



ISSN 2414-4738

Научный журнал

Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

ЭКОСИСТЕМЫ



Флора и фауна
Биоценология
Биология и экология
видов
Охрана природы

31 ◦ 2022

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

2022

Выпуск 31

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

V. I. VERNADSKY CRIMEAN FEDERAL UNIVERSITY

EKOSISTEMY

2022

ISSUE 31

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

ISSN 2414-4738

Свидетельство о регистрации СМИ – ПИ № ФС 77 - 83395 от 15.06.2022 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 № 6 от 28.11.2022

Журнал включен в перечень ВАК по специальностям и соответствующим им отраслям науки: 1.5.9. Ботаника; 1.5.15. Экология.

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: Орхидея неотиния трехзубчатая (*Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase) (Крым, урочище Мендер Крут-Ай). 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 Издательском доме ФГАОУ ВО «КФУ имени В. И. Вернадского»
295051, г. Симферополь, бул. Ленина, 5/7

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., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Секретарь-референт

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

Контент-менеджер сайта

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

Члены редакционной коллегии

Багрикова Н. А., д. б. н., Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

Белик В. П., д. б. н., профессор, Южный федеральный университет

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

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

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

Гапонов С. П., д. б. н., профессор, Воронежский государственный университет

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

Егорова Н. А., д. б. н., Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма

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

Ермаков Н. Б., д. б. н., Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

Захаренко Г. С., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

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

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

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

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

Митрофанова И. В., чл.-корр. РАН, д. б. н., Главный ботанический сад им. Н.И. Цицина РАН

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

Оберемок В. В., д. 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., чл.-корр. РАН, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

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

Рябушко В. И., д. б. н., гл. науч. сотр., Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН

Русина Л. Ю., д. б. н., в. н. с., Московский государственный зоологический парк

Савельев А. П., д. б. н., Всероссийский НИИ охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова

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

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

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

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

УДК 58.009:502.753

***Pistacia atlantica* (Anacardiaceae) in the South-Eastern Crimea: population characteristics, current status, protection**

Letukhova V. Ju., Potapenko I. L.

Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS

Feodosia, Russia

letukhova@gmail.com

The article presents the results of monitoring of the population of a relict Mediterranean species *Pistacia atlantica* Desf listed in the Red Data Book of the Russian Federation. *P. atlantica* grows in the mountains of South Coast of the Crimea (from Balaklava to Karadag) in the coastal and lower mountain forest belts up to 400 m a.s.l., where it forms rare relict plant communities. Anthropogenic impact on coastal landscapes is considered the main threat factor for *P. atlantica* communities. To date, the ancient Mediterranean forests have shrunk to small groves scattered along the coast, and therefore, they urgently need protection and monitoring. Active measures must be undertaken to restore particular plant species and population. The field research was conducted in 2018–2020. The researchers identified and studied seven populations, four of which had natural origin and three had artificial origin. Sample plots were set up at each site to count the total number of *P. atlantica* plants and determine their age states. Biomorphological indicators of generative plants were also measured: tree height, number of trunks, trunk diameters at the at the ground level and at the height of 1.3 m. Ontogenetic structure of *P. atlantica* populations was studied at each site. The age index (Δ), the mean efficiency index (ω) and the regeneration index were calculated and the type of the populations was determined (according to the “delta-omega” (Δ - ω) classification). Native populations were identified as young ones (age index (Δ) 0.17–0.24, mean efficiency index (ω) 0.45–0.56 and regeneration index 43.2–158.7 %). They had the left-sided spectra: the pregenerative individuals dominated there. The artificial populations were maturing or mature: age index (Δ) 0.30–0.51, recovery efficiency index (ω) 0.70–0.76, regeneration index 12.8–20.5 %). They had either centered (young or middle-aged generative individuals dominated) or right-sided (old generative individuals dominated) spectra. The average height of the trees in the populations varied from 3.0 to 5.5 m. The authors found a significant positive correlation between this parameter and annual precipitation values. The average number of tree trunks in the populations ranged from 1.4 to 2.4. This parameter is significantly and negatively correlated with annual amount of precipitation. On the other hand, the temperature effect on the morphological parameters was statistically insignificant. The state of all the studied populations was considered normal, general phytosanitary state of the trees was satisfactory. A new locality of *P. atlantica* was found, thus, it was proved that the habitat of this species expanded to Feodosiya. The main risk factor for this species in the South-Eastern Crimea is the habitats reduction due to anthropogenic pressure on natural areas and resort construction.

Key words: impact of climate, Crimean Peninsula, monitoring, ontogenetic structure, rare species, *Pistacia atlantica*.

INTRODUCTION

The genus *Pistacia* belonging to Anacardiaceae family includes the evergreen, half-evergreen and deciduous trees and shrubs with pari- and imparipinnate leaves (El Zerey-Belaskri, 2019). For a long time *Pistacia atlantica* Desf was known in Russia as *P. mutica* Fisch. & C. A. Mey. (Czerepanov, 1995). *P. mutica* was described by Fischer and Meyer (1838), while *P. atlantica* was classified by Desfontaines (1799). The only characteristics by which the first species differs from the second one are the ovate form of the leaflets and their lower number. Zohary (1952) who made the first classification of the genus, had no decision whether *P. mutica* was a separate species and considered it as *P. atlantica* subsp. *mutica*. The current studies showed that there was no genetic distance between *P. atlantica* and *P. mutica* and they should be considered within the same species (Kafkas, 2006; Al-Saghir, 2010).

Pistacia atlantica is a relict Mediterranean species, listed in the Red Data Book of the Russian Federation (Litvinskaya, 2008) as *P. mutica* with category 3 (rare species). It is distributed in the Near East, West and Central Asia, North Africa, the Balkan Peninsula, the Caucasus and in the Crimea. In the Crimea, *P. atlantica* grows in the South Coast of the Crimean Mountains (from Balaklava to Karadag) in the coastal and lower mountain forest belts up to 400 m a.s.l., and some fragments are in the western part of the foothills (Sevastopol–Bakhchysarai). This species forms rare

relict communities (Green Data Book of the Ukraine, 2009). The communities are scarce sparse hemixerophytic woodlands on dry rubbly slopes with brown soils of two-three-layer structure where *P. atlantica* is a dominant and edificator. It also inhabits juniper (*Juniperus excelsa* M. Bieb.) and oak (*Quercus pubescens* Willd.) forests (*Jasmino-Juniperion excelsae* alliance, *Quercetea pubescentis-petraea* class). The number of *P. atlantica* individuals is high. It grows as single trees, in small groups, or in communities over vast areas. Threat factors for the species in the Crimea are anthropogenic impact on coastal landscapes and weak competitive ability of the species (Letukhova et al., 2016; Shilovskaya, Goncharenko, 2016). Thus, the study of *P. atlantica* in its native habitats is of current interest.

Monitoring of rare species is a system of regular observations, assessment and forecast of their state in nature. This is one of the most important areas of biodiversity monitoring in the world. Its goal is to identify negative changes, as well as to prevent and eliminate these changes (Bychenko, 2008; Matveenکو, Rubtzova, 2009; Mccall, 2017). Monitoring is a powerful tool for identifying problems in the early stages, before they become dramatically obvious or crises. If identified early, problems can be addressed while cost-effective solutions are still available (Carpenter et al., 1999). The idea of the state of a species with a more or less wide range is formed on the information about the state of its individual populations. Monitoring of the state of *P. atlantica* is carried out throughout its range in the Crimea: from Karadag to Sevastopol (Shevchenko & Vasilieva, 1992; Shilovskaya & Goncharenko, 2016; Chernyshova et al., 2018; Rebriev & Sokolova, 2020). The studies were carried out mainly using forest inventory methods (Shilovskaya, 2018; Yarysh et al., 2019; Yarysh & Yarysh, 2020). However, the population-ontogenetic method, widely used in modern biology, allows us to study the state of native populations in various ecological and phytocenotic conditions and predict their further development under the influence of biotic and abiotic factors (Osmanova & Zhivotovsky, 2020). A comprehensive work was carried out in the Besh-Tash valley in 2013 (Letukhova et al., 2016). The state of the population was satisfactory. Trees of all age stages were found (without senile), young individuals predominated. Most of the trees (73.8 %) were single-stemmed, which indicates favorable conditions and low anthropogenic impact.

This paper was aimed at studying *Pistacia atlantica* population status in the South-Eastern Crimea. The following tasks were set: to inventory the localities of the species and determine the current boundaries range, study the state and age structure of populations, identify factors that affect the growth and development of the species.

MATERIAL AND METHODS

The investigated area covers the southern slopes of the Main ridge of the Crimean Mountains from Alushta in the west to Feodosia in the east (about 90 km). Vegetation of the South-Eastern Coast is a belt (to a height of 350–400 m a.s.l.) of xerophytic oak-juniper (*Quercus pubescens–Juniperus excelsa*), oak-terebinth (*Quercus pubescens–Pistacia atlantica*), oak-eastern hornbeam (*Quercus pubescens–Carpinus orientalis*) woodlands. At some places there are shrublands dominated by shrubby forms of *Quercus pubescens*, *P. atlantica*, *Carpinus orientalis* Mill., and species such as *Juniperus deltoides* R. P. Adams, *Crataegus orientalis* Pall. ex Bieb., *Cotoneaster tauricus* Pojark., *Rosa corymbifera* Borkh., *Rhus coriaria* L., *Cotinus coggigria* Scop., *Paliurus spina-christi* Mill., among others. The Mediterranean elements of the flora are fading from west to east, while more xerophytic steppes prevail in the east. The climate of the study area has its specific features due to the combination of steppes, mountain ranges, foothills and the warm sea. It changes from sub-Mediterranean in the west to temperate continental in the east. The temperature regime differs slightly throughout the study region (tabl. 1). The average annual air temperature ranges from +11.7 °C to +12.3 °C. Cape Meganom is the driest area (annual precipitation amount is 272 mm). The amount of precipitation increases to the west (towards Alushta) and to the east (towards Feodosia). As a whole, the region Alushta–Sudak–Feodosia is characterized by dry air and low rainfall level.

Table 1

Climatic characteristics of the South-Eastern Crimea, Eastern Europe
(according to Bagrova et al., 2001)

A location of meteostation	Average air temperatures, °C			Precipitation, mm		
	January	July	Annual	November – March	April – October	Annual
Alushta	+3.0	+23.3	+12.3	225	202	427
Sudak	+1.8	+23.2	+11.9	129	189	318
Meganom lighthouse	+1.6	+23.8	+12.0	115	157	272
Karadag	+1.5	+23.4	+12.1	146	211	357
Feodosia	–0.6	+23.8	+11.7	151	225	376



Fig. 1. *Pistacia atlantica* in the South-Eastern Crimea

A – Trees growing on the territory of increased recreational load (Pop4). B – Trees growing in artificial planting by the rows (Pop5). C – Trees growing on loose slopes of sea coast (Karadag). D – The tree in autumn foliage colour.

The field studies were conducted in 2018–2020 in the South-Eastern Crimea using population-based and geobotanical methods (Rabotnov, 1992; Mirkin et al., 2001; Zhivotovsky, 2001). We examined seven *P. atlantica* populations (fig. 1–2). In each of them a study site was identified where plant individuals were counted, taking into account their age states.

The age states of trees were given according to the characteristics described earlier (Letukhova et al., 2016) with some clarifications. An immature plant (im) has height of 0.2–2.0 m; stem diameter at the ground level is 0.5–3.5 cm. In this age state, a monopodial shoot system with second order branches develops. Though a definite crown is not formed, mature leaves are present (no juvenile leaves). Virginile plant (v) has height 2.0–6.0 m; stem diameter at the ground level is 1.5–7.5 cm. It

has a typical tree-form, with a clearly-defined tree stem surmounted by a branched crown; neither flower nor bear fruit. A young generative plant (g_1) has height 1.5–10.0 m; stem diameter at the ground level is 4.5–10.5 cm; stem diameter at a height of 1.3 m is 2.0–9.5 cm. A top of a tree crown is acute; show maximum annual leader-shoot growth; flowering and fruiting begin but fruiting is irregular, not abundant, and usually in the upper part of the crown. A mature generative plant (g_2) has height 2.0–10.0 m; stem diameter at the ground level is 11.0–30.0 cm; stem diameter at a height of 1.3 m is 3.0–25.0 cm. It has a crown with maximum width in the middle or upper part; the tree stem is covered with thick bark with small cracks in it. Several processes indicate ageing: reduced annual shoot elongation, delayed leader-shoot elongation. As a result, trees have well developed obtuse crown. Flowering and fruiting are regular and abundant. An old generative plant (g_3) has height 2.5–10.0 m; stem diameter at the ground level is 31.0–62.0 cm; stem diameter at a height of 1.3 m is 6.0–32.0 cm. It has a wide-round crown as height growth has virtually stopped. Dying of large branches and top of the crown begins. The stem bark is deeply fissured as a result of dead tissue accumulation. The stem growth continues in thickness, but annual shoot elongation diminishes sharply. Fruiting ability diminishes. Senile plant (s) has dead tree top, many dying large branches, so a more open crown is present with maximum width in its upper part. There is no fruiting.

To describe a plant community with *P. atlantica*, the methods of geobotanical studies were used; for this, the complete species composition of plant community in the study plot, as well as its vertical and horizontal structure, was identified. Species names were provided according to «POWO» (<http://www.plantsoftheworldonline.org>).

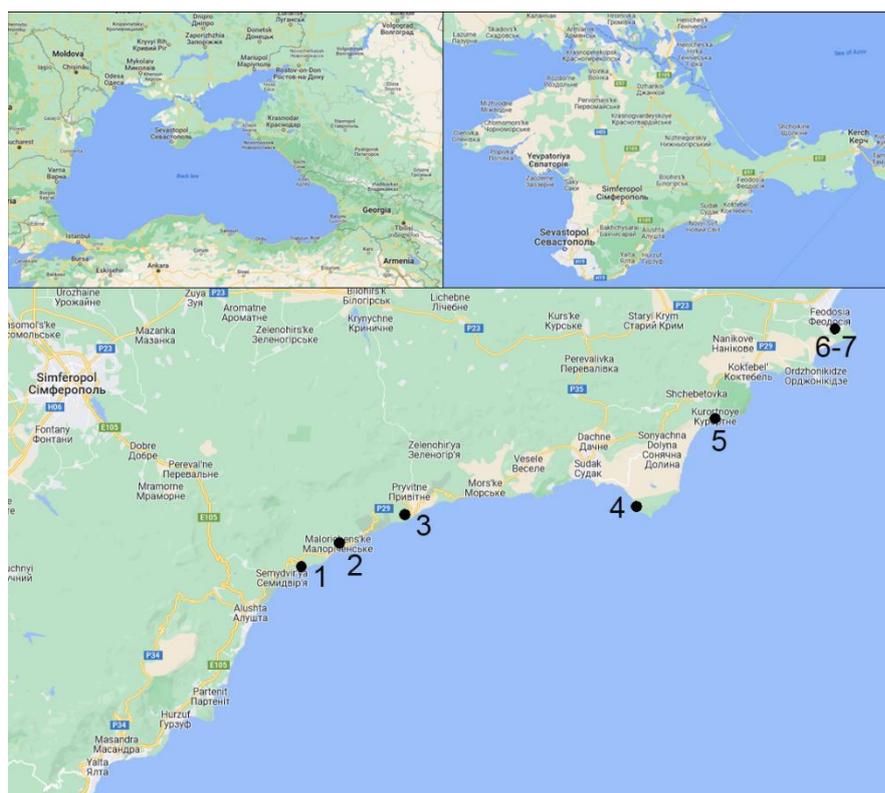


Fig. 2. The map of *Pistacia atlantica* populations studied in the South-Eastern Crimea (the numbers represent the population numbers) (background maps were taken from © Google 2022).

To assess the age level, the age index (Δ) (according to Uranov, 1975; Uranov, Serebryakova, 1976; Serebryakova, 1977; with modifications of Osmanova & Zhivotovsky, 2020) and the mean efficiency index (ω) (according to Zhivotovsky, 2001) were applied. The population type was described according to the “delta–omega” (Δ – ω) classification (Zhivotovsky, 2001). To assess the

regeneration, we used the regeneration index (I_B) (Kricsfalusy, Mező-Kricsfalusy, 1994), calculated as the percentage of the number of plantlets, juvenile, and immature plants to the number of generative individuals. Biomorphological parameters of plant individuals were measured at the study plots: height of a tree, number of tree stems, stem diameters at the ground level and at the height of 1.3 m. The trees with one stem were identified as single-stemmed; with two and three stems were identified as few-stemmed; with more than three stems were done as multi-stemmed.

Preliminary processing and analysis of data were conducted using Microsoft Office Excel 2010. Statistical analysis was performed in R version 4.1.0 (R Core Team, 2021). The Shapiro Wilk W-test rejected the observations' normality of distribution. W varied from 0.863 to 0.956 that were not within the 95 % critical value accepted range. So we used non-parametric methods for statistical analysis (Yantzev, 2007). The Mann–Whitney U-test was used to explore if there were significant differences in the morphological parameters between different populations. Spearman's rank correlations were calculated between climatic characteristics of the region and mean values of morphological parameters in the population. The Chaddock scale was used for the assessment of the significance of the correlation between two variables. Morphological parameters within Pop7 were measured but not analyzed due to a statistically small sample size (only two generative plant individuals were noted there).

RESULTS

Pop1 is situated in Sotera on the territory of the regional Protected Area “*Pistacia atlantica* woods” with 0.043 km² (formed in 1997). It was established specially for the complex preservation of the plant community with *P. atlantica*. The study plot is situated between Alushta and Solnechnogorskoye (15 km to the east of Alushta and 10 km to the west of Solnechnogorskoye). Vegetation is the oak-terebinth (*Quercus pubescens–Pistacia atlantica*) woodland. In the plant community *P. atlantica* co-exists with trees *Quercus pubescens*, *Juniperus excelsa*, *Carpinus orientalis*; shrubs *Paliurus spina-christi*, *Pyrus elaeagrifolia* Pall.; herbs *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Dianthus capitatus* subsp. *capitatus*, *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Artemisia taurica* Willd.

Pop2 is situated half way between settlements Rybachye and Malorechenskoe to the right of the highway Sudak–Alushta. There is an artificial planting of *P. atlantica* with the area of approximately 0.025 km². It is the homogeneous thickets of rows of the terebinth trees. There are no shrubs. The herb layer is the following: *Festuca valesiaca*, *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir., *Teucrium polium*, *Artemisia taurica*, *Asparagus verticillatus* L.

Pop3 is situated 3 km from settlement Pryvetnoye towards Rybachye to the left of the highway Sudak–Alushta on the ascent to the Staurunyn-Burun mount. Vegetation is the oak-terebinth (*Quercus pubescens–Pistacia atlantica*) woodland where *P. atlantica* is a dominant. The shrub layer is poorly developed (*Paliurus spina-christi*, *Rosa* sp.). The herb layer is the following: *Festuca valesiaca*, *Artemisia taurica*, *Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Salvia nemorosa* subsp. *pseudosylvestris* (Stapf) Bornm., *Eryngium campestre* L., *Teucrium polium*. Terebinth trees grow irregularly there: rather thick in gullies (the canopy density is about 80 %) and single trees on the slopes. We saw signs of a fire (burnt stones and tree stems) that probably happened a few years ago. The vegetation is in the late stages of pyrogenic succession.

Pop4 is situated on the Rybachy cape 8 km east towards Sudak. It is the territory of the State Nature Monument “Meganom peninsula” with 6.52 km² (formed in 2007) for the protection and preservation of landscape and biotope diversity of this area. Vegetation is the terebinth woodland, where *P. atlantica* co-exists with shrubs *Pyrus elaeagrifolia*; herbs *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Eryngium campestre*. The herb layer is heavily degraded in some places because of the recreation load (many paths, campsites and campfires).

Pop5 is situated on Karadag plateau near Karadag Scientific Station. It is the territory of the State Nature Reserve “Karadagsky” with 28 km² (formed in 1979). It has a conservation status of the

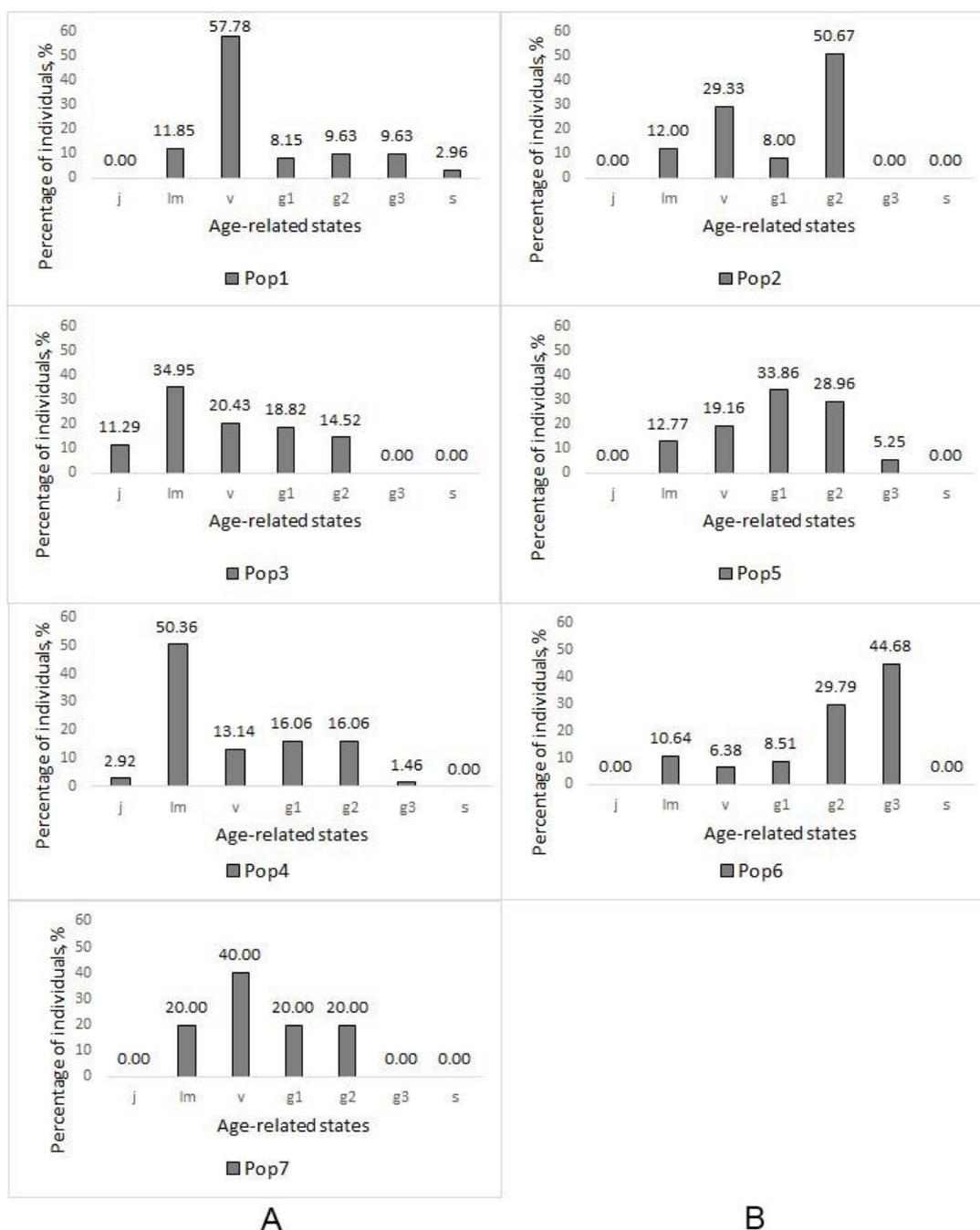


Fig. 3. Ontogenetic spectra of the *Pistacia atlantica* populations at the study plots

Note: A – populations of native origin; B – populations of artificial origin. j – juvenile plants; im – immature plants; v – virginile plants; g₁ – young generative plants; g₂ – mature generative plants; g₃ – old generative plants; s – senile plants.

highest priority category for biodiversity conservation in Crimea (Biodiversity Support Program, 1999). The reserve is situated between settlements Kurortnoye and Koktebel. It is an artificial planting of *P. atlantica* (fig. 3B). Its total area is 25 000 m². The planting was made approximately in 1960–1970s. In some places there are homogeneous thickets of tree rows; in other places the trees are rare. At the shrub layer there are single trees of *Pyrus elaeagrifolia*; the herb layer is the following: *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Stipa pontica* P. Smirn., *Artemisia austriaca* Jacq., as well as invasive species *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf., *O. phaeacantha* Engelm.

Pop6 and Pop7 are situated on the territory of the State Nature Sanctuary “Mountain Group Tepe-Oba” with 12 km² (formed in 2007). The Tepe-Oba mountain range located near the city of Feodosia stretches 8–10 km from east to west and has a maximum altitude of 290 m a.s.l. Vegetation is a degraded deciduous forest (dominated by *Quercus pubescens* and *Carpinus orientalis*). A considerable part of the northern slope and the tops of the ridge are occupied by artificial planting of pine-trees (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe) and sometimes deciduous trees and shrubs (*Acer tataricum* L., *Fraxinus excelsior* subsp. *excelsior*, *Juglans regia* L., *Prunus mahaleb* L., *Laburnum anagyroides* Medik., *Rhus coriaria*). The plantings were carried out throughout the 20th century, but especially intensively in 1970s in order to recreate the destroyed forests. At present they are heavily degraded. We found *P. atlantica* in these plantings, which have not been noted before (Shatko, Mironova, 2011).

Pop6 is situated in the artificial planting of *P. atlantica*. Terebinth trees grow very densely and co-exists with the trees: *Fraxinus excelsior* subsp. *excelsior*, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, *Juniperus excelsa*, *Prunus mahaleb*. The shrub layer is well-developed (*Laburnum anagyroides*, *Ligustrum vulgare* L., *Crataegus rhipidophylla* var. *rhipidophylla*, *Cotoneaster tauricus*). The herb layer is poorly developed due to a hard forest litter. There are *Galatella villosa*, *Elymus repens* (L.) Gould, *Festuca valesiaca* there.

Pop7 is situated at the site where *P. atlantica* expanded its growth area, about 100 m from the artificial planting. It is small in number and area. But this population is interesting as one which is dispersal off the natural range. In the plant community *P. atlantica* co-exists with trees as *Fraxinus excelsior* subsp. *excelsior*, *Prunus amygdalus* Batsch, *Juniperus excelsa*; shrubs as *Ligustrum vulgare*, *Cornus mas* L., *Laburnum anagyroides*, *Crataegus rhipidophylla* Gand.; herbs as *Dactylis glomerata* L., *Stipa pennata* L., *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Artemisia austriaca*, *Teucrium chamaedrys*, *Eryngium campestre*, *Achillea setacea* Waldst.&Kit. More detailed characteristics of the study plots are given in table 2.

Thus, we observed seven *P. atlantica* populations in the South-Eastern Crimea, four of them are of native origin, and three are artificial. Five populations occupy Protected Areas; two are the territories, which don't have any conservation status. There were the visible signs of negative human impact on some of them.

The highest total density was within Pop2 – 1250 individuals per 10 000 m² (generative – 733 individuals per 10 000 m²). It was because of the thickness of trees planting there (tabl. 3). Pop7 has the lowest total density – 20 individuals per 10 000 m² (generative – 8 individuals per 10 000 m²). It was because the population began its development not long ago. Pop6 has the highest (0.51) age index and the lowest (12.8 %) regeneration index. Pop3 and Pop4 have the highest regeneration indexes – 141 % and 158.9 % correspondently. We identified three types of populations according to “delta-omega” classification: all the native populations were young, two artificial populations (Pop2 and Pop5) were maturing, and one (Pop6) was mature.

All studied populations were normal (self-sustaining, not depending on the seeds introduction from outside), but incomplete (do not have individuals of one or several age states) (fig. 3). They often had not senile (s) plants (Pop2, Pop3, Pop4, Pop5, Pop6, Pop7), juvenile (j) plants (Pop1, Pop2, Pop5, Pop6, Pop7), and old generative (g₃) plants (Pop2, Pop3, Pop7). We identified three types of ontogenetic spectra in our sample plots depending on their origin. Populations of native origin were characterized by a left-sided spectrum with a maximum on the pregenerative part: immature (im) individuals (Pop3 and Pop4) or virginal (v) individuals (Pop1 and Pop7). In artificial populations, either a centered spectrum was observed with maxima on young generative (g₁) individuals (Pop5) and middle-aged generative (g₂) individuals (Pop2) or a right-hand spectrum with a maximum on old generative (g₃) individuals (Pop6).

Morphological parameters of generative plant individuals were as follows: the largest mean diameters at the ground level and at a height of 1.3 m were noted in Pop6 (correspondently 24.5 cm and 16.0 cm), the lowest values of these parameters were in Pop3 (correspondently 10.6 cm and 4.9 cm). The number of tree stem in the populations varied from 1 to 11. Based on the Mann–Whitney U-test, we divided all populations into two groups. The first group included the populations with

mostly single- and few-stemmed trees (Pop1, Pop3, Pop6). The second one included the populations with mostly few- and multi-stemmed trees (Pop2, Pop4). The multi-stemness differences between populations within every group were not statistically significant ($P=0.182-0.304$). On the other hand, the difference in this parameter between populations from different groups was statistically significant ($P<0.05$).

Table 2
Characteristics of the study plots with *Pistacia atlantica* in the South-Eastern Crimea

Study plot	Locality / coordinates	Plant association	Altitude, m a.s.l.	Aspect / Steepness, degrees	Tree layer			Shrub layer		Herb layer
					Forest stands	Canopy density, %	Height, m	Coverage, %	Height, m	Coverage, %
Pop1	Sotera / 44°43'47.4" N 34°29'03.0" E	Querceto- Pistacietum festuceto- teucriumosum	155	NW / 7	T ₄ +O ₄ + Ju ₁ +H ₁	60	4	10	2	50
Pop2	Between Rybachye and Malore- chenskoe / 44°45'41.3" N 34°34'58.6" E	Pistacietum festucosum	90	SSW / 10	T ₉ +O ₁	70	3	10	1.5	10
Pop3	Near Pryvetnoye / 44°47'55.3" N 34°40'35.0" E	Pistacietum festucosum	90	NW / 20	T ₈ O ₂	60	3,5	10	1.5	60
Pop4	Rybachy cape / 44°48'27.4" N 35°02'60.0" E	Pistacietum festucosum	10	W / 5	T ₁₀	40	2.5	10	1	40
Pop5	Kara-Dag / 44°54'54.9" N 35°12'18.5" E	Pistacietum festuceto- gallatelo villosum	10	0	T ₁₀ +P _{sp}	50	5	5	1.2	60
Pop6	Tepe-Oba / 45°00'32.4" N 35°23'28.1" E	Pistacietum ligustroso gallatelo villosum	164	N / 5	T ₉ +A ₁ + Pn _{sp} Ch _{sp}	80	7	60	1.6	30
Pop7	Tepe-Oba / 45°00'28.5" N 35°23'26.1" E	Fraxinetum ligustroso dactylo glomeratum	164	N / 5	A ₅ +T ₂ + Al ₁ + Ju _{sp}	60	5	30	1.3	70

Note. Forest stands: T – *Pistacia atlantica*; O – *Quercus pubescens*; Ju – *Juniperus excelsa*; H – *Carpinus orientalis*; P – *Pyrus elaeagrifolia*; A – *Fraxinus excelsior* subsp. *excelsior*; Pn – *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*; Ch – *Prunus mahaleb*; Al – *Prunus amygdalus*; sp – sporadically.

Table 3

Characteristics of the *Pistacia atlantica* populations at the study plots

Study plot	Parameters of the populations						Population's types
	Density of individuals per 10 000 m ²			Age index, Δ	Efficiency index, ω	Regeneration index, %	
	1	2	3				
Pop1	376	164	540	0.24	0.51	43.2	young
Pop2	517	733	1250	0.31	0.71	20.5	maturing
Pop3	496	244	740	0.17	0.45	141.0	young
Pop4	364	184	548	0.17	0.46	158.7	young
Pop5	146	311	457	0.30	0.70	18.8	maturing
Pop6	32	156	188	0.51	0.76	12.8	mature
Pop7	12	8	20	0.21	0.56	50.0	young

Note. 1 – density of pregenerative plant individuals; 2 – density of generative plant individuals; 3 – total density of the population.

Pop4 (tabl. 4) had the lowest average tree height (3.0 m). Average tree height increased to the west towards Alushta and to the east towards Feodosia: it was 3.9 m in Pop1 and 5.5 m in Pop6. According to Mann Whitney U-test, the difference between the values of the trees height in Pop4 (where these values were the smallest) and all other populations was statistically significant ($P < 0.01$).

Table 4

Mean values of morphological parameters of *Pistacia atlantica* generative individuals in the study plots

Study plot	Morphological parameter							
	Height, m		Number of tree stems		Stem diameter at the ground level, cm		Stem diameter at a height of 1.3 m, cm	
	M±m	max–min	M±m	max–min	M±m	max–min	M±m	max–min
Pop1	3.9±0.4	6.0–1.5	1.4±0.2	3–1	20.2±3.3	45.0–5.0	12.5±2.7	30.0–2.0
Pop2	3.8±0.3	6.0–2.0	2.3±0.4	6–1	15.1±1.5	25.0–5.0	8.7±1.2	15.0–4.0
Pop3	3.6±0.2	5.5–1.8	1.8±0.3	7–1	10.6±1.4	25.0–4.0	4.9±0.8	16.0–1.5
Pop4	3.0±0.4	6.0–1.0	2.4±0.6	11–1	12.6±2.0	32.0–3.0	8.2±1.8	16.0–3.0
Pop5	3.7±0.1	6.5–1.5	–	–	14.9±0.6	60.0–4.5	8.7±0.4	32.0–2.0
Pop6	5.5±0.4	7.0–3.0	1.4±0.2	5–1	24.5±4.4	50.0–5.0	16.0±3.9	38.0–1.0

We analysed the correlation between the mean values of the morphological parameters of the populations and environmental factors (tabl. 5). We did not analyse parameters of Pop2 because we didn't have climatic characteristics for this study plot. We found a significant positive correlation between mean tree height and annual precipitation amount ($r=0.90$; $P=0.037$), whereas the mean number of tree stems was significantly and negatively correlated with this climatic parameter ($r=-0.95$; $P=0.05$). The effect of a temperature on the mean value of trees morphological parameters in populations was statistically nonsignificant.

Table 5

Spearman's rank correlations between climatic characteristics and morphological parameters in *Pistacia atlantica* populations in the South-Eastern Crimea

Climatic characteristics	Mean values of morphological parameters					
	Height		Number of tree stems		Stem diameter at the ground level	
	A	B	A	B	A	B
Average long-term air temperatures	r=-0.10; P=0.873	weak	r=0.10; P=0.895	weak	r=0; P=1	non
Average temperatures of the coldest month (January)	r=-0.30; P=0.624	weak	r=-0.10; P=0.895	weak	r=-0.40; P=0.505	moderate
Average temperatures of the warmest month (July)	r=0.10; P=0.870	weak	r=0.10; P=0.944	weak	r=0.50; P=0.434	moderate
Annual precipitation amount	r=0.90; P=0.037	high	r=-0.95; P=0.051	very high	r=0.80; P=0.104	high

Note. A – Spearman's rank correlation coefficient (r) and P-value; B – qualitative measure of the coefficient on Chaddock's scale. Parameters in which we found a statistically significant correlation (with $P \leq 0.05$) are in bold.

DISCUSSION

At present there is an acute issue of preserving endangered species and biodiversity in general. Population investigations of rare species are the part of long-term monitoring and the basis of nature conservation activity. They include not only visual assessments but also take into account different parameters that characterize the development of plants in a certain plant community. The effectiveness of protection and recovery depends on proper understanding of populations' ontogenetic and morphological characteristics and their dynamics (Glazkova, 2021; Isayeva, 2022).

Pistacia atlantica is a local species scattered in most of its localities. The abundance of the species varies from rare, occasional to abundant in few stations but most of the subpopulations are found as isolated trees or as small clusters of 2–3 trees (IUCN, 2022). In Morocco, *P. atlantica* occupies large areas in the eastern region, but in scattered and isolated state. It has the smallest density of population here. The density varies from 20 individuals over an area of 8000 m², 80 to 100 individuals over 1 km² and 30 to 50 individuals over 1 km² (Faouzi et al., 2015). In Algeria, *P. atlantica* exists in small stands or as isolated individual trees scattered often outside forests (Benradje et al., 2012). In the South-Eastern Crimea *P. atlantica* occupies not large area, but it has high density of population (it varies from 2000 to 125 000 over 1 km²).

A state of all the studied populations is normal: they have all age states individuals. General phytosanitary state of the trees is satisfactory. Artificial populations are dominated by generative individuals, the age index is high. The seedlings were planted closer together. It prevents at present the renewal and rejuvenation of *P. atlantica*. They are considered as maturing and mature and need further monitoring.

The lowest values of the age indices and the highest values of the renewal indices are at sites with anthropogenic pressure (Pop3 and Pop4). The permanent (Pop4) or temporary (Pop3) disturbance of the herb cover would be the reason: a dense network of paths, traces of fire, and trampling of herbaceous vegetation (fig. 3A). The closed herbaceous layer forms a dense turf, preventing the penetration into the ground and the germination of tree seeds. The disturbance of the turf improves the conditions for the seed renewal. According to Koba & Zhigalova (2014) detritus in forests, formed after fires, reduces the germination energy and seed germination of herbaceous plants and slows down the formation of the herbaceous layer. At the same time, the seeds of woody

plants (in particular, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*) germinated quite successfully on various types of detritus.

According to Pulliam (1988), habitat patches supporting population sources can produce a surplus of individuals to disperse to adjacent habitats. We observed this phenomenon at Tepe-Oba, where *P. atlantica* spread from the artificial plantings to natural habitats. We discovered a new locality near the artificial planting. It was the small population, but its individual parameters (ontogenetic spectrum, indexes of age (Δ), efficiency (ω) and renewal) indicated stability and normal state. Artificial populations can serve as a genetic reserve and play an important role in expanding the range and spreading the species to new territories (Shilovskaya, Goncharenko, 2016).

Studies of the influence of climatic conditions on the morphological parameters of tree species were carried out earlier. It was found that the overall predominance factor in determining tree height growth was temperature, which positively correlated with a tree height (Kessler et al., 2007; Messaoud & Chen, 2011; Lines et al., 2012; Zhou et al., 2019). In some species (*Quercus ilex* L., *Torminalis glaberrima* (Gand.) Sennikov & Kurtto) there was for a greater effect of precipitation on tree height compared to the effect of temperature (Fortin et al., 2019). Ontomorphogenesis and the formation of life forms in various species of woody plants were well studied by other researchers (Chistyakova, 1988; Bellingham & Sparrow, 2009; Tanentzap et al., 2012). The formation of multi-stemness may be due to environmental conditions (Nedoseko, 2012), climate (Mazepa & Devi, 2007), exogenous factor (damage to the main stem by wildfire) (Yasinskaya et al., 2018). Morphological parameters of trees of the studied populations weakly correlated with the temperature. We suppose, that the temperature variability is not sufficient here. The tree height significantly and positively correlated with precipitations. The multi-stemness significantly and negatively correlated with precipitations. The population studies have shown that precipitations affect *P. atlantica* individuals height and number of stems more considerably than temperature in arid climate of South-Eastern Crimea. The fact that climatic factors affect height growth more than diameter growth are in accordance with other authors (Way & Oren, 2010).

P. atlantica is a rare protected species needing substantial attention. It often grows at areas which are very attractive for resort construction and its growth is often reduced due to the human impact. Therefore, the most effective measures for the conservation of this species are still the creation of new and the expansion of previously created protected areas, where economic activity will be limited. The other important method of conservation is its cultivation in botanical gardens and forestries where you can get seed and planting material for reintroduction to natural habitats.

The species is able to tolerate most soil conditions including alkaline and will survive with no irrigation. It also withstands heat and winds (Rezaeyan et al., 2009). It is important its value against soil erosion. It strengthens the soil, is used for afforestation of arid and steep slopes and against landslides (Ginsberg, 2000; Amara et al., 2017; Hosseini et al., 2021). *P. atlantica* is able to grow on loose slopes of sea coasts, are tolerant to sea winds, splashes and aerosols (fig. 3C). It can be used in dryland reforestation against erosion. *P. atlantica* is planted as an ornamental shadebearing and drought-tolerant landscape tree in gardens and parks. It is an ornamental deciduous tree growing up to 7–10 m tall with spreading branches and forms a dense crown. The terebinth tree is especially decorative during fruit ripening and autumn foliage color (fig. 3D). The oblong, fleshy, oily fruit borne by the female tree is 6 to 8 mm long and pink in color, ripening to blue. The spreading crown allows it to be used as a shade tree in gardens and parks. Cultivating them in gardens and parks will serve as an additional measure to preserve the species (Potapenko, 2010; Potapenko et al., 2021). Countries in the Mediterranean and Middle Eastern areas cultivate *P. atlantica* for economic, medical and other applications. Various industrial and traditional uses are mentioned for the main parts of *P. atlantica* (resin and fruit) including using for food and medicine. Recent research investigates the wide pharmacological properties of *P. atlantica*'s various parts, such as antimicrobial, antioxidant, antidiabetic, antitumor, and antihyperlipidemic (Gourine et al., 2010; Mahjoub et al., 2018; Labdelli et al., 2019). Such applications of *P. atlantica* can be implemented in our country in the future.

P. atlantica has remarkable morphological variability in its large geographical distribution area. Therefore, for avoiding any genetic pollution in the case of in-situ and ex-situ conservation programs

El Zerey-Belaskri (2019) recommended the following: seeds from every population or at least from every area should be used to produce seedlings for the restoration of the same population. On the other hand, phenotypic variability is observed even in such a relatively small area as the South-Eastern Crimea. For instance, we found there trees with larger leaves than in other locations. We recommend to take seeds from such trees to grow more decorative seedlings and plant them in parks and green areas of settlements and recreational areas of the Crimea.

CONCLUSIONS

P. atlantica had satisfactory state throughout its habitats in the South-East Crimea. All populations were normal, but incomplete due to the absence of one or another age state in their age spectra. Native populations had a left-sided spectrum, while artificial populations had a centered or right-sided spectrum. Native populations were young, artificial were maturing and mature. The expansion of habitats to the east was revealed, new location of *P. atlantica* was found on the Tepe-Oba near Feodosia. Climate affects the morphological characteristics of *P. atlantica*. Mean height of the trees and number of tree stem were positively correlated with annual precipitation. On the other hand, the effect of temperature on the morphological parameters was statistically nonsignificant in the conditions of the South-Eastern Crimea.

The work was supported by the research project of T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS – Branch of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (121032300023-7).

References

- Al-Saghir M. G. Phylogenetic analysis of the genus *Pistacia* L. (Anacardiaceae) based on morphological data // Asian Journal of Plant Sciences. – 2010. – Vol. 9. – P. 28–35.
- Amara M., Bouazza M., Al-Saghir M. G. Anatomical and adaptation features of *Pistacia atlantica* Desf. to adverse climate conditions in Algeria // American Journal of Plant Sciences. – 2017. – Vol. 8, N 2. – P. 137–153.
- Bagrova L. A., Bokov V. A., Bagrov N. V. Geography of the Crimea: manual for educational institution's students. – Kiev: Lybid, 2001. – 304 p. [In Russian]
- Bellingham P. J., Sparrow A. D. Multi-stemmed trees in montane rain forests: their frequency and demography in relation to elevation, soil nutrients and disturbance // Journal of Ecology. – 2009. – Vol. 97. – P. 472–483.
- Benradje A., Bouazza M. and Boucherit H. Diversité floristique du peuplement à *Pistacia atlantica* Desf. dans la région de Béchar (Sud- ouest algérien) // Mediterranean. – 2012. – Vol. 23. – P. 66–89.
- Biodiversity Support Program. Priority-setting in conservation: a new approach for Crimea: results of the conservation needs assessment in Crimea, supported by the Biodiversity Support Program. – Washington, D.C.: BSP, 1999. – 257 p.
- Bychenko T. M. Methods of population monitoring of rare and endangered plant species of the Baikal region. – Irkutsk: Irkutsk State Pedagogical University Press, 2008. – 164 p. [In Russian]
- Carpenter A., Elzinga C., Salzer D., Willoughby J. Measuring and monitoring plant populations // Journal of Range Management. – 1999. – Vol. 52. – 544 p.
- Chernyshova E. B., Bondareva L. V., Alexandrov V. V., Alexeeva K. A. Status of *Pistacia mutica* Fisch. & C.A. Mey. populations in the region of Sevastopol // Terrestrial and marine ecosystems of the Black Sea region and their protection: Collection of abstracts of the scientific-practical school-conference (Novorosijsk, April 23–27, 2018). – Sevastopol: Federal State Budgetary Scientific Institution Institute of Natural and Technical Systems, 2018. – P.161–163. [In Russian]
- Chistyakova A. A. Life forms and their spectra as indicators of the species state in the community (on the example of broad-leaved trees) // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. – 1988. – Vol. 93, N 6. – P. 93–105. [In Russian]
- Coenopopulations of plants (basic concepts and structure) / [Eds. A. A. Uranov, T. I. Serebryakova]. – Moscow: Nauka, 1976. – 217 p. [In Russian]
- Coenopopulations of plants (development and relationships) / [Eds. T. I. Serebryakova]. – Moscow: Nauka, 1977. – 131 p. [In Russian]
- Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). – Cambridge: Cambridge University Press, 1995. – 516 p.
- Desfontaines R. L. Flora atlantica; sive historia plantarum quae in Atlante, agro tunetano et algeriensi crescunt. Vol. 2. – Paris: L. G. Desgranges, 1799–1800. – 364 p.

- El Zerey-Belaskri A. Taxonomic and botanical retrospective review of *Pistacia atlantica* Desf. (Anacardiaceae) // Arabian Journal of Medicinal & Aromatic Plants. – 2019. – Vol. 5, N 3. – P. 47–77.
- Faouzi K., Rharrabti Y., Dardour M. Délimitation des peuplements du pistachier de l'Atlas (*Pistacia atlantica* Desf.) dans la région orientale du Maroc par le GPS combine SIG // Algerian journal of arid environment. – 2015. – Vol. 5, N 1. – P. 32–39.
- Fischer F. G., Meyer A. Enumeratio plantarum quas in Provincia Talysch collegit // Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou. – 1838. – Vol. 4. – P. 338–339.
- Fortin M., Van Couwenberghe R., Perez V., Piedallu C. Evidence of climate effects on the height-diameter relationships of tree species // Annals of Forest Science. – 2019. – Vol. 76, N 1.
- Ginsberg P. Afforestation in Israel: a source of social goods and services // Journal of Forestry. – 2000. – Vol. 98, N 3. – P. 32–36.
- Glazkova E. A., Liksakova N. S. New and rare vascular plant species of the Kuril islands: distribution, ecology, and population status // Contemporary Problems of Ecology. – 2021. – Vol. 14, N 2. – P. 128–137.
- Gourine N., Yousfi M., Bombarda I., Nadjemi B., Stocker P., Gaydou E. M. Antioxidant activities and chemical composition of essential oil of *Pistacia atlantica* from Algeria // Industrial Crops and Products. – 2010. – Vol. 31, N 2. – P. 203–208.
- Green Data Book of the Ukraine / [ed. Didukh Ja. P.]. – Kyiv: Alterpress, 2009. – 448 p. [in Ukrainian]
- Hosseini A., Pourhashemi M., Aazami A. Investigation on seedling emergence from direct seedings of *Quercus persica*, *Pistacia atlantica* and *Acer cineracens* in natural conditions of Ilam, Dalab Forests // Ecology of Iranian Forest. – 2021. – Vol. 9, N 17. – P. 41–48.
- Isayeva Sh. Q. Population status of the rare species of the mud volcanoes in the Greater Caucasus // Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve. – 2022. – Vol. 30. – P. 69–77.
- Kafkas S. Phylogenetic analysis of the genus *Pistacia* by AFLP markers // Plant Systematics and Evolution. – 2006. – Vol. 262, N 1/2. – P. 113–124.
- Kessler M., Böhrner J., Kluge J. Modelling tree height to assess climatic conditions at tree lines in the Bolivian Andes // Ecological modelling. – 2007. – Vol. 207, N 2–4. – P. 223–233.
- Koba V. P., Zhigalova T. P. Germination of seeds of *Pinus pallasiana* (Pinaceae) and early succession grassy plant species in different types of substratum from wood detritus // Rastitelnye resursy. – 2014. – Vol. 50, N 1. – P. 33–39. [In Russian]
- Kricsfalussy V. V., Mező-Kricsfalussy G. M. Population biology of plants: manual for higher school students of biology. – Uzhgorod: Univ. Press, 1994. – 80 p. [in Ukrainian]
- Labdelli A., Zemour K., Simon V., Cerny M., Adda A., Merah O. *Pistacia atlantica* Desf., a source of healthy vegetable oil // Applied Sciences. – 2019. – Vol. 9, N 12. – 2552.
- Letukhova V. Ju., Potapenko I. L., Kusnetsov M. E. The terebinth population (*Pistacia mutica* Fisch. & C. A. Mey.) in the Besh-Tash valley (South-East Crimea) // Nature Conservation Research. – 2016. – Vol. 1, N 2. – P. 11–18. [In Russian]
- Lines E. R., Zavala M. A., Purves D. W., Coomes D. A. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition // Global Ecology and Biogeography. – 2012. – Vol. 21. – P. 1017–1028.
- Litvinskaya S. A. Terebinth – *Pistacia mutica* Fisch. et C.A. Mey. // Red Data Book of Russian Federation (plants and fungi). – Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2008. – P. 58–59. [In Russian]
- Mahjoub F., Akhavan R. K., Yousefi M., Mohebbi M., Salari R. *Pistacia atlantica* Desf. A review of its traditional uses, phytochemicals and pharmacology // Journal of medicine and life. – 2018. – Vol. 11, N 3. – P. 180–186.
- Matveenko N. V., Rubtzova T. A. Using the method of coenopopulations observation for monitoring rare species of vascular plants // Rarities of the Volga basin flora: Participants reports of the Russian scientific conference (Tolyatti, October 12–15, 2009). – Tolyatti: Cassandra, 2009. – P. 139–147. [In Russian]
- Mazepa V. S., Devi N. M. Development of multistemmed life forms of Siberian larch as an indicator of climate change in the timberline ecotone of the Polar Urals // Russian Journal of Ecology. – 2007. – Vol. 38, N 6. – P. 440–443.
- McCall A. C. Plant Population Ecology // Ecology / [ed. Gibson D.]. – New York: Oxford University Press, 2017.
- Messaoud Y., Chen H. Y. H. The influence of recent climate change on tree height growth differs with species and spatial environment // PloS ONE. – 2011. – Vol. 6, N 2. – e14691.
- Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshch A. I. Modern vegetation science: a textbook. – Moscow: Logos Publ, 2001. – 264 p. [In Russian]
- Nedoseko O. I. Life forms of boreal tree species of *Salix* L. // Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod. – 2012. – N 2–1. – P. 111–118. [In Russian]
- Osmanova G. O., Zhivotovskiy L. A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations // Biology Bulletin. – 2020. – Vol. 47, N 2. – P. 141–148.
- Potapenko I. L. Arboreal plants of aboriginal flora in planting of greenery in the east region of the South Crimean Coast // Optimization and Protection of Ecosystems. – 2010. – Vol. 2, N 21. – P. 30–41. [In Russian]
- Potapenko I. L., Klimenko N. I., Letukhova V. Yu., Klimenko O. E. Trees and shrubs of native flora in green areas of the South-East coast of the Crimea // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2021. – Vol. 723. – 022063.
- POWO. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. – 2022. – Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (accessed 01.10.2022)
- Pulliam H. R. Sources, sinks and population regulation // American Naturalist. – 1988. – Vol. 135. – P. 652–661.

- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Version: 18 May 2021. – 2021. – Available from: <http://www.R-project.org> (accessed 01.05.2021)
- Rabotnow T. A. Phytocoenology. – Moscow: Moscow university press, 1992. – 352 p. [In Russian]
- Rebriev Ju. A., Sokolova T. A. Populations' status of terebinth (*Pistacia mutica*) in some protected areas of Sevastopol // Terrestrial and marine ecosystems of the Black Sea region and their protection: Collection of abstracts of the II All-Russian scientific-practical school-conference (Kurornoye, September 28 – October 02, 2020). – Sevastopol: Federal State Budgetary Scientific Institution Institute of Natural and Technical Systems. – 2020. – P. 189–190. [In Russian]
- Rezaeyan S., Pourmajidian M., Jalilvand H., Parsakhoo A. Growth parameters of *Pistacia atlantica* Desf under different soil conditions in Iran // African Journal of Plant Science. – 2009. – Vol. 3, N 9. – P. 184–189.
- Shatko V. G., Mironova L. P. Synopsis of Tepe-Oba Ridge Flora (the Crimea) // Bulletin of the Main Botanical Garden. – 2011. – Vol. 197. – P. 43–71. [In Russian]
- Shevchenko S. V., Vasilieva E. A. Features of the reproduction of *Pistacia mutica* in the Crimea // Proceedings of Nikita botanical garden. – 1992. – Vol. 113. – P. 45–51. [In Russian]
- Shilovskaya E. A. Reproduction of *Pistacia atlantica* Desf in the Mountain Crimea // Scientific works of the SNBG. – 2018. – Vol. 147. – P. 71–73. [In Russian]
- Shilovskaya E. A., Goncharenko V. V. The current state of genetic reserves of *Pistacia mutica* in south-west part of Mountain Crimea // Ekosistemy. – 2016. – Vol. 8, N 38. – P. 73–77. [In Russian]
- Tanentzap A. J., Mountford E. P., Cooke A. S., Coomes D. A. The more stems the merrier: advantages of multi-stemmed architecture for the demography of understorey trees in a temperate broadleaf woodland // Journal of Ecology. – 2012. – Vol. 100. – P. 171–183.
- The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1. – 2022. – Available from: <https://www.iucnredlist.org> (accessed 14.06.2022)
- Uranov A. A. Age spectrum of phytopopulation as a function of the time of energy wave processes // Biological Sciences. – 1975. – Vol. 2. – P. 7–34. [In Russian]
- Way D. A., Oren R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data // Tree Physiology. – 2010. – Vol. 30, N 6. – P. 669–688.
- Yantzev A. V. Algorithms for applying statistical criteria. Statistical tables and formulas: manual for biology students. – Simferopol, 2007. – 76 p. [In Russian]
- Yarysh V. L., Rogovoy V. I., Shvez Yu. P., Shilovskaya E. A. Taxation structure of *Pistacia mutica* plantings in Crimea // Proceedings of the Saint Petersburg forestry research institute. – 2019. – N 1. – P. 15–24. [In Russian]
- Yarysh V. L., Yarysh G. E. Analysis of the undergrowth plantings of terebinth (*Pistacia mutica*) in the Karadag nature reserve // Scientific Notes of V. I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry. – 2020. – Vol. 6, N 72. – P. 291–303. [In Russian]
- Yasinskaya O. I., Kostina M. V., Barabanshchikova N. S. Structural and ecological peculiarities of *Acer negundo* L. life forms // Systematic and floristic studies of Northern Eurasia: Proceedings of the II International Conference (to the 90th anniversary of the birth of Professor A. G. Yelenevsky) (Moscow, December 05-08, 2018). – Moscow: MPSU, 2018. – Vol. 3. – P. 146–150. [In Russian]
- Zhivotovsky L. A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations // Russian Journal of Ecology. – 2001. – Vol. 32, N 1. – P. 1–5.
- Zhou Y., Lei Z., Zhou F., Han Y., Yu D., Zhang Y. Impact of climate factors on height growth of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* // PLoS ONE. – 2019. – Vol. 14, N 3. – e0213509.
- Zohary M. A monographical study of the genus *Pistacia* // Palestine Journal of Botany. Jerusalem Series. – 1952. – Vol. 5. – P. 187–228.

Летухова В. Ю., Потапенко И. Л. *Pistacia atlantica* (Anacardiaceae) в Юго-Восточном Крыму: характеристика популяций, современное состояние, охрана // Экосистемы. 2022. Вып. 31. С. 5–19.

В статье приведены результаты мониторинга популяций реликтового средиземноморского охраняемого вида *Pistacia atlantica* Desf, включенного в Красную книгу Российской Федерации. В Крыму *P. atlantica* встречается в горах Южного Берега Крыма (от Балаклавы до Карадага) в прибрежном и нижнем горно-лесном поясах до 400 м н.у.м, где образует редкие реликтовые растительные сообщества. Основным фактором угрозы для этих сообществ является антропогенное воздействие на прибрежные ландшафты. В настоящее время древние средиземноморские леса сократились до небольших рощ, разбросанных по побережью, и поэтому они нуждаются в постоянном мониторинге и охране. Полевые исследования проводились в 2018–2020 годы. Всего было выделено и обследовано семь популяций, из которых четыре естественного происхождения и три искусственного происхождения. На каждом участке закладывали пробные площади, на которых подсчитывали общее количество растений *P. atlantica* и определяли их возрастные состояния. Также были измерены биоморфологические показатели генеративных растений: высота дерева, количество стволов, диаметры ствола у корневой шейки и на высоте 1,3 м. На каждой площадке изучали онтогенетическую структуру популяции, рассчитывали индекс возрастности (Δ), индекс средней эффективности (ω) и индекс восстановления, определяли тип популяций (по классификации ($\Delta-\omega$)). Популяции естественного происхождения были определены как молодые (индекс возрастности 0,17–0,24; индекс средней эффективности 0,45–0,56; индекс восстановления 43,2–158,7 %). Они имели левосторонний спектр с преобладанием прегенеративных особей. Искусственные популяций оказались зреющими или зрелыми (индекс возрастности 0,30–0,51; индекс средней эффективности 0,70–0,76; индекс восстановления 12,8–20,5 %). Они имели либо центрированный (преобладали молодые или средневозрастные генеративные особи), либо правосторонний (преобладали старые генеративные особи) спектры. Средняя высота деревьев в популяциях варьировала от 3,0 до 5,5 м. Мы обнаружили статистически значимую положительную корреляцию между этим параметром и годовым количеством осадков. Среднее количество стволов у деревьев в популяциях варьировало от 1,4 до 2,4. Этот параметр отрицательно связан с годовым количеством осадков. С другой стороны, влияние температуры на морфологические параметры деревьев было статистически незначимым. Состояние всех исследованных популяций было признано удовлетворительным, общее фитосанитарное состояние деревьев также не вызывает опасений. Было обнаружено новое место произрастания *P. atlantica* и, таким образом, ареал этого вида расширился до района города Феодосии. Главным фактором риска для этого вида в Юго-Восточном Крыму является сокращение площадей произрастания за счет увеличения рекреационной нагрузки на природные территории.

Ключевые слова: влияние климата, Крым, мониторинг, онтогенетическая структура, редкие виды, фисташка туполистная.

Поступила в редакцию 05.10.22
Принята к печати 10.11.22

УДК 631.433

Газовый режим низинных болот на моренных суглинках и песчаных подстилающих породах Западной Сибири

Инишева Л. И., Сергеева М. А., Смирнов О. Н., Бурхович С. А.

Томский государственный педагогический университет

Томск, Россия

inisheva@mail.ru

margharita.sergeeva@yandex.ru

agroecol@yandex.ru

s.burhovich@mail.ru

В работе приведены результаты многолетнего мониторинга газового режима и эмиссии парниковых газов эвтрофных болот: Самара (подстилающие породы – илестая темно-серая гумусированная глина с содержанием раковин пресноводных моллюсков) и Таган (подстилающие породы – пески и супеси). В торфяной залежи болота Самара пределы концентрации газов были равны по CO_2 0,9–1,8 ммоль/дм³, по CH_4 – 0,23–0,29 ммоль/дм³, в болоте Таган – соответственно 0,12–1,2 и 0,02–0,33 ммоль/дм³. Эмиссия CO_2 в торфяной залежи болота Самара изменялась в пределах от 22,0 до 260,3 мг CO_2 /(м²×час), потоки – 32,4–115,2 г С/(м²×год), эмиссия CH_4 была равна в экстремальных величинах 2,8–9,7 мг CH_4 /(м²×час) и потоки 12,4–16,5 г С/(м²×год). В торфяной залежи болота Таган экстремальные значения эмиссии за многолетний период были по CO_2 – 14,5–129,2 мг CO_2 /(м²×час) и потоки 52,4–77,3 г С/(м²×год); по CH_4 соответственно 0,1–11,4 мг CH_4 /(м²×час) и потоки 3,5–4,9 г С/(м²×год). Исследования показали, что разные погодные условия не являются определяющим фактором динамики газового режима в торфяных залежах (ТЗ) эвтрофного генезиса. Значительная роль в его динамике принадлежит сочетанию погодных условий отдельных месяцев и последствием предыдущих погодных условий, стратиграфии залежи, свойства которой определяются, в том числе и составом подстилающих пород. В болоте Таган показатели газового режима и эмиссии характеризуются большим интервалом варьирования, а для метана характерны очень низкие минимальные значения. Это позволяет сделать вывод о лучшей разгрузке газов в ТЗ, подстилаемой грунтами легкого механического состава. Приведены средние и экстремальные значения показателей газового режима. Получены корреляционные связи эмиссии CO_2 и CH_4 с другими режимами в ТЗ.

Ключевые слова: газовый режим, эмиссия, диоксид углерода, метан, эвтрофные болота, Западная Сибирь.

ВВЕДЕНИЕ

Известно (Bridges, Batjes, 1996; Васильев, 2000), что участие болот в увеличении парниковых газов в атмосфере выглядит довольно скромно. Они компенсируют лишь 1,8–5 % глобального прироста CO_2 в атмосфере, для России этот показатель составляет 0,6 %. Вместе с тем количественные аспекты динамики газового состава в болотах и эмиссии парниковых газов остаются мало исследованными, несмотря на огромные площади, занимаемые на территории Сибири. Торфяная залежь (ТЗ) является одним из самых сложных объектов по изменчивости свойств в пространстве и по глубине. Так, для болотных экосистем олиготрофного типа плотность сложения изменяется в пределах 0,02–0,06 г/см³ в самой верхней части (очес) до 0,10–0,15 г/см³ в глубине ТЗ, как вследствие увеличения давления вышележащих слоев, так и в связи с процессами торфообразования, сопровождаемыми миграцией элементов от подстилающих пород. В результате этих процессов в профиле ТЗ формируется самостоятельная газовая фаза, обусловленная в том числе и кинетическими особенностями биохимических процессов каждого слоя ТЗ. Скорость биогенной газогенерации обычно выше, чем интенсивность потенциальной диффузии в жидкой среде, поэтому создаются условия локального превышения порога растворимости газов и их скопления в виде самостоятельной физической фазы (Glagolev et al., 2001). До половины генерируемых газов и более может уходить вглубь ТЗ и депонироваться в ней в составе сплошной воздушной фазы, а также в растворенном и адсорбированном виде (Смагин, 2005). Эти процессы в большой степени зависят от климата и литологического состава

подстилающих пород (Кузнецова и др., 2020). Основное количество зольных элементов в торфах накапливается на исходном этапе торфообразования, когда их источником служат минеральные подстилающие породы. Так происходит перераспределение элементов по профилю ТЗ с постепенным снижением их концентрации ближе к поверхности. Этот процесс назван биогенной формой миграции элементов и описан В. К. Бахновым (1986). Поэтому изучение динамики газового режима ТЗ болот и эмиссии парниковых газов на протяжении длительного периода на разных по литологическому составу подстилающих породах актуально, так как позволяет прогнозировать развитие болотообразовательного процесса и контролировать образование парниковых газов.

Целью данной работы было изучение динамики газового режима и формирование эмиссии парниковых газов в эвтрофных болотах южно-таежной зоны Западной Сибири, сформировавшихся на разных подстилающих породах в многолетнем цикле погодных условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на эвтрофных болотах Самара ($56^{\circ}57'$ с. ш., $82^{\circ}29'$ в. д.) и Таган ($56^{\circ}21'$ с. ш., $84^{\circ}47'$ в. д.). Эвтрофное болото Самара площадью около 400 га расположено на первой надпойменной террасе реки Бакчар и является частью сложной болотной системы, протянувшейся более чем на 20 км вдоль уступа второй надпойменной террасы по левому берегу реки Бакчар. Согласно И. В. Курьиной с соавторами (2016) его возраст – 7620 ± 130 14С лет ВР (Before Present). Образование болота шло путем заболачивания суши в присклоновой части террасной котловины по топяному типу. Торфяная залежь мощностью 300 см сложена до глубины 125 см послойно травяным и осоковым торфом (на глубине 75–100 см – вахтовым торфом), далее до подстилающей породы – травяно-гипновыми торфами. Торфяная залежь характеризуется степенью разложения 15–30 % и зольностью 8–15 %. Подстилающие породы представлены илистой темно-серой гумусированной глиной, содержащей раковины пресноводных моллюсков.

Болото Таган имеет площадь 4068 га, занимает левобережную террасу реки Томи и подстилается песками и супесями. Возраст ТЗ – 5465 ± 140 14С лет ВР (СО РАН–7646). Образование болота шло путем заболачивания ложбины древнего стока по лесотопяному типу с преобладанием травяных и древесно-травяных видов торфа. Торфяная залежь мощностью 300 см сложена до глубины 125 см травяным и осоковым торфом (на глубине 75–100 см вахтовым торфом), далее до глубины 225 см послойно древесно-травяным, осоковым, древесным торфами. На глубине 225–250 см торф представлен папоротниковым видом и ближе к подстилающим породам – древесным и древесно-травяным видами торфов. Степень разложения по торфяному профилю 25–35 % с увеличением до 50 % к подстилающим породам и зольностью 6–12 %.

На болоте Самара исследования проводились с 2001 по 2007 годы, на болоте Таган – с 2009 по 2013 годы. Исходные данные по метеоусловиям получены в интернете – <http://meteocenter.net/> (2000–2012 годы) и <http://aisori-m.meteo.ru/> (2013 год). При характеристике погодных условий использовали показатель – гидротермический коэффициент (ГТК) по Г. Т. Селянинову, представляющему отношение суммы осадков за период с температурой выше 10°C к испаряемости, выраженной суммой температур за этот же период уменьшенной в 10 раз. Репрезентативность этого показателя для характеристики погодных условий обоснована в работах М. И. Будыко (1974). Наблюдения за уровнями болотных вод (УБВ) проводили в специально оборудованных колодцах в каждом пункте в соответствии с Наставлением гидрометеорологическим станциям и постам (1990) с периодичностью раз в неделю. За нулевую отметку принята условная отметка средней поверхности болотного ландшафта. За среднюю поверхность болота принимали поверхность, соответствующую отметке средней высоты элементов микрорельефа (Методические указания..., 2011), положение уровня определяли как разность отметок репера и зеркала болотных вод. Для изучения водного режима отбирались пробы торфа до глубины УБВ

еженедельно в 5-ти повторностях. Влажность определяли весовым методом согласно ГОСТ 11305-83. Датирование ТЗ выполнено на радиоуглеродной установке QUANTULUS-1220 (бензольно-сцинтилляционный вариант) в лаборатории геологии и палеоклиматологии кайнозоя Института геологии и минералогии СО РАН. Газовый режим в ТЗ изучали «реперс»-методом (Steinmann, Shotyк, 1996), который подробно описан в монографии Л.И. Инишевой (Инишева, 2020). Для измерения эмиссии CO_2 и CH_4 использовался абсорбционный (Макаров, 1977) и камерный метод (Глаголев и др., 2010) с определением газового состава на хроматографе «Кристалл-5000.1». Все лабораторные анализы проводились в аккредитованной лаборатории Томского государственного педагогического университета (РОСС RU.0001.516054). Статистическая обработка результатов анализа осуществлялась в пакете Microsoft Office 6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что в эвтрофных болотах опад минерализуется не менее чем на 60 %. Таким образом, процесс трансформации органического вещества в ТЗ таких болот проходит с большой интенсивностью, несмотря на переувлажненное их состояние. Это объясняется также высокой зольностью торфов и соответственно богатством подвижных элементов питания для проявления активности микробиологического сообщества. Этому благоприятствует и плотность сложения эвтрофной ТЗ.

Болото Самара. *Концентрация газов в ТЗ.* В период исследования вошли 3 года среднесезонных (2001, 2002 и 2007 годы с ГТК, соответственно 1,3, 1,4 и 1,3), 2 года влажных (2004 и 2005 годы с ГТК 1,6 и 1,8) и 2 года сухих (2003 и 2006 годы с ГТК 0,8 и 0,9). Весенний максимум УБВ отмечался во все годы исследований. И только в 2002 году (ГТК 1,4) наблюдался второй пик подъема УБВ и в конце сентября. Динамика УБВ характеризовалась монотонным снижением на протяжении теплого периода к сентябрю (рис. 1). За период исследования низкие УБВ отмечались в 2003 году (ГТК 0,8).

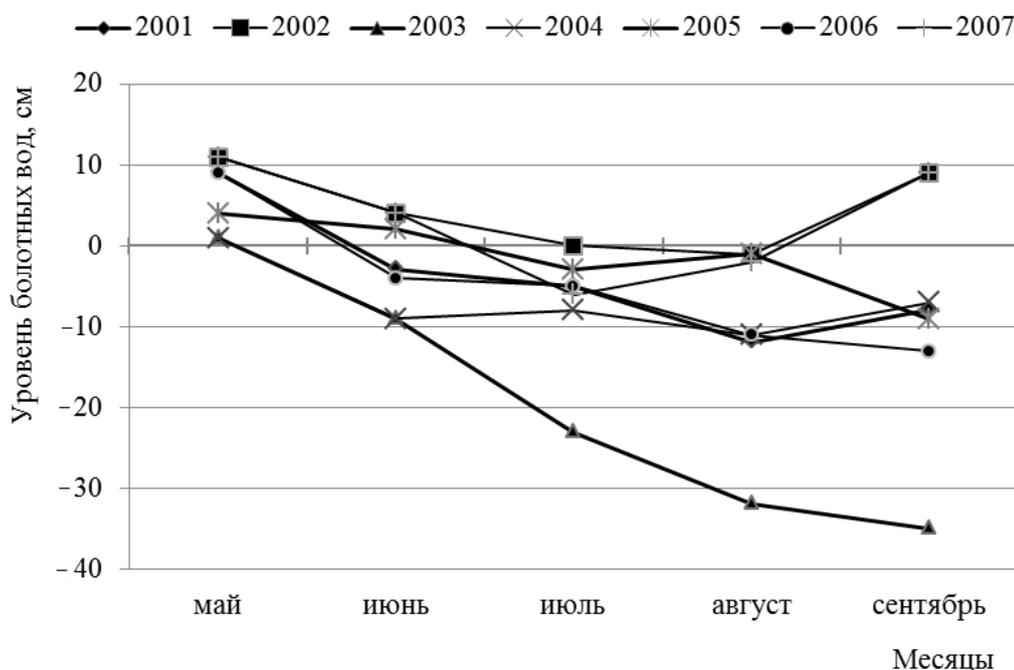


Рис. 1. Уровень болотных вод в репрезентативные по погодным условиям годы (болото Самара)

В остальные годы динамика УБВ были похожей. В результате влажность в поверхностном слое ТЗ до глубины 20–30 см колебалась в пределах 0,8–1,0 полной влагоемкости (ПВ).

При таких погодных условиях концентрации CO_2 и CH_4 в экстремальных значениях изменялись в ТЗ соответственно в пределах 0,04–1,44 ммоль/дм³ и 0,01–0,46 ммоль/дм³. Рассмотрим динамику концентрации CO_2 и CH_4 в ТЗ на примере 3-х лет: влажный (2005 год), сухой (2006 год) и среднемноголетний (2007 год). Концентрация CO_2 в среднем по ТЗ за все годы изменялась в пределах 0,9–1,8 ммоль/дм³, концентрация CH_4 от 0,23 до 0,29 ммоль/дм³ (рис. 2).

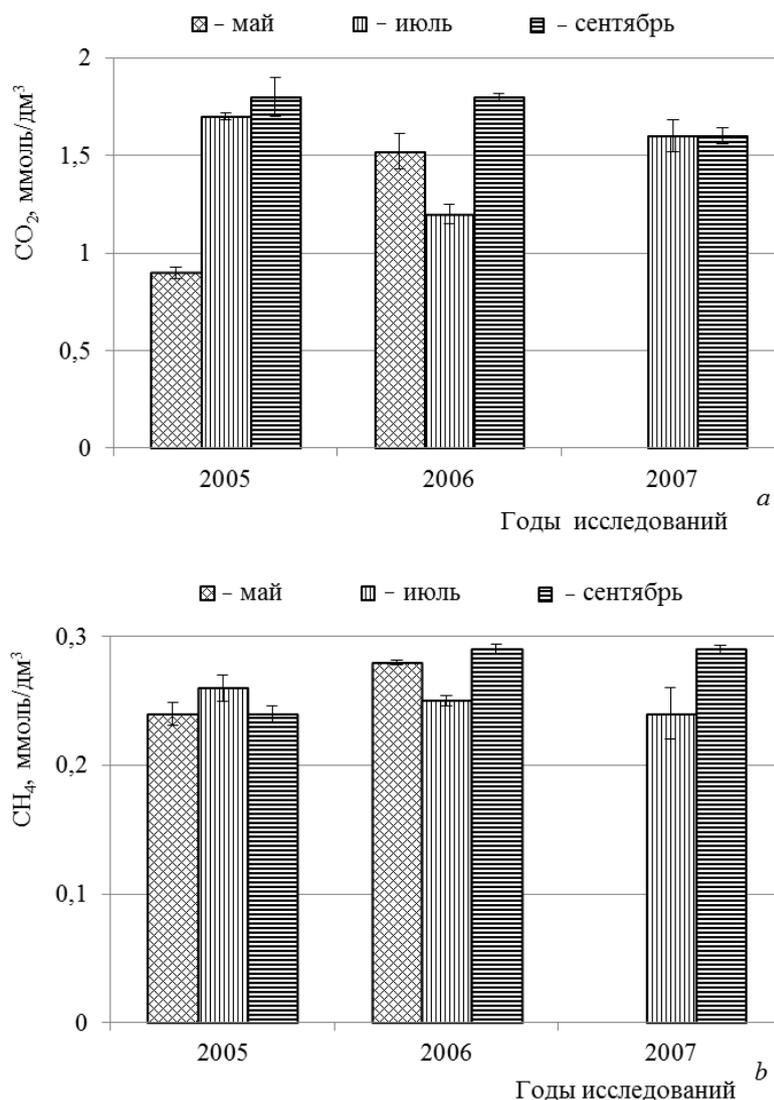


Рис. 2. Динамика концентрации CO_2 (a) и CH_4 (b) (болото Самара)

Предполагалось, что в эвтрофном болоте Самара, характеризующемся довольно равномерной стратиграфией залежи, процессы образования CO_2 и CH_4 по профилю ТЗ будут характеризоваться монотонным характером распределения. Однако это предположение оказалось справедливым только по отношению к CH_4 . В мае влажного года была зарегистрирована наиболее низкая концентрация CH_4 в среднем по профилю за все годы исследований, в теплом июле и сентябре его концентрация также существенно не

увеличилась. Более высокие значения концентрации наблюдались в сухой и среднемноголетний годы. Возможно невысокие концентрации CH_4 и наличие свободных от воды пор в профиле залежи, которые заполнялись CH_4 определили частичную независимость распределения газов от погодных условий.

Концентрация CO_2 в среднем по ТЗ характеризовалась более контрастными значениями. Так в мае во влажный год при низких температурах и наличии мерзлой прослойки концентрация CO_2 была самой низкой, а в сухой и среднемноголетний годы его концентрация в этот месяц увеличивалась в 1,8 раза. Однако в июле ситуация изменилась на противоположную: в сухой и среднемноголетний год концентрация CO_2 уменьшилась. Нестабильность динамики концентраций CO_2 по годам явно свидетельствует о наличии и других влияющих факторов, кроме погодных условий.

Обратимся к образованию CO_2 и CH_4 в профиле ТЗ на примере других контрастных лет (2005 год, ГТК 1,8 и 2006 год, ГТК 0,9) (рис. 3). Концентрация CO_2 за все месяцы 2-х лет равномерно увеличивалась вниз по ТЗ до подстилающих пород и только в мае 2005 года и сентябре 2006 года такая закономерность не прослеживалась. В эти же годы динамика CH_4 по профилю ТЗ характеризовалась увеличением концентрации вниз к подстилающей породе, но характер динамики по профилю был пульсирующим. Таким образом, концентрация парниковых газов в ТЗ изменялась в небольших пределах, а их динамика в разные по метеоусловиям годы и месяцы имела неустойчивый режим, но с общим трендом в сторону увеличения к подстилающей породе. Можно предположить, что отмечаемые зависимости все же подтверждают точку зрения о наличии зависимости концентрации CO_2 и CH_4 в ТЗ от погодных условий отдельных месяцев или их сочетаний за теплый период.

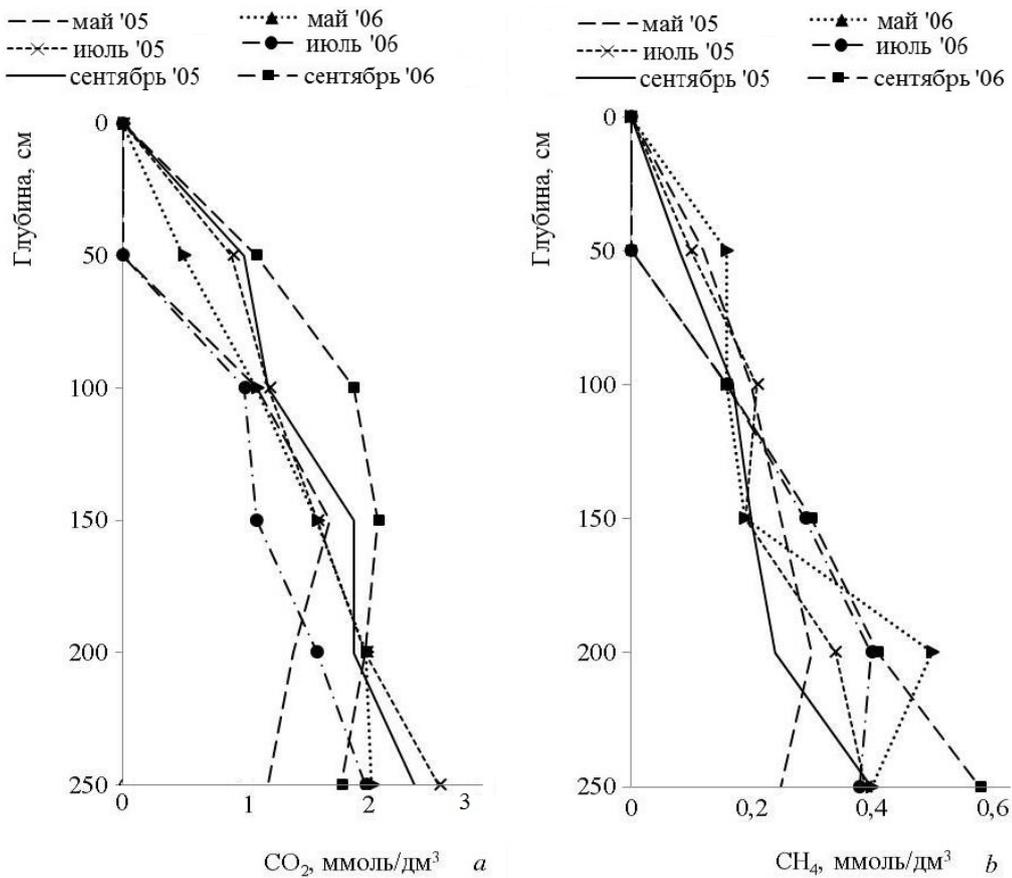


Рис. 3. Динамика концентрации CO_2 (a) и CH_4 (b) в торфяной залежи болота Самара за теплые периоды 2005 и 2006 годов

Эмиссия и поток парниковых газов. Рассматривая динамику эмиссии CO₂ из болота Самара, можно отметить, что их экстремальные значения отличались широким интервалом варьирования 22,0–260,3 мг CO₂/(м²×час). В мае из 6 лет в условиях близкого залегания УБВ, выделение CO₂ из ТЗ характеризовалось небольшими величинами экстремальных значений – 22,0–65,9 мг CO₂/(м²×час) (табл. 1). Высокие значения эмиссии можно было наблюдать в июне – июле и в отдельные годы – в августе (118,0 и 260,3 мг CO₂/(м²×час)). Согласно средним значениям за теплый период высокая эмиссия была в сухой год 128,6 мг CO₂/(м²×час) (ГТК 0,8), а также во влажный 100,7 мг CO₂/(м²×час) (ГТК 1,8). Если провести сравнение эмиссии CO₂ в ТЗ в годы с аналогичным или близкими ГТК (например, 2000 и 2004 годы), то её значения оказались близкими 83,3 и 85,9 мг CO₂/(м²×час) как в сухой, так и во влажный год.

Таблица 1

Динамика эмиссии диоксида углерода (болото Самара)

Месяц ГТК/Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее значение	Суммарный поток, г С/(м ² ×год)
	мг CO ₂ /(м ² ×час)						
0,8/ 2000	65,9	114,9	112,9	90,8	32,1	83,3±30,5	73,9
1,3/ 2001	51,6*	45,4	115,4	118,0	38,8	73,8±34,5	65,3
0,8/ 2003	37,3	104,6	134,5	260,3	106,3	128,6±71,7	115,2
1,6/ 2004	32,2*	57,2	182,5	91,6	66,0	85,9±50,9	76,5
1,8/ 2005	27,1*	109,9	197,9	65,9	102,6	100,7±55,7	88,1
1,3/ 2007	22,0	38,0	60,0*	34,1	36,2	38,1±12,1	32,4

Примечание к таблице. * – рассчитанные значения. После среднего значения указан доверительный интервал.

Суммарный поток CO₂ в разные по погодным условиям годы изменялся от 32,4 до 115,2 г С/(м²×год) со средним значением за годы исследований – 75,2 г С/(м²×год). Наибольший суммарный поток углерода в виде CO₂ был отмечен в сухой 2003 год – 115,2 г С/(м²×год), во влажный год его величина была меньше в 1,3 раза.

Экстремальные значения эмиссии CH₄ на болоте Самара характеризовались пределами варьирования от 2,8 до 9,7 мг CH₄/(м²×час) с наибольшей средней эмиссией за теплый период в сухой 2006 год – 7,3 мг CH₄/(м²×час) (табл. 2). Во влажный год этот показатель уменьшился до значений 6,4 и 5,5 мг CH₄/(м²×час), а в среднемноголетний год эмиссия CH₄ была равна 5,8 мг CH₄/(м²×час). То есть по средним показателям за теплый период величина эмиссии CH₄ в разные годы практически была одинаковой, но различалась по месяцам. В сухой год высокие значения эмиссии CH₄ были в мае – июле и как выше уже отмечалось, эти значения были самыми высокими. Влажные годы совпали по высоким значениям эмиссии в июле – августе, а май, июнь и сентябрь имели разную направленность.

Суммарный поток метана за период исследования составил в экстремальных значениях 12,4–16,5 г С/(м²×год), что свидетельствует о близких величинах эмиссии независимо от ГТК года.

Болото Таган. *Концентрация газов в ТЗ.* Исследования на болоте Таган проводили с 2009 по 2013 годы, из которых выделялись относительно сухие годы (2010, 2012 и 2013 годы, ГТК соответственно был равен 0,9, 1,1 и 1,0), среднемноголетний год (2011 год, ГТК 1,4) и влажный год (2009 год, ГТК 1,8). На рисунке 4 приведены значения УБВ за отдельные годы исследований, характеризующие их динамику в разные по погодным условиям теплые периоды.

Анализ наблюдений за УБВ на болоте показал, что в весенний и иногда в летний период уровень поднимается выше поверхности понижений и это создает переувлажненность ТЗ. В разные годы по ГТК влажность в слое 0–50 см за летний период не снижалась за предел 0,7

ПВ, а во влажные годы длительное время находилась на уровне ПВ. Но подстилающие породы легкого механического состава обеспечивали хороший водообмен в торфяном профиле. Эти условия определили возможность формирования в ТЗ однородного по ботаническому составу торфа, со свойствами, отличными от ТЗ на глинистых подстилающих породах болота Самара. Поэтому стратиграфия болота Таган сформировалась торфами древесно-травяного и древесного видов.

Таблица 2

Динамика эмиссии метана, (болото Самара)

Месяц ГТК/год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее значение	Суммарный поток, г С/м ² ×год
	мг СН ₄ /(м ² ×час)						
1,6/ 2004	4,6	2,8	6,1	8,2	6,0	5,5±1,8	12,4
1,8/ 2005	6,1	8,7	7,2	6,3	3,8	6,4±1,6	15,0
0,9/ 2006	7,3	8,4	9,7	5,1	6,1	7,3±1,8	16,5
1,3/ 2007	6,4	5,5*	4,6	5,6*	6,7	5,8±0,7	12,8

Примечание к таблице. * – рассчитанные значения. После среднего значения указан доверительный интервал.

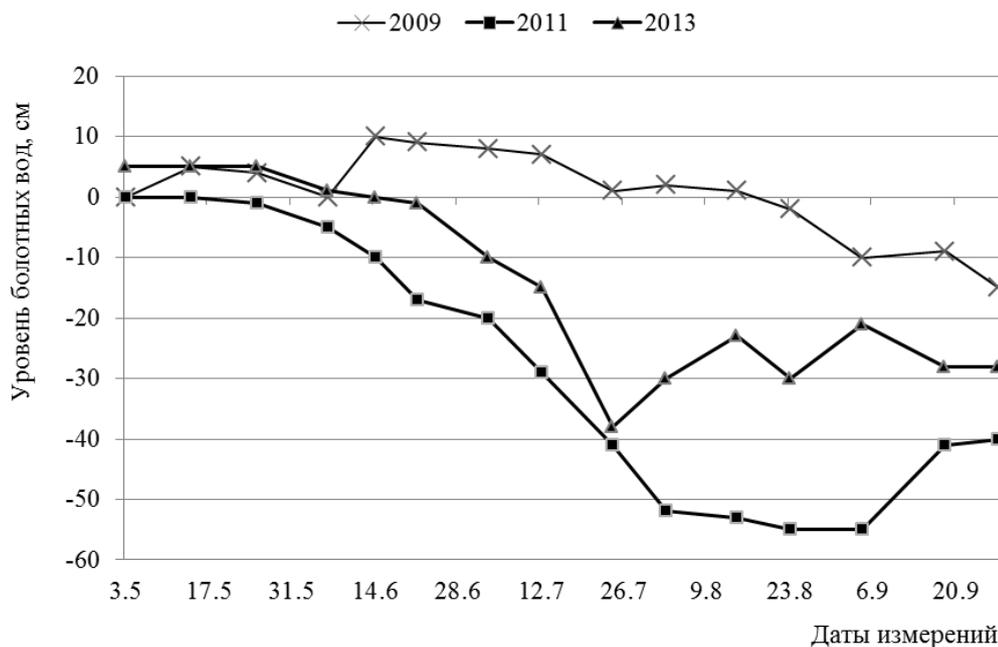


Рис. 4. Динамика уровня болотных вод на болоте Таган в сухой (2011), влажный (2009) и среднемноголетний (2013) годы

Рассмотрим концентрацию CO₂ в средних значениях по глубине ТЗ за 5 лет с 2009 по 2013 годы (рис. 5). Пределы изменения концентрации CO₂ в среднем по ТЗ за весь период были равны 0,12–1,2 ммоль/дм³.

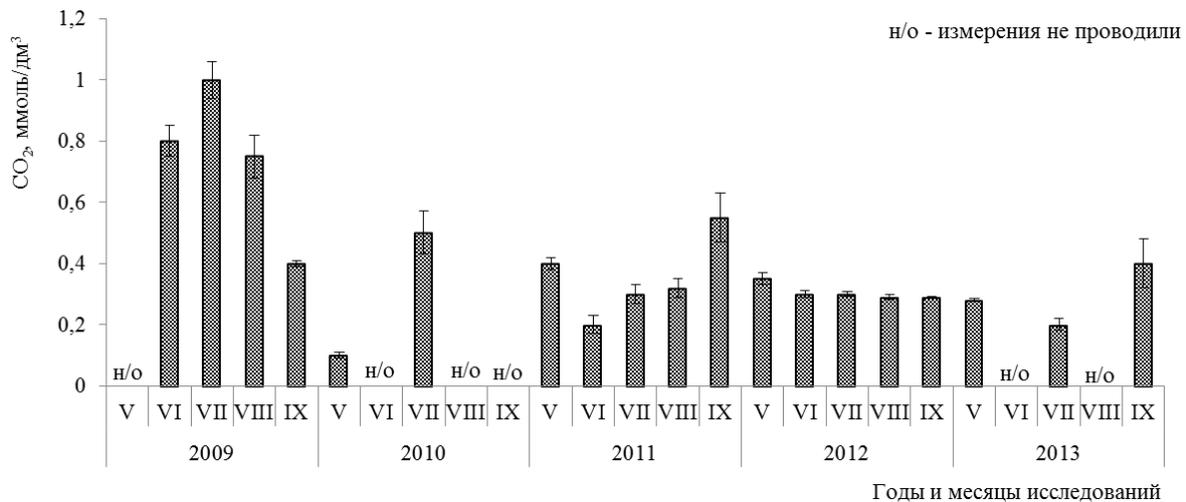


Рис. 5. Динамика концентрации CO₂ на протяжении теплого периода года за ряд лет (болото Таган)

В поверхностном слое ТЗ в мае 2012 и 2013 годов концентрации CO₂ были практически одинаковы, не реагируя на разные погодные условия. На глубине 100 см в мае 2012 года отмечалось увеличение CO₂ в 1,6 раза (в 2013 году произошло небольшое снижение до глубины 150 см). К подстилающей породе динамика имела противоположный характер – снижение в 2 раза в 2012 году по сравнению с поверхностным слоем и увеличение в 1,7 раза в 2013 году. В июле 2012 и 2013 годов концентрация CO₂ от 0,02 и 0,01 ммоль/дм³ увеличивалась до глубины 100–150 см соответственно до 0,4 и 0,28 ммоль/дм³ с последующим небольшим её снижением. Отметим также, что в 2013 году в сентябре динамика CO₂ с концентрации 0,12 ммоль/дм³ у поверхности достигла высоких значений концентрации – 0,76 ммоль/дм³ к подстилающей породе. Из этого следует, что при похожих погодных условиях динамика концентрации CO₂ на болоте Таган существенно различалась.

Обратимся к динамике концентрации метана в ТЗ и рассмотрим средние по торфяной залежи значения (рис. 7). Пределы изменения концентрации CH₄ в среднем по ТЗ за весь период были равны 0,02–0,33 ммоль/дм³.

Концентрация метана в 2009 и 2010 годах была низкой, несмотря на разность этих лет по ГТК (соответственно 1,8 и 0,9). В последующие 3 года концентрация метана изменялась в более широком интервале значений 0,05–0,33 ммоль/дм³, с наибольшими значениями в июле и сентябре среднемноголетнего по ГТК 2011 года. Также важно отметить, что не совпали годы с наибольшей концентрацией CO₂ и CH₄ (по средним значениям в ТЗ). Если по отношению к CO₂ это был 2009 год, то для CH₄ – 2011 год.

Далее, как и выше по концентрации CO₂, проанализируем динамику концентрации CH₄ в ТЗ за 2012 и 2013 годы (рис. 8).

В поверхностном слое ТЗ метан в эти 2 года в мае и июле не был обнаружен, и только в сентябре в 2012 году было зафиксировано его значение – 0,04 ммоль/дм³. Концентрация CH₄ на глубине 50 см в засушливом мае 2013 года увеличилась до 0,07 ммоль/дм³ и осталась на таком уровне вплоть до подстилающей породы. Концентрация CH₄ в мае 2012 года (ГТК 1,0) увеличилась в слое 50 см до 0,18 ммоль/дм³, и далее продолжала возрастать до 0,30 ммоль/дм³ к подстилающей породе. Рассмотрим динамику концентрации CH₄ по ТЗ в июле этих же лет. В июле профильное распределение CH₄ в ТЗ до глубины 150 см характеризовалось разнонаправленным режимом. В самом поверхностном слое CH₄ отсутствовал. Вниз по профилю ТЗ практически всегда происходило увеличение концентрации CH₄, исключение составил сентябрь. На примере этих лет проявилась частичная зависимость концентрации CH₄ от погодных условий отдельных месяцев.

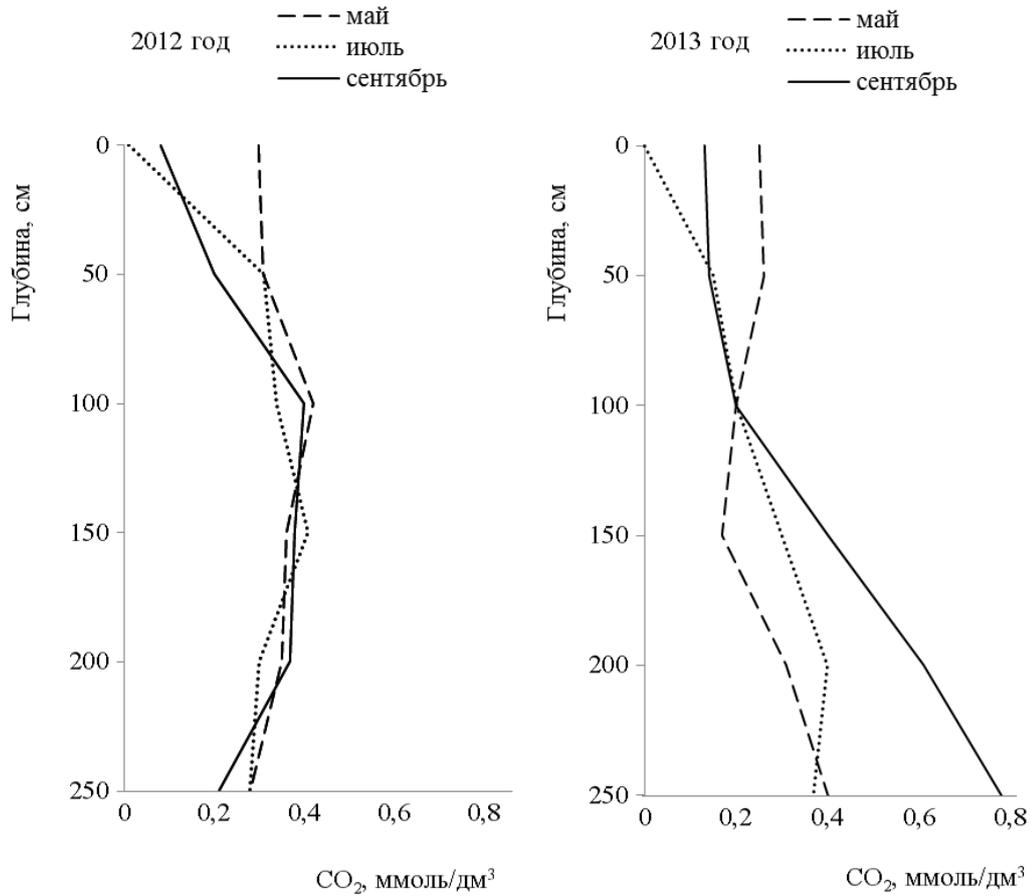


Рис. 6. Динамика концентрации CO₂ в торфяной залежи (болото Таган)

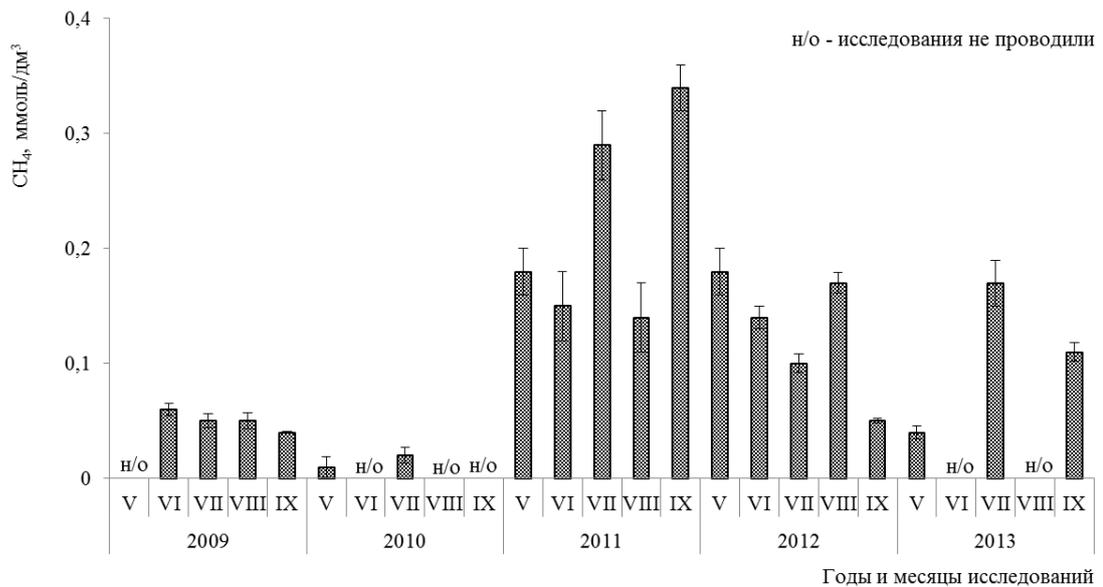


Рис. 7. Динамика концентрации CH₄ на протяжении теплого периода года за ряд лет (болото Таган)

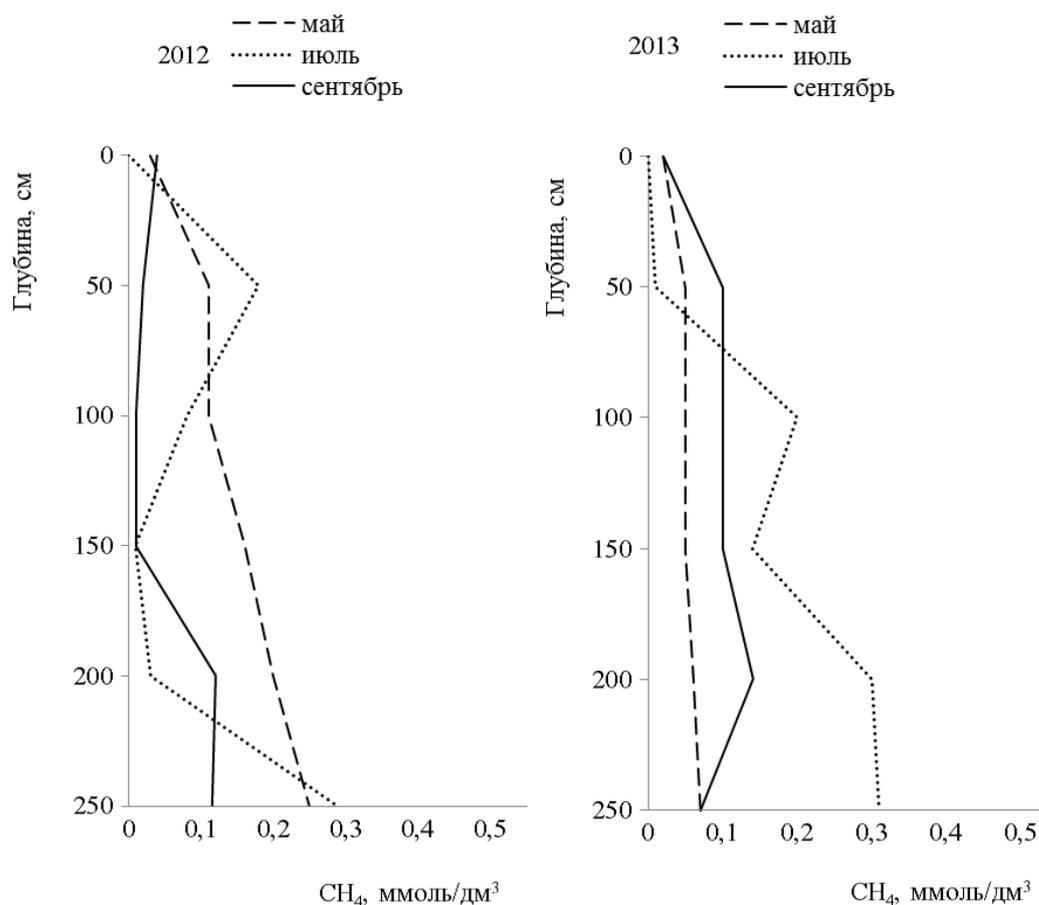


Рис. 8. Динамика концентрации CH_4 в торфяной залежи (болото Таган)

Эмиссия и поток парниковых газов. Активность эмиссии парниковых газов из болота Таган изучали за два года – 2011 и 2012, последний год – более сухой (ГТК соответственно 1,4 и 1,1) (табл. 3).

Динамика эмиссии CO_2 (болото Таган)

Таблица 3

Месяц ГТК/год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Суммарный поток, г С/м ² ×год
	мг CO_2 /(м ² ×час)					
1,4/2011	73,8	64,6	102,0	56,1	89,1	77,3
1,1/2012	72,3	29,4	14,5	16,2	129,2	52,4

Эмиссия CO_2 в ТЗ изменялась от 14,5 до 129,2 мг С/(м²×час), в то время как концентрация CO_2 по профилю ТЗ в целом характеризовалась невысокими значениями. Поэтому можно предположить, что величина эмиссии CO_2 из болота не определяется концентрацией CO_2 в ТЗ. Отчасти это можно объяснить тем, что газы, образующиеся внутри залежи, могут распространяться в ней в различных направлениях, в том числе уходить вглубь и депонироваться в ней в составе сплошной воздушной фазы, а также в растворенном и адсорбированном виде (Смагин, 2007). По всей вероятности, влияние оказывают и другие

неучтенные факторы, например, микробиологические процессы. Например, рассчитанные матрицы корреляций эмиссии парниковых газов с показателями микробного сообщества в ТЗ показали связь эмиссии CO_2 с длиной грибного мицелия на глубине 0–25, 25–50 и 100–125 см ($r=0,80$ – $0,96$). А также с численностью спор грибов в слое 250–275 см ($r=0,72$).

В условиях 2012 года значения эмиссии CO_2 из болота Таган были существенно ниже по сравнению с 2011 годом за исключением мая (когда они были одинаковыми) и сентября, в который отмечалось превышение эмиссии по сравнению с 2011 годом в 1,5 раза. Возможно выпадение осадков после сухого периода стимулировало протекание биохимических процессов в ТЗ, в результате которых величина эмиссии CO_2 увеличилась до 129,2 мг С/(м²×час). В погодных условиях более влажного месяца активность эмиссии CO_2 в ТЗ была выше, что особенно проявилось в июле. В сентябре также отмечались высокие значения эмиссии на фоне невысоких ГТК. В этот период температура воздуха понижалась, но благодаря высокой теплоемкости торфов в глубине залежи температура была выше, чем на поверхности. Проведенные наблюдения за эмиссией CO_2 с болота Таган показали, что поток углерода в среднем за теплый период изменялся в пределах 52,4–77,3 г С/(м²×год).

Выше нами отмечалось, что концентрация CH_4 в ТЗ болота Таган увеличивалась ближе к подстилающей породе. Причина повышенного биосинтеза CH_4 на глубине заключалась во внешних условиях, а также в структуре ТЗ. Водно-физические свойства ТЗ в свою очередь зависят от структуры скелета растений-торфообразователей и резким ее изменением по глубине. В результате болота, подстилаемые разными минеральными породами, характеризуются и разным водным режимом на протяжении формирования ТЗ и, соответственно, разным ботаническим составом торфов, слагающих ТЗ. Подстилающие илистые глины на болоте Самара затрудняли водообмен с грунтовыми водами. Отсюда степень увлажнения ТЗ была высокой и сформировался топяной подтип залежи с наличием травяно-гипновых торфов. В то время как подстилающие породы легкого механического состава на болоте Таган обеспечили образование лесотопяного подтипа ТЗ с преобладанием древесно-травяных торфов. Эти свойства эвтрофных болот оказали влияние на формирование в них газового режима. Благоприятные водно-физические свойства, менее кислая среда низинных торфов в придонном слое и высокая степень деструкции их ОВ способствовали активному проявлению метаногенеза. В результате в профиле залежи возникали условия, при которых выделение CH_4 характеризовалось разной интенсивностью эмиссии или даже отмечалось его поглощение. Динамику эмиссии CH_4 рассмотрим в те же годы, что выше для эмиссии CO_2 (табл. 4).

Таблица 4

Динамика эмиссии CH_4 , (болото Таган)

Месяц ГТК/год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Суммарный поток, г С/м ² ×год
	мг CH_4 /(м ² ×час)					
1,4/2011	5,1	4,7	4,2	2,0	1,6	3,5
1,1/2012	11,4	5,9	0,1	5,9	0,9	4,9

Пределы изменения эмиссии CH_4 в ТЗ были равны 0,1–11,4 мг С/(м²×час) за 2 года. В более влажный год больше выделялось CH_4 в мае – июле (ГