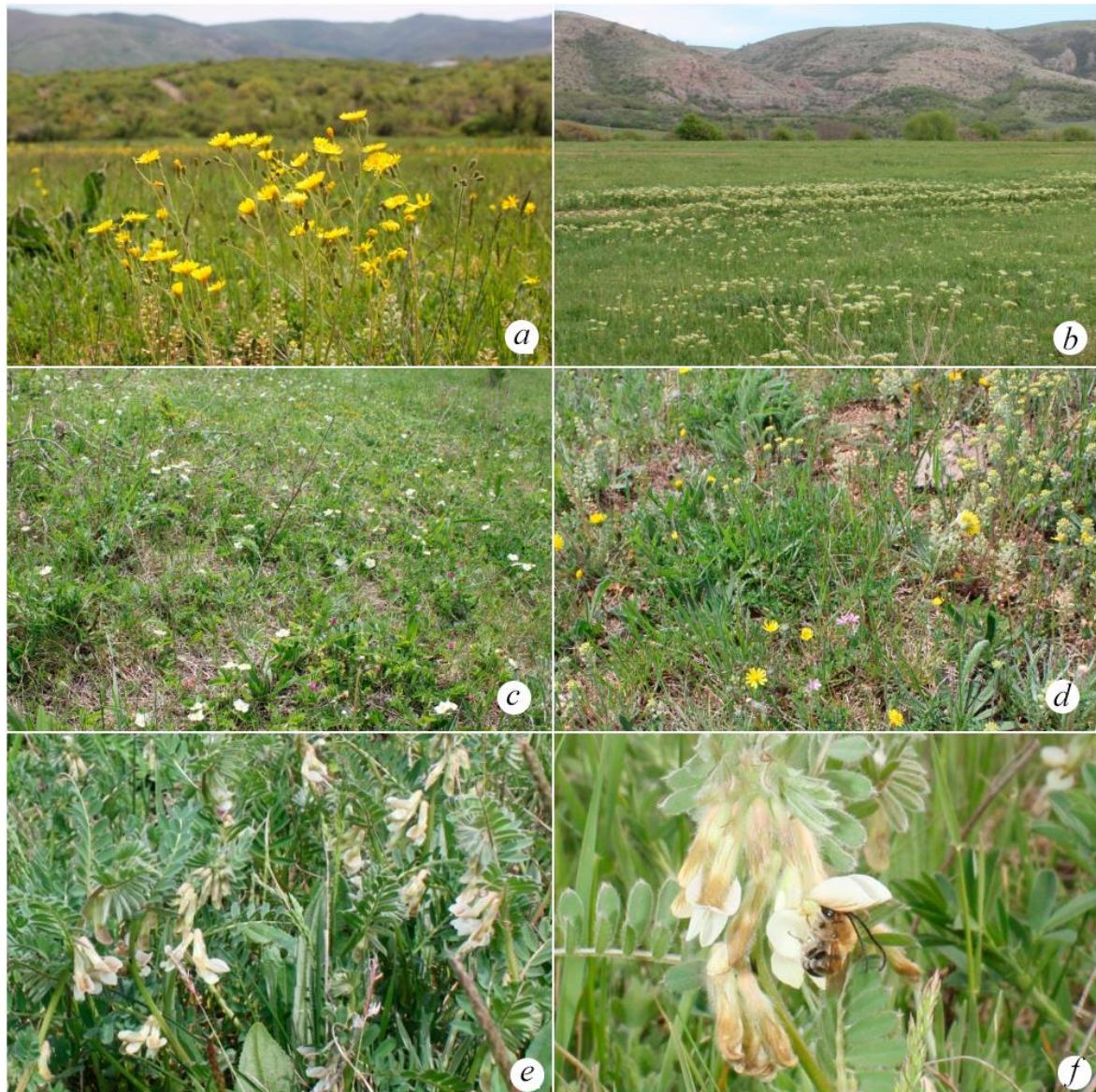


Рис. 5. Цветение мелиттофильных растений в окружении пасеки – весенние аспекты парцеллы, представляющей горно-лугово-степную растительность (пробная площадь №1, начало мая 2019 г.) (фото С. П. Иванова)

a – цветение скерды красивой (*Crepis pulchra* L.); b – аспект клоповника крупковидного (*Lepidium draba* L.); c – фитоценоз с участием земляники лесной (*Fragaria vesca*), вики (*Vicia* sp.) и люцерны окружной (*Medicago orbicularis* All.); d – фитоценоз с участием *Alyssum* sp., скерды красивой, крестовника весеннего (*Senecio vernalis* Waldst. Et Kit.) и аистника длинноклювого (*Erodium ciconium* (L.) L. Her.); e – цветение вики понненской (*Vicia pannonica* Crantz); f – конкурентная мелиттофауна: длинноусая земляная пчела (*Eucera* sp.) на цветке вики понненской.

экосистему (пробная площадь № 1) (рис. 5). Горицвет весенний представляет парцеллу оstepненные участки горных склонов. Заброшенный черешневый сад (пробная площадь № 2) вносит большой вклад в кормовую базу пчел именно в этот период (рис. 5 g и h).

Горно-лугово-степная парцелла (пробная площадь № 1) в этот период начинает приобретать заметный вес только с середины мая по мере отцветания плодовых деревьев. Но уже в начале месяца заметный вклад в кормовую базу начинают вносить такие виды как

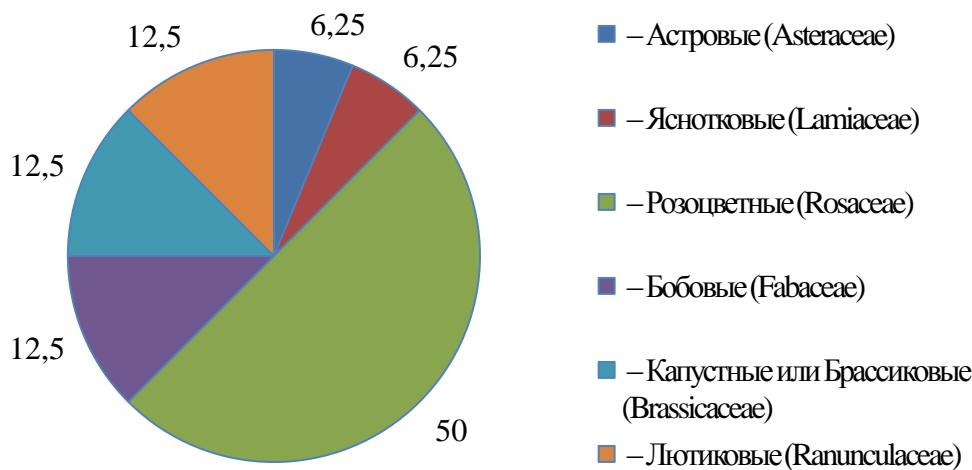


Рис. 6. Представленность семейств растений в комплексе мелиттофильных видов, цветущих в весенний период на исследованной территории (апрель – май, 2019 г.)

скерда красивая *Crepis pulchra* L. (рис. 5а), на участках нарушенных деятельностью человека аспективное цветение дает клоповник крупковидный *Lepidium draba* L. (рис. 5б), местами обильна земляника лесная *Fragaria vesca* L. и люцерна округлая *Medicago orbicularis* All.

В это время появляются более крупные представители конкурентной фауны из числа диких пчел – земляные пчелы эуцеры (*Eucera*) (рис. 5f), антофоры (*Anthophora*) и другие.

Основные пыльценоносные и нектароносные растения, цветущие в окружении пасеки в летнее время (июнь – август) представлены в таблице 3. В летний период основу кормовой базы составили 20 видов мелиттофильных растений, принадлежащих 19 родам и 9 семействам. Определяющее значение имели 5 видов: *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Echium vulgare* L., *Medicago sativa* L. и *Trifolium ambiguum* M., важное значение – 7 видов: *Achillea millefolium* L., *Betonica officinalis* L., *Ballota nigra* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Clematis vitalba* L., *Linaria vulgaris* Mill. и *Onobrychis sativa* Lam.

Доминировали представители семейства Asteraceae (7 видов), существенную роль также играли представители Fabaceae (5 видов) и Lamiaceae (4 вида) (рис. 7). Семейство Астровые обогатилось семью новыми видами, семейство Яснотковые пополнилось тремя новыми видами, семейство Бобовые – тремя видами. Появились представители новых семейств – Бурачниковые, Подорожниковые, Норичниковые. В семействе Розоцветные существенно уменьшилось количество видов – с восьми до двух, в семействе Лютиковые число видов уменьшилось с двух до одного. Дополнительное значение имели 5 видов.

Осеннее цветение в сезон 2019 года не проявилось из-за аномально продолжительной засухи, длившейся с конца июля по ноябрь. Однако в предыдущие годы в районе исследований в осенне время мы неоднократно отмечали в парцелях вторичная горнолуговая степь, черешневый сад и на экотонных участках медосбор с таких видов растений как двурядка тонколистная (*Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC.), чертополох курчавый (*Carduus crispus* L.), василек раскидистый (*Centaurea diffusa* Lam.), синеголовник полевой (*Eryngium campestre* L.), а на оstepненных склонах гор – на таких растениях как пролеска осенняя (*Scilla autumnalis* L.) и крокус прекрасный (*Crocus speciosus* M. B.).

В таблице 4 приведены результаты обобщения полученных нами данных о составе мелиттофильного комплекса растений, обеспечивающих кормовую базу медоносных пчел на

Таблица 3

Основные пыльценосные и нектароносные растения, произрастающие
в окружении пасеки в летнее время (июнь – август)

№	Вид		Семейство	Кормовая значимость
	Русское	Латинское		
1	Тысячелистник обыкновенный	<i>Achillea millefolium</i> L.	Астровые (Asteraceae)	××
2	Бодяк полевой	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.		×××
3	Гринделия растопыренная	<i>Grindelia squarrosa</i> (Pursh.) Dunal		×
4	Цикорий обыкновенный	<i>Cichorium intybus</i> L.		×××
5	Василек раскидистый	<i>Centaurea diffusa</i> Lam.		××
6	Василек синий	<i>Centaurea cyanus</i> L.		×
7	Пупавка полевая	<i>Anthemis arvensis</i> L.		×
8	Буквица лекарственная	<i>Betonica officinalis</i> L.	Яснотковые (Lamiaceae)	××
9	Чистец колючезубчатый	<i>Stachys acanthodonta</i> Klokov		×
10	Белокурдrenник черный	<i>Ballota nigra</i> L.		××
11	Репешок обыкновенный	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	Розоцветные (Rosaceae)	×
12	Люцерна посевная	<i>Medicago sativa</i> L.	Бобовые (Fabaceae)	×××
13	Горошек посевной	<i>Vicia sativa</i> L.		×
14	Клевер сходный	<i>Trifolium ambiguum</i> M.		×××
15	Эспарцет посевной	<i>Onobrychis sativa</i> Lam.		××
16	Икотник серый	<i>Berteroia incana</i> (L.) DC.	Капустные (Brassicaceae)	
17	Ломонос винограднолистный	<i>Clematis vitalba</i> L.	Лютиковые (Ranunculaceae)	××
18	Синяк обыкновенный	<i>Echium vulgare</i> L.	Бурачниковые (Boraginaceae)	×××
19	Льнянка обыкновенная	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	Подорожниковые (Plantaginaceae)	××
20	Коровяк высокий	<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	Норичниковые (Scrophulariaceae)	×

Примечание к таблице: ××× – виды, имеющие определяющее кормовое значение; ×× – важное кормовое значение; × – дополнительное кормовое значение.

исследованной территории на протяжении всего весенне-летне-осеннего периода. В таблице приведено 35 видов растений, составляющих ядро мелиттофильного комплекса. Сравнение числа видов растений на трех пробных площадях показывает, что наибольшим обилием видов кормовых растений (20 видов) обладает пробная площадь № 2, презентующая парцеллы пойменной древесно-кустарниковой растительности, а также парцеллы лесной растительности (высокоствольный сомкнутый лес, разреженный лес, опушки, лесные поляны, оステпненные склоны гор в их естественном состоянии).

Здесь сосредоточены важные для благополучия семей в ранневесенне время первоцветы и виды, цветущие следом, обеспечивающие развитие семей после окончательного выхода их из зимовки. В основном это пыльценосные виды семейства Розоцветные (плодовые деревья и кустарники).

Таблица 4

Сводная таблица основных видов растений мелиттофильного комплекса, обеспечивающих стабильность кормовой базы медоносных пчел в Горно-лесной зоне Крыма на протяжении всего весенне-летнего периода и их распределение по парцелям

№	Семейство	Вид	Парцеллы		
			Горно-луговая степь. Пробная площадь № 1	Лес, опушки, лесополосы. Пробная площадь № 2	Черешневый сад. Пробная площадь № 3
1	2	3	4	5	6
1	Амариллисовые (Amaryllidaceae)	Подснежник складчатый (<i>Galanthus plicatus</i> M. Bieb.)		+	
2	Березовые (Betulaceae)	Лещина обыкновенная (<i>Corylus avellana</i> L.)		+	
3	Кизиловые (Cornaceae)	Кизил обыкновенный (<i>Cornus mas</i> L.)		+	
4	Спаржевые (Asparagaceae)	Пролеска двулистная (<i>Scilla bifolia</i> L.)		+	
5	Первоцветные (Primulaceae)	ПримULA обыкновенная (<i>Primula vulgaris</i> Huds.)		+	
6	Лютиковые (Ranunculaceae)	Чистяк весенний (<i>Ficaria verna</i> Huds.)		+	
7		Ломонос виноградолистный (<i>Clematis vitalba</i> L.)		+	
8	Розоцветные (Rosaceae)	Слива растопыренная или алыча (<i>Prunus divaricata</i> Ledeb.)		+	
9		Слива домашняя (<i>Prunus domestica</i> L.)		+	
10		Тёрн колючий (<i>Prunus spinosa</i> L.)		+	
11		Черешня обыкновенная (<i>Cerasus avium</i> L.)		+	+
12		Вишня обыкновенная (<i>Prunus cerasus</i> L.)		+	
13		Груша лохолистная (<i>Pyrus elaeagrifolia</i> Jacq.)		+	
14		Яблоня обыкновенная (<i>Malus sylvestris</i> L.)		+	
15		Боярышник восточный (<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.)		+	
16		Земляника лесная (<i>Fragaria vesca</i> L.)	+		+
17	Бобовые (Fabaceae)	Люцерна посевная (<i>Medicago sativa</i> L.)	+		
18		Клевер сходный (<i>Trifolium ambiguum</i> M.)	+		
19		Эспарцет посевной (<i>Onobrychis sativa</i> Lam.)	+		

Таблица 4 (Продолжение)

1	2	3	4	5	6
20	Капустные (Brassicaceae)	Зубянка пятилистная (<i>Dentaria quinquefolia</i> M. B.)		+	
21		Ярутка полевая (<i>Thlaspi arvense</i> L.)	+		
22	Бурачниковые (Boraginaceae)	Синяк обыкновенный (<i>Echium vulgare</i> L.)	+		
23	Астровые (Asteraceae)	Скерда красивая (<i>Crepis pulchra</i> L.)	+		
24		Тысячелистник обыкновенный (<i>Achillea millefolium</i> L.)	+		
25		Бодяк полевой (<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.)	+		
26		Гринделия растопыренная (<i>Grindelia squarrosa</i> (Pursh.) Dunal)	+		
27		Цикорий обыкновенный (<i>Cichorium intybus</i> L.)	+		
28		Василек раскидистый (<i>Centaurea diffusa</i> Lam.)	+		
29		Синеголовник полевой (<i>Eryngium campestre</i> L.)	+		
30		Яснотка пурпурная (<i>Lamium purpureum</i> L.)	+	+	+
31	Яснотковые (Lamiaceae)	Буквица лекарственная (<i>Betonica officinalis</i> L.)		+	
32		Чистец колючезубчатый (<i>Stachys acanthodonta</i> Klokov)	+		
33		Белокурдrenник черный (<i>Ballota nigra</i> L.)	+	+	
34	Подорожниковые (Plantaginaceae)	Льнянка обыкновенная (<i>Linaria vulgaris</i> Mill.)	+	+	
35	Ирисовые (Iridaceae)	Шафран прекрасный (<i>Crocus speciosus</i> M. B.)	+		

Парцелла трансформированной горно-лугово-степной экосистемы (пробная площадь № 1), представлена несколько меньшим количеством видов (18), но на данной территории произрастают такие важные для сбора провизии (как пыльцы, так и нектара) травянистые растения как эспарцет (*Onobrychis sativa*), люцерна (*Medicago sativa*), лютник многоцветковый (*Ranunculus polyanthemos*), синяк обыкновенный (*Echium vulgare*), бодяк полевой (*Cirsium arvense*), льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*), чистец лекарственный (*Betonica officinalis*). Следует обратить внимание, что в этом списке большую долю занимают виды, оставшиеся здесь после сельскохозяйственного использования этой территории (эспарцет, люцерна), в том числе сорняки (бодяк полевой, случайный вселенец – гринделия), а также пионерные виды сукцессионного процесса (синяк обыкновенный, василек раскидистый). Это свидетельствует о том, что процесс формирования полноценного фитоценоза на этой территории еще не закончился.

Парцелла черешневый сад (пробная площадь № 3) представляет собой растительное сообщество, находящееся на самой ранней стадии сукцессионного перехода к естественному состоянию. С этим связано крайне низкое число видов, имеющих существенное значение для медоносных пчел пасеки – всего 3. Однако в весенне время этот компонент горно-лесной экосистемы очень важен, поскольку здесь сконцентрирован почти весь запас весенних пыльценосных видов – плодовых деревьев, не только таких как черешня, но и проникших сюда самосевом яблоню, грушу, два вида слив и один из кустарников – тёрн. Аналогом этой

парцеллы могут считаться чаирные сады, которые все еще часто можно встретить в некоторых урочищах Горно-лесной зоны Крыма в особенности поблизости сел, расположенных в лесных массивах между первой и второй грядами крымских гор.

Таким образом, в горно-лесных экосистемах Крыма парцеллярного уровня организации, примыкающих к пасеке медоносных пчел (в радиусе 1,5–2 км), в составе мелитофильного комплекса зарегистрировано 57 видов растений. Это не означает, что данное число видов исчерпывает все виды растений, обеспечивающие питание пчел исследованной пасеки. Не исключено, что некоторые виды были пропущены из-за своей редкости, или произрастали за пределами круга с радиусом 1,5–2 км, в пределах которого производился учет медоносов. Тем более ориентировочной является оценка значения отдельных видов – распределение видов по трем выделенным нами группам (виды, имеющие определяющее, важное и дополнительное кормовое значение), поскольку, распределение видов проводилось без учета обилия пыльцы и нектара в цветках у разных видов растений. Кроме того, особо привлекательные для пчел отдельные виды медоносов могли располагаться и за пределами исследованной территории. Известно, что пчелы способны в отдельных случаях концентрироваться на значительно удаленных от мест гнездования растениях, особенно богатых нектаром или пыльцой, даже цветущих единично (Чуканова, 2019).

Выбранная для наших исследований территория, на наш взгляд, достаточно representative в отношении большинства районов горного Крыма, таким образом, полученные нами данные и заключения в отношении кормовой базы медоносных пчел, можно отнести ко всей Горно-лесной зоне полуострова. Разумеется, с небольшими поправками в отношении отдельных ее территорий. Вместе с тем, мы отмечаем, что наши исследования, в силу охвата относительно небольшой территории и их кратковременности (регулярные наблюдения проведены только в течение одного сезона) носят предварительный характер.

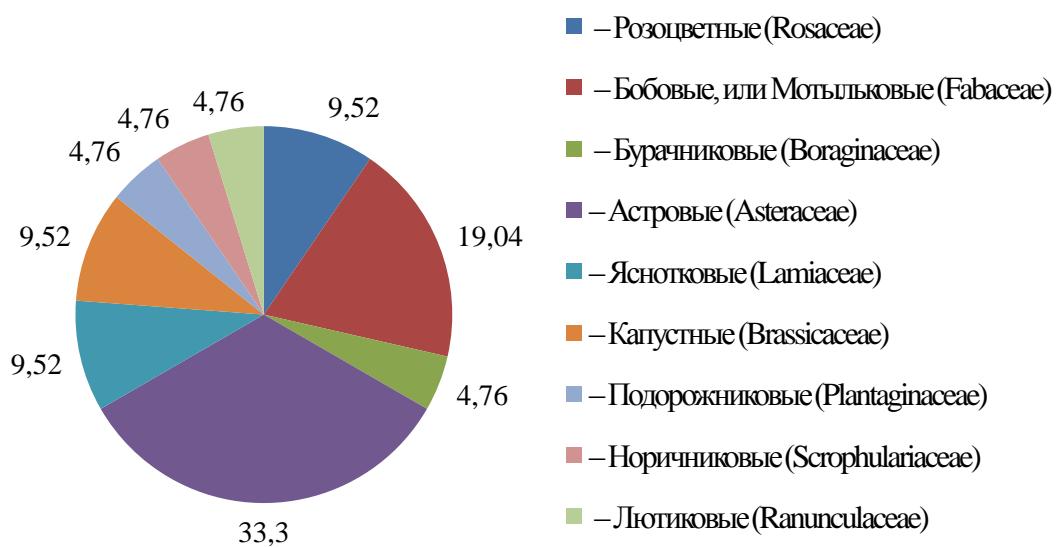


Рис. 7. Представленность семейств растений в комплексе мелитофильных видов, цветущих в летний период на исследованной территории (июнь – август, 2019 г.)

Продолжение исследований будет включать изучение особенностей пространственного распределения мелиттофильных растений в кормовых стациях пчел, особое внимание будет уделено динамике смены доминантов мелиттофильного комплекса в течение сезона, избирательности медоносных пчел в отношении отдельных видов медоносов и их поведении на цветках, продуктивности отдельных видов растений в отношении пыльцы и нектара, их доступности для медоносных пчел, степени соответствия строения цветков и строения собирающего аппарата пчел, конкурентным отношениям с другими видами пчел.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам исследований, проведенных в течение одного сезона в Горно-лесной зоне Крыма, в округе небольшой стационарной пасеки медоносных пчел выявлен состав мелиттофильного комплекса растений, обеспечивших кормовую базу пчел на протяжении всего теплого времени года. Список таких видов составили 57 видов растений.

Виды мелиттофильного комплекса растений систематизированы и разделены на три группы по числу цветущих одновременно цветков на единице площади учетных площадок. Виды, доля цветков которых превышала 10 % от всех цветущих цветков в определенный период, выделены в группу видов, имеющих **определенное кормовое значение** для пчел. В группу видов, имеющих **важное кормовое значение**, выделены виды, доля цветков которых была < 10, но > 2,5 %. В группу видов, имеющих **дополнительное кормовое значение**, выделены виды, плотность цветков которых была менее 2,5 %.

В ранневесенний период (март – начало апреля) основу комплекса составили 15 видов растений, принадлежащих к 14 родам и 12 семействам. В этот период определяющее кормовое значение имели 4 вида растений: *Cornus mas* L., *Corylus avellana* L., *Dentaria quinquefolia* M. B. и *Prunus divaricata* Ledeb., важное значение – 4 вида: *Ficaria verna* Huds., *Galanthus plicatus* M. Bieb., *Primula vulgaris* Huds. и *Scilla bifolia* L.

В весенний период основу кормовой базы пчел составляли 20 видов растений, принадлежащих к 18 родам и 7 семействам. Определяющее кормовое значение имели 4 вида: *Cerasus avium* L., *Malus sylvestris* L., *Prunus spinosa* L. и *Pyrus elaeagrifolia* Jacq., важное значение – 7 видов: *Crataegus monogyna* Jacq., *Fragaria vesca* L., *Lamium purpureum* L., *Crepis pulchra* L., *Prunus domestica* L., *Thlaspi arvense* L. и *Trifolium ambiguum* M. Большинство видов относились к семейству Rosaceae (10 видов).

В летний период основу кормовой базы составляли 20 видов мелиттофильных растений, принадлежащих к 19 родам и 9 семействам. Определяющее значение имели 5 видов: *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Echium vulgare* L., *Medicago sativa* L. и *Trifolium ambiguum* M., важное значение – 7 видов: *Achillea millefolium* L., *Betonica officinalis* L., *Ballota nigra* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Clematis vitalba* L., *Linaria vulgaris* Mill. и *Onobrychis sativa* Lam. Доминировали представители семейства Asteraceae (7 видов), существенную роль также играли представители Fabaceae (5 видов) и Lamiaceae (4 вида).

В теплый период осени (сентябрь – октябрь) в качестве источников провизии для медоносных пчел отмечены: *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Centaurea diffusa* Lam., *Eryngium campestre* L. *Carduus crispus* L., а на оstepненных склонах гор – *Scilla autumnalis* L. и *Crocus speciosus* M. B.

Наибольшим богатством мелиттофильных видов растений в исследованных горно-лесных биогеоценозах, обладают парцеллы опушек, лесных полян, оstepненных склонов гор в их естественном состоянии. Дубово-грабинниковые и пойменные древесно-кустарниковые парцеллы обладают меньшим разнообразием видов, но имеют существенное значение для пчел в ранневесенний и весенний периоды.

Трансформированная в ходе хозяйственной деятельности вторичная горно-лугово-степная парцелла, находящаяся на стадии восстановления естественной растительности, также богата мелиттофильными видами растений, содержит целый ряд ценных медоносов и вносит существенный вклад в обеспечении медоносных пчел провизией в летний и раннеосенний период времени.

Парцелла заброшенный плодовый сад находится на начальной стадии сукцессионного процесса восстановления естественной растительности. Данная экосистема презентует типичные в недалеком прошлом для горного и предгорного Крыма чаирные сады – плодовые сады, заложенные на лесных полянах. Эта парцелла бедна мелиттофильными видами, но крайне важна для медоносных пчел в период цветения плодовых деревьев.

Самыми неблагоприятными периодами для семей медоносных пчел в сезоне 2019 года оказался ранневесенний период – аномально высокие температуры в январе сменились холодами, протянувшимися вплоть до начала мая, а также период конца лета – начало осени из-за аномально продолжительной засухи, длившейся с конца июля по ноябрь. Эти наблюдения подтверждают известное мнение крымских пчеловодов о нестабильности кормовой базы медоносных пчел в Крыму.

Благодарности. Авторы выражают благодарность пчеловоду С. П. Миловацкому за содействие в проведении исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ по проекту «Рынок органической сельскохозяйственной продукции: формирование товародвижения и прогнозирования конъюнктуры в регионе» №17-32-00009.

Список литературы

- Алпатов В. В. Пчелы Крайны и Крыма и их место среди других форм // Зоологический журнал. – 1938. – Т. XVI, вып. 3. – 472–481.
- Алпатов В. В. Внутривидовые отличия медоносной пчелы в опылении растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. – 1946а. – Т. 51, вып. 3. – С. 54–62.
- Алпатов В. В. Взаимопомощь насекомых и энтомофильных растений как частный случай межвидового симбиоза // Зоологический журнал. – 1946б. – Т. XXV, вып. 4. – С. 325–328.
- Быкова Т. О., Триселева Т. А., Ивашов А. В., Сафонкин А. Ф. К оценке морфо-генетического разнообразия медоносной пчелы *Apis mellifera* из горно-лесной зоны Крыма // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – Вып. 6. – С. 625–630.
- Вахрушева Л. П., Воробьева Н. В. Цветной атлас растений Крыма. Книга первая. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2010. – 448 с.
- Вахрушева Л. П., Воробьева Н. В. Цветной атлас растений Крыма. Книга вторая. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2015. – 456 с.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – НБС-ННЦ, 1996. – 126 с.
- Губанов И. А. и др. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. Покрытосеменные (двудольные: раздельнопестичные). – М.: Т-во науч. изд. КМК, Ин-т технолог., иссл., 2004. – 353 с.
- Ивашов А. В. Биогеоценотические системы и их атрибуты. // Журнал. общ. биологии. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115–128.
- Ивашов А. В., Быкова Т. О., Саттаров В. Н., Маннапов А. Г. Состояние и сохранность *Apis mellifera taurica* на территории Крыма // Пчеловодство. – 2016а. – № 9. – С. 20–22.
- Ивашов А. В., Быкова Т. О., Саттаров В. Н., Туктаров В. Р. Резерват медоносных пчел на Южном берегу Крыма // Пчеловодство. – 2016б. – № 1. – С. 20–22.
- Ивашов, А. В., Быкова Т. О., Саттаров В. Н., Маннапов А. Г. Медоносный потенциал и численность семей пчел в Республике Крым // Пчеловодство – 2017а. – № 10. – С. 18–21.
- Ивашов, А. В., Быкова Т. О., Саттаров В. Н., Маннапов А. Г. Сообщение о *Apis mellifera taurica* Alpatov, 1935 (архивные данные кафедры экологии и зоологии КФУ им. В. И. Вернадского) // Роль биоразнообразия пчелиных в поддержании гомеостаза экосистем: монография / [Под общ. ред. В. А. Сысуева и А. З. Брандорф]. – Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2017б. – С. 36–40.
- Ивашов, А. В., Быкова Т. О., Саттаров В. Н., Маннапов А. Г., Газизова Н. Р. Морфологические аспекты медоносной пчелы на Южном берегу Крыма // Морфология. – 2018. – Вып. 3. – С. 121.
- Ключко Н. Д. О пчеловодстве Крыма // Пчеловодство. – 2018. – № 2 – 23 с.
- Определитель высших растений Крыма / [Под общей редакцией Н. И. Рубцова]. – Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1972. – 550 с.
- Определитель высших растений Украины. – Киев: Наукова думка, 1987. – 548 с.
- Подгородецкий П. Д. Крым: Природа. – Симферополь: Таврия, 1988. – 192 с.
- Чуканова Н. В. Трофические связи социальной пчелы *Halicus quadricinctus* в экосистемах государственного природного заказника «Воронежский» // Экосистемы. – 2019. – Вып. 20. – С. 125–139.

Bykova T. O., Ivashov A. V., Ivanov S. P., Sattarow W. N., Vahrusheva L. P. Melittophilic complex of plants providing forage base for honey bees (*Apis mellifera*) in the Mountain-Forest Zone of Crimea // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 123–141.

For the first time, in the mountain-forest ecosystems of Crimea of parcel organization level adjacent to the beehives of honey bees (*Apis mellifera* L.), a species composition of plants representing the melittophilic complex has been identified which provides honey bees with pollen and nectar during the entire warm season. The complex includes 57 species of plants where the honey bees that collect pollen or nectar have been registered. The core of the melittophilic complex consisted of 35 species of plants, the proportion of simultaneously flowering (in any period of the season) flowers of each one exceeded 2.5 % of the total number of flowers of all flowering species at this time. In early spring, the list of such species included 15 plant species belonging to 14 genera and 12 families. In this period, the decisive forage value (species whose flower share exceeded 10 % of all flowering flowers) was represented by 4 plant species: *Cornus mas* L., *Corylus avellana* L., *Dentaria quinquefolia* M. B. and *Prunus divaricata* Ledeb., the important value (the flowers share made <10 %, but >2.5 %) had 4 species: *Ficaria verna* Huds., *Galanthus plicatus* M. Sieb., *Primula vulgaris* Huds. and *Scilla bifolia* L. In spring, the forage base made up 20 plant species belonging to 18 genera and 7 families. Four species had decisive forage value: *Cerasus avium* L., *Malus sylvestris* L., *Prunus spinosa* L. and *Pyrus elaeagrifolia* Jacq., 7 species had important value: *Crataegus monogyna* Jacq., *Fragaria vesca* L., *Lamium purpureum* L., *Crepis pulchra* L., *Prunus domestica* L., *Thlaspi arvense* L. and *Trifolium ambiguum* M. Most of the species belonged to the Rosaceae family (10 species). In summer period, the forage basis comprised 20 species of melittophilic plants belonging to 19 genera and 9 families. 5 species had decisive value: *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Echium vulgare* L., *Medicago sativa* L. and *Trifolium ambiguum* M., the important value had 7 species: *Achillea millefolium* L., *Betonica officinalis* L., *Ballota nigra* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Clematis vitalba* L., *Linaria vulgaris* Mill. and *Onobrychis sativa* Lam. The representatives of the Asteraceae family (7 species) dominated; the representatives of Fabaceae (5 species) and Lamiaceae (4 species) also played a significant role. In autumn, there were the following food sources for honey bees: *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Centaurea diffusa* Lam., *Eryngium campestre* L., *Carduus crispus* L., and on the steppe slopes of the mountains: *Scilla autumnalis* L. and *Crocus speciosus* M. B. It has been established that the greatest number of melittophilic plant species in the studied mountain-forest biogeocenoses grow on parcels of forest edges and glades, steppe slopes of the mountains in their natural state. Oak-hornbeam and floodplain tree-shrub parcels have a smaller variety of species, but are essential for bees in early spring and spring.

Key words: honey bee, *Apis mellifera*, Crimean mountain-forest zone, ecosystem, biogeocenosis, parcel, phytocenosis, melittophilous plant species, forage base.

Поступила в редакцию 27.01.20

Влияние роющей деятельности дикого кабана (*Sus scrofa*) на гумусовые вещества в почвах

Пилипко Е. Н.¹, Пахомов А. Е.², Торопова П. В.¹

¹ Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н. В. Верещагина
Вологда, Россия
Karlovna@ukr.net

² Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара
Днепр, Украина
a.pakhomov@i.ua

Рассмотрена роющая деятельность кабана дикого (*Sus scrofa L.*) как одного из видов средопреобразующей деятельности наземных млекопитающих. Приведены типичные виды и масштабность пороев в зимний и летний периоды, а также динамика гумусовых веществ. Известно, что в результате взрыхления и перемешивания верхних слоёв почвы, изменяются химические показатели почвы, нарушается растительный покров, снижается испарение влаги с поверхности почвы, что приводит к изменению гидротермического режима эдафотопа, повышению меры континентальности почвенного климата и увеличению деятельного слоя эдафотопа. Для сравнительной характеристики рассматривались разные по гранулометрическому составу почвы – суглинистые и супесчаные в разных географических зонах – степной (Днепропетровское Присамарье, Украина) и таёжной (ельник кисличный, Грязовецкий район Вологодской области, Россия). В степной зоне преобладают чернозёмные почвы, в таёжной – почвы подзолистого ряда. Несмотря на разные первичные характеристики почв, тенденция изменения содержания гумусовых веществ в почвах под пороями кабана имела сходные качества. Характер динамики гумусовых веществ зависит от периода разложения органических веществ, оставленных на пороях в виде экскрементов кабана и остатков растительной пищи. На вырубках после еловых коренных лесов в результате рыхлительной и трофической деятельности кабана, происходит дальнейшая минерализация мёртвых растительных остатков повреждённых корней древесно-кустарниковой растительности. Часть растительного отпада остаётся на пороях, а другая часть в почве. В результате проведённых исследований была подтверждена положительная функциональная роль кабана посредством роющей деятельности для любых типов биогеоценозов.

Ключевые слова: кабан дикий, средопреобразующая деятельность, роющая деятельность, гумусовые вещества, углерод гуминовых и фульвокислот.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее важных условий существования биогеоценоза как экологической системы является эффективное взаимодействие всех составляющих её компонентов. К таким компонентам относится зооценоз, который посредством средообразующей (средопреобразующей) деятельности оказывает серьёзное влияние на устойчивость и жизнеспособность экосистемы. Механизм воздействия наземных млекопитающих на среду обитания – один из самых интересных и актуальных вопросов экологии.

Роющая деятельность млекопитающих относится к механическому типу воздействия, роющему классу деятельности и копательно-разрыхляющему виду средопреобразующей деятельности по классификации В. Л. Булахова (Булахов, 1973). Механический тип воздействия связан с нарушением почвенного и напочвенного покрова и вызывает резкое изменение физико-химических условий почвы и особый терриогенный аэрогидротермический и химический режим почвы (Абатуров, 1972, 1984; Злотин, Ходашова, 1973; Злотин, 1975; Пахомов, 1998а, 1998б; Пилипко, 2015, Пилипко Е., Пилипко А., 2015).

Дикий кабан (*Sus scrofa L.*) относится к типичным животным – почвороям, которые нарушают поверхностный почвенный покров вследствие трофической необходимости, то есть в результате поиска пищи. Перерывая и разрыхляя почвенный покров, кабан способствует изменению твердости почвы, что в значительной степени сказывается на ее теплопроводности. Кроме того, в результате механического воздействия на поверхность

почвы, нарушаются растительный покров, что способствует нагреву почвы и уменьшению испарения влаги с ее поверхности. Все это, в результате, приводит к изменению гидротермического режима эдафотопа, которое основывается не только на разрушении напочвенного покрова, а и естественного сложения почв под териогенным воздействием. Это способствует повышению меры континентальности почвенного климата и увеличению деятельного слоя эдафотопа, что, несомненно, оказывает положительное воздействие на генезис исходных почвогрунтов (Пахомов и др., 2003).

За одну кормежку кабан поедает 2–3 кг различного корма. Ни одно наземное животное не оказывает такого масштабного влияния на почву и растительный покров лесов и лугов, как дикие свиньи, переворачивающие огромную массу поверхностных слоев почвы. В отношении почвенной (насекомые, подземная фитомасса) и напочвенной (надземная фитомасса) трофики у кабана практически нет конкурентов среди млекопитающих, за исключением крота. Также важно учитывать, что в количественном отношении выявлено значительное преобладание пищевых ресурсов в почвах перед надземными кормами.

Цель исследований – динамика необходимых для поддержания плодородия почв гумусовых веществ под влиянием роющей деятельности кабана как естественного механизма, способствующего гомеостазу эдафотопа и устойчивости экосистемы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в разных географических зонах – в биогеоценозах Степного Приднепровья (Центральная часть Украины) и в таёжных биогеоценозах Вологодской области (Северо-Запад России). Исследования проводились в период 2014–2018 годов. При проведении исследований в качестве методического руководства были использованы работы многих учёных (Формозова, 1950, 1952; Новикова, 1953; Данилов и др., 1966; Матюшкина, 1977; Челинцева, 1985). На учетных маршрутах во все сезоны года фиксировались следы жизнедеятельности кабанов: отпечатки следов копыт животных на почве в местах единичной встречаемости следов и натоптанных миграционных троп, экскременты, порои и непосредственные визуальные встречи с самим животным. Порои кабана изучались с помощью методик, предложенных А. Е. Пахомовым (1998, 1998а).

С целью выяснения особенности динамики важных гумусовых веществ, влияющих на плодородие почвы под влиянием роющей деятельности кабана дикого, были отобраны почвенные пробы повреждённого слоя глубиной до 20 см (ГОСТ 28168-89). Химический анализ почвы, отобранный вблизи биостационара в Присамарье Днепропетровской области, выполнялся в аккредитованной лаборатории «Химия почв» в научно-исследовательском институте биологии при Днепропетровском национальном университете им. Олеся Гончара. Анализ почв таёжных биогеоценозов Вологодского региона проводился в аккредитованной испытательной лаборатории Федерального государственного учреждения «Государственный центр агрохимической службы «Вологодский». В обеих лабораториях применялись стандартные методики: общее содержание органического углерода определялось по методикам И. В. Тюрина (1965), групповой состав гумуса почв – по методике М. М. Кононовой и Н. П. Бельчиковой (1950).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для сравнительной характеристики было рассмотрено влияние роющей деятельности кабана дикого на гумусовые вещества в почвах двух разных географических зон – в степной, где преобладают чернозёмы и в таёжной, для которых характерны почвы подзолистого ряда.

Как в Вологодской, так и в Днепропетровской областях встречаются практически все виды повреждения почвы и напочвенного покрова в результате роющей деятельности кабана дикого из классификации Данилкина (2002) – поверхностные, сплошные, точечные и диффузные.

Порои кабана имеют сезонные отличия. Зимние, как правило, точечные и диффузные. В начале зимы наблюдается промерзание почвы, а во второй половине зимы высокая мощность снежного покрова, поэтому порои не могут быть масштабными. Масштабность таких пороев занимает всего 2–4 % на 100 м².

В летний период встречается самое большое разнообразие почвенных пороев как по форме, так и по масштабам и глубине.

Самые распространённые формы – диффузные, на их долю приходится около 72 % от всех зафиксированных пороев, далее точечные – 11 %, поверхностные – 4 % и сплошные – 13 %. Глубина пороев в летний период от 0 до 34 см. Масштаб сплошных пороев на отдельных территориях может достигать 60 % на 100 м².

В первую половину весеннего периода порои чаще всего диффузные и поверхностные, так как почва ещё не достаточно прогрелась и не оттаяла, но во второй половине весны порои приобретают глубокий и масштабный характер. На высокую интенсивность пороев в конце весны в Днепровском Присамарье также указывал А. Е. Пахомов (1998). На осень приходится самая высокая сезонная интенсивность пороев. Масштаб осенних пороев впечатляет – до 65–80 % на 100 м². К концу осени интенсивность пороев заметно снижается и достигает всего 15–30 %.

Порои кабана, в результате которых происходит взрыхление и перемешивание почвы, являются хорошим источником гумуса для почвы. Влияние гумусовых веществ, включая гуминовые препараты, на условия питания и развития растений было установлено многими исследователями (Flaig, 1967; Александрова, 1972; Кононова, 1972;). В результате перемешивания поверхностных, гумусовых слоёв почвы, экскрементов кабана и остатков пищи растительного и животного происхождения, почва обогащается групповым составом гумуса, в который входят специфические (углерод гумусовых и фульватных кислот) и неспецифические вещества (общий углерод). Динамика группового состава гумуса в разных типах почв и в разных географических широтах выявил неоднозначную динамику основных показателей гумусовых соединений в почвах, подверженных механическому воздействию кабана.

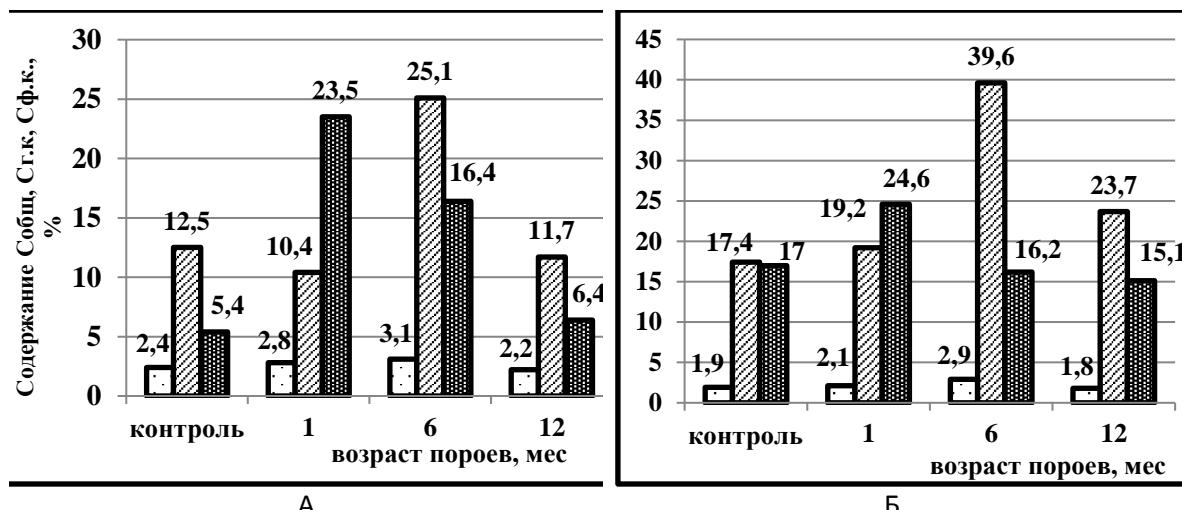
Известно, что гуминовые кислоты практически не растворяются в воде и минеральных кислотах и состоят из углерода, водорода, кислорода, азота, серы, фосфора. Также в препаратах гуминовых кислот обнаружены следы Mg, Mn, Na и K, окислов Al и Fe. Содержание этих элементов в гуминовых кислотах колеблется в зависимости от типа почвы, химического состава разлагающихся остатков, условий гумификации и способа выделения (особенность методики определения) (Орлов, 1990). Обогащение почвы вышеперечисленными веществами способствует созданию благоприятных условий для роста и развития растительности и микроорганизмов в почве. Фульвокислоты имеют противоположную направленность своего влияния на почвенный микробоценоз и растительность. Так, если в составе гумусовых веществ много фульвокислот, то почва легко обедняется кальцием, магнием, калием и другими основаниями, так как фульвокислоты образуют с ними растворимые соли, мигрирующие из почвы с просачивающейся влагой. Таким образом, следует отметить, что степень разрушительного действия фульвокислот на минералы зависит от количества гуминовых кислот в данной почве: чем меньше в почве гуминовых кислот, тем сильнее действие фульвокислот (Носко и др., 1988).

Динамика содержания гуминовых веществ в почвах, подверженных роющей деятельности кабана и без них (контроль) на территории Степного Приднепровья (Украина) приведена на рисунке 1. В черноземной зоне в тяжёлых по гранулометрическому составу почвах – суглинках содержание углерода гуминовых кислот (Сг.к.) значительно выше углерода фульвокислот (Сф.к.), что является положительной тенденцией и связано с характеристикой специфических веществ. В дерново-боровой супесчанной почве содержание углерода гуминовых и фульвокислот практически одинаково.

Под влиянием пороев кабана на обоих типах почв динамика содержания гумусовых веществ идентична. Через 3 месяца наблюдается преобладание Сф.к. над Сг.к. в чернозёме лесном среднесуглинистом в 2,3 раза, в дерново-боровой супесчаной в 1,3 раза. Но уже через

6 месяцев наблюдается обратная тенденция – преобладание содержания гуминовых кислот над углеродом фульвокислот в 1,5 и в 2,4 раза соответственно. Через 12 месяцев показатели гуминовых веществ приближаются к контрольным цифрам (почвы без пороев).

На территории Северо-Запада России (Грязовецкий район Вологодской области) в Ельнике кисличном также прослеживается похожая тенденция в легкосуглинистых почвах (рис. 2).



- [■] – общий углерод (Собщ.);
- [▨] – углерод гуминовых кислот (Сг.к.);
- [●] – углерод фульвиковых кислот (Сф.к.).

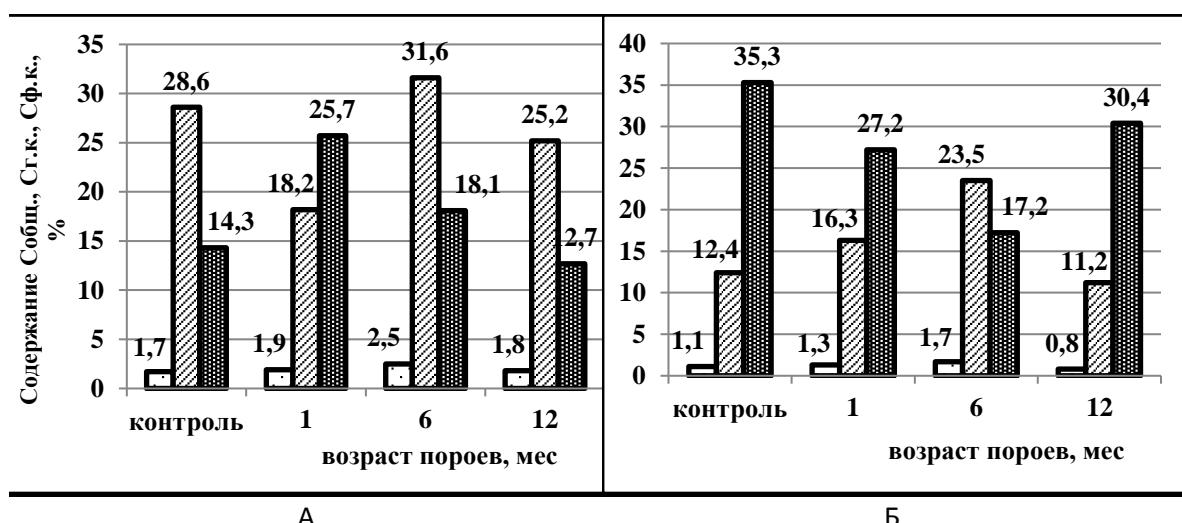


Рис. 2. Почвы Грязовецкого района Вологодской области: А – сильноподзолистая легкосуглинистая, Б – сильноподзолистая супесчаная почва

- [■] – общий углерод (Собщ.);
- [▨] – углерод гуминовых кислот (Сг.к.);
- [●] – углерод фульвиковых кислот (Сф.к.).

Но в более лёгких супесчаных почвах динамика содержания гумусовых веществ совершенно иная. В контрольных супесчаных почвах фульвокислоты преобладают над гуминовыми в 2,8 раза. Повышение содержания гуминовых кислот над фульвокислотами наблюдается только через 6 месяцев в 1,4 раза. В остальных случаях зафиксировано преобладание фульвокислот. Данный характер динамики содержания гумусовых веществ в супесчаных почвах можно объяснить повышенной влажностью и кислотностью почв Вологодского региона. Несмотря на высокую растворимость фульвокислот и хорошую промывную способность супесчаных почв, наблюдается повышенное содержание Сф.к. в сильноподзолистой супесчаной почве.

Повышение содержания общего углерода во всех типах почвы через 6 месяцев является типичным явлением и объясняется тем фактом, что в оптимальных условиях, то есть при оптимальной температуре, влажности и времени разложения, полное разложение органического вещества в виде остатков растительной пищи, оставленной кабаном в почве во время кормёжки, а также экскрементов кабана, проходит через 6 месяцев от начала разложения. Общий углерод ($C_{общ.}$) – важный почвенный элемент плодородия, необходимый для жизнедеятельности растений и микроорганизмов. Известно положительное влияние $C_{общ.}$ на тепловой баланс и формирование физико–химических свойств почвы, а также на процессы, протекающие в системе «почва – растение» (Игутинская и др., 1994).

В процессе роюще-рыхлительной деятельности кабана на вырубках после еловых коренных лесов происходит дальнейшая минерализация мёртвых растительных остатков в виде повреждённых корней древесно-кустарниковой растительности. Часть растительного отпада остаётся на пороях, а другая часть в почве. Наиболее насыщены корнями и растительными остатками верхние почвенные горизонты и подстилка, где и происходят основные процессы их отмирания и разложения. Скорость минерализации клетчатки зависит от рельефа, возраста подроста и подлеска, корнями которых питается кабан, глубины залегания грунтовых вод, температурного режима почвы, влажности, от активности микроорганизмов и насекомых, употребляющих органические остатки и так далее. В еловых лесах Вологодской области скорость минерализации тонких корней ели, кустарничков и трав, диаметром около 1 мм, неодинакова (табл. 1).

Таблица 1

Минерализация отмерших корней, выраженная в доле потерь массы за год в еловых коренных лесах Вологодской области

Тип ельника, вид опада	Доля потери массы за год, %
Кисличный	
Корни ели	21±2,8
Корни кустарничков	32±4,1
Корни злаков (вейник)	22±4,7
Брусничный	
Корни ели	17±4,3
Корни кустарничков	29±5,2
Разнотравный	
Корни ели	31±3,2
Корни кустарничков	42±3,6
Корни злаков (вейник)	27±4,7

Наиболее быстро разрушаются корни кустарничков (брусника, черника), затем разлагаются мелкие корни молодой ели (до 15 лет), наиболее медленное разрушение выявлено у злаковых (вейник). При этом среднее время разрушения тонких корней (диаметр 1–3 мм) сопоставимо с периодом минерализации листового опада (Глазов, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Масштабы средопреобразующей деятельности млекопитающих на эдафотоп довольно значимы. В общем процессе почвообразования она занимает важное место и имеет заметное влияние на всю лесную экосистему. Средопреобразующая деятельность наземных млекопитающих – важный биогеоценотический механизм формирования химических свойств почвы.

Кабан как типичное животное-почвовой обеспечивает вертикальную миграцию элементов и соединений в почве, способствуя, тем самым, биологическому круговороту веществ и энергии. Через 6 месяцев почва на месте пороя обогащается гуминовыми кислотами, что способствует некоторому повышению плодородия. Это может вызвать более эффективное прорастание семян, попавших на нарушенное кабаном место в этот период, так как почва не только обогащается полезными специфическими веществами (Сг.к.), но и проходит предварительную минерализацию, то есть сдирание напочвенного покрова с дерниной и взрыхление верхнего слоя.

Таким образом, положительное влияние роющей деятельности на свойства почвы хоть и носит кратковременный и точечный характер, но всё же является неоспоримым вкладом в эффективность существования эдафотопа как сложной живой системы.

Благодарности. Авторы выражают признательность к. б. н., профессору Днепропетровского национального университета имени Олеся Гончара **Булахову Валентину Леонтьевичу** за консультативную помощь и оригинальные идеи в осуществлении исследований функциональной роли млекопитающих в биогеоценозах.

Список литературы

- Абатуров Б. Д. Деятельность животных-землероев в почвах, ее значение и основные пути изучения // Проблемы почвенной зоологии: Материалы IV Всесоюзного совещания. – М.: Наука, 1972. – С. 5.
- Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистемы. – М.: Наука, 1984. – 286 с.
- Александрова И. В. О физиологической активности гумусовых веществ и продуктов метаболизма микроорганизмов // Органическое вещество целинных и освоенных почв. – М.: Наука, 1972. – С. 30–69.
- Булахов В. Л. К вопросу о классификации средообразующей деятельности позвоночных животных // Вопросы степного лесоведения: Труды Комплексной экспедиции ДГУ. – 1973. – Вып. 4. – С. 111–116.
- Данилов Д. Н., Русаков Л. С., Рыковский А. С., Солдаткин Е. И., Юргенсон Л. Б. – Основы охотустроства. – М.: Лесная промышленность, 1966. – 332 с.
- Глазов М. В. Роль животных в экосистемах еловых лесов. – М.: ПАСЬВА, 2004. – 239 с.
- Данилкин А. А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиньи (Suidae). – М.: ГЕОС, 2002. – 309 с.
- Злотин Р. И., Исаков Ю. А., Ходашова К. С. Роль животных в функционировании экосистем // Материалы совещания. Московское общество испытателей природы. Институт географии АН СССР. Главное управление охраны природы, заповедников и охотничьего хозяйства МСХ СССР. – М.: Наука, 1975. – 220 с.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота // Проблемы биогеоценологии. – 1973. – С. 105–117.
- Игутинская Г. А., Иванова Н. И., Воцелко С. К., Голобородько С. П. Особенности гумусообразования при сидерации южных орошаемых черноземов // Почвоведение. – 1994. – № 3. – С. 83–89.
- Кононова М. М., Бельчикова Н. П. Экспресс-метод определения группового состава гумуса. Опыт характеристики природы почвенных гуминовых кислот с помощью спектрофотометрии // Доклады АН СССР. – Т. 72, № 1. – С. 125–128.
- Кононова М. М. Проблема органического вещества на современном этапе // Органическое вещество целинных и освоенных почв. – М.: Наука, 1972. – С. 7–29.
- Матюшкин Е. Н. Учеты по следам и территориального размещения зверей в таежных среднегорьях // Экология, методы изучения и организации охраны млекопитающих горных областей. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. – С. 94–96.
- Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. – М.: Изд. Сов. Наука. 1953. – 503 с.
- Носко Б. С., Медведев В. В., Бацула А. А. и др. Влияние органических и минеральных удобрений на плодородие почв // Почвы Украины и повышение их плодородия. – Киев: Урожай, 1988. – Т. 2. – С. 19–34.
- Орлов Д. С. Гумусовые кислоты и общая теория гумификации. – М.: Наука, – 1990. – С. 25–32.

ГОСТ 28168-89. Почвы. Отбор проб. – М.: Изд-во стандартов, 1989. – 36 с.

Пахомов А. Е. Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. – Днепропетровск: ДГУ, 1998. – Т. 1. – 232 с.

Пахомов А. Е. Роющая деятельность млекопитающих как фактор стабилизации лесных почв // Франція та Україна: науково-практичний досвід у контексті діалогу національних культур: тези доп. 5-й Міжн. конф. – Ч. 3. Екологія і медицина. – Дніпропетровськ, 1998а. – С. 13.

Пахомов А. Е., Грицан Ю. И., Курочкина О. Г. Влияние роющей деятельности *Sus scrofa* L. на изменение температурного режима почв Карадагского заповедника // Екология та ноосферологія. – 2003. – Т. 13, № 12. – С. 99–103.

Пилипко Е. Н. Влияние роющей деятельности кабана на растительность и напочвенный покров в Устюженском районе Вологодской области // Актуальные вопросы естественных и математических наук в современных условиях развития страны. Сборник научных трудов по итогам международной научно-практической конференции. – Санкт-Петербург, 2015. – № 2. – С. 51–54.

Пилипко Е. Н., Пилипко А. В. Влияние роющей деятельности дикого кабана (*S. scrofa* L.) на физико-химические показатели почвы в Устюженском районе Вологодской области // Материалы V Международной научно-практической конференции. Фундаментальная наука и технологии – перспективные разработки (24–25 февраля 2015 г.). – North Charleston, USA, – 2015. – Т. 2. – С. 7–9.

Тюрин И. В. Органическое вещество почвы и его роль в плодородии. – М.: Наука, – 1965. – С. 78–97.

Формозов А. Н. Следы животных и методы их «тропления» при изучении наземных животных // Справочник путешественника и краеведа. – М.: Географиз, 1950. – Т. 2. – С. 536–552.

Формозов А. Н. Спутник следопыта. – М.: Изд-во МОИП, 1952. – 360 с.

Челинцев Н. Г. Методы расчета плотности населения животных по данным маршрутных учетов // В кн. Пространственно-временная динамика животного населения. – Новосибирск: Наука, 1985, – С. 5–14.

Flaig W. Chemical composition and physical properties of humic substances // Studies about gumus: Transact. of the Intern. symp. "Humus et planta, IV". – Prague, 1967. – P. 81–112.

Pilipko E. N., Pakhomov A. E., Toropova P. V. The influence of the burrowing activity of the wild boar (*Sus scrofa* L.) on humus substances in soils // Ekosistemy. 2020. Iss. 21. P. 142–148.

The burrowing activity of the wild boar (*Sus scrofa* L.) as one of the types of the habitat-modifying activity of terrestrial mammals has been considered. The typical species and the area of the burrowing sites in winter and summer, as well as the dynamics of humus substances are given. The literature indicates that loosening and mixing the upper soil layers cause changes in the chemical characteristics of the soil, disturb vegetation, and reduce evaporation from the soil surface, which leads to a change in the hydrothermal regime of edaphotop and an increase in both the soil climate continentality and the active layer of edaphotop. Soils of different granulometric composition were considered for comparative characteristic: loams and loamy sands in different geographical zones – steppe (the Dnipropetrovsk region, Ukraine) and taiga (wood sorrel spruce forest, Gryazovets district of the Vologda region, Russia). The steppe zone is dominated by blacktop soils, while podzolic soils prevail in the taiga zone. Although the primary characteristics of the soils were different, the tendency of changing the humus substances content in the soils under the wild boars' burrowing sites had similar qualities. The nature of the humus substances dynamics depends on the decomposition period of organic substances left on the burrowing sites in the form of wild boar's excreta and plant food residues. Further mineralization of dead plant remains of damaged roots of tree and shrub vegetation resulting from loosening and trophic activity of wild boar occurs on fellings after spruce indigenous forests. Part of the plant remains on the surface of the loosened soil, and the other part in the soil. As a result of the conducted researches the positive functional impact of the wild boar on any types of biogeocenoses due to its burrowing activity was confirmed.

Key words: wild boar, habitat-modifying activity, burrowing activity, humus substances, carbon of humic and fulvic acids.

Поступила в редакцию 20.12.19

СОДЕРЖАНИЕ

Литвинская С. А., Махлин Д. А. Эколо-ценотический анализ видов птеридофлоры Абхазского флористического района Кавказа	5
Иванова А. В., Васюков В. М., Костина Н. В., Горбушина Т. В., Новикова Л. А., Лысенко Т. М. Таксономические особенности флор лесостепной зоны Среднего Поволжья	18
Муковнина З. П., Воронин А. А. Внутривидовой полиморфизм растений Среднерусской лесостепи	31
Ена А. В. О находке <i>Hedera hibernica</i> ‘Scutifolia’ в Никитском ботаническом саду	40
Евстигнеева И. К., Танковская И. Н. Макрофитобентос и макрофитоперифитон приоритетной территории «Форос – Алушта» и прилегающей акватории (Черное море).....	45
Лепешкина Л. А. Эколо-географическая специфика растительных инвазий в условиях Среднерусской лесостепи	59
Колдомова Е. А., Науменко Н. И. Некоторые особенности распространения <i>Solidago canadensis</i> в городах Удмуртской Республики	68
Абрамова Л. М., Мустафина А. Н., Нурмиева С. В., Голованов Я. М. К биологии и экологии горчака ползучего (<i>Acroptilon repens</i>) на Южном Урале.....	75
Черягова Ю. С. Актуальные аспекты морфолого-анатомического анализа лекарственного растительного сырья – листьев лавровиши лекарственной (<i>Laurocerasus officinalis</i>)	85
Анищенко И. Е., Голованов Я. М., Жигунов О. Ю., Абрамова Л. М. Особенности ценофлоры газонов города Уфы (Республика Башкортостан)	93
Абдурашитов С. Ф., Немтинов В. И., Пузанова Е. В., Грицевич К. С., Белова И. В., Грунина Е. Н., Абдурашитова Э. Р., Климчук А. В. Оценка влияния арbusкулярно-микоризных грибов на хозяйственно ценные показатели лука репчатого.....	101
Макаров М. В. Сезонная изменчивость таксоцена Mollusca рыхлых грунтов контактной зоны реки Черной и Севастопольской бухты (Юго-Западный Крым)	109
Иванова Е. А., Колесникова Е. А., Гулин М. Б. Мейобентосные Arthropoda в локальных биотопах газовых сипов прибрежной акватории Северо-Западного Крыма (Чёрное море). 119	
Быкова Т. О., Ивашов А. В., Иванов С. П., Саттаров В. Н., Вахрушева Л. П. Мелиттофильный комплекс растений, обеспечивающих кормовую базу медоносных пчел (<i>Apis mellifera</i>) в Горно-лесной зоне Крыма.....	123
Пилипко Е. Н., Пахомов А. Е., Торопова П. В. Влияние роющей деятельности дикого кабана (<i>Sus scrofa</i>) на гумусовые вещества в почвах	142

CONTENT

Litvinskaya S. A., Makhlin D. A. Ecological and cenotic analysis of pteridoflora species registered on the territory of the Abkhazian floristic region of the Caucasus	5
Ivanova A. V., Vasyukov V. M., Kostina N. V., Gorbushina T. V., Novikova L. A., Lysenko T. M. Taxonomic features of the flora of the forest-steppe zone of the Middle Volga.....	18
Mukovnina Z. P., Voronin A. A. Intraspecific polymorphism of plants in the Central Russian forest-steppe.....	31
Yena A. V. Finding of <i>Hedera hibernica</i> ‘Scutifolia’ in Nikitsky botanical garden	40
Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N. Macrophytobentos and macrophytoperiphyton of the Foros-Alushta priority territory and the adjacent water area (the Black Sea)	45
Lepeshkina L. A. Ecological and geographical features of vegetable invasions in the conditions of the Central Russian forest-steppe	59
Koldomova E. A., Naumenko N. I. Some features of <i>Solidago canadensis</i> distribution in the cities of the Udmurt Republic	68
Abramova L. M., Mustafina A. N., Nurmieva S. V., Golovanov Ya. M. Biology of <i>Acroptilon repens</i> (L.) DC. in the South Urals.....	75
Cheryatova Yu. S. Actual aspects of anatomical and morphological research of medicinal plant material of <i>Laurocerasus officinalis</i> (M. Roem.)	85
Anishchenko I. E., Golovanov Ya. M., Zhigunov O. Yu., Abramova L. M. Features of the coenoflora of lawns in Ufa	93
Abdurashytov S. F., Nemtinov V. I., Puzanova E. V., Gritsevich K. S., Belova I. V., Grunina E. N., Abdurashytova E. R., Klimchuk A. V. Evaluation of the influence of arbuscular mycorrhizal fungi on economically valuable indicators of onion	101
Makarov M. V. Seasonal changes of Mollusca taxocene on soft sediments in the river-sea contact zone at the mouth of the Chernaya River and corner part of the Sevastopol bay (South-Western Crimea).....	109
Ivanova E.A., Kolesnikova E.A, Gulin M.B. Meiobenthic Arthropoda from local biotopes of gas seeps in coastal waters of Northwest Crimea (the Black Sea)	119
Bykova T. O., Ivashov A. V., Ivanov S. P., Sattarow W. N., Vahrusheva L. P. Melittophilic complex of plants providing forage base for honey bees (<i>Apis mellifera</i>) in the Mountain-Forest Zone of Crimea	123
Pilipko E. N., Pakhomov A. E., Toropova P. V. The influence of the burrowing activity of the wild boar (<i>Sus scrofa</i> L.) on humus substances in soils	142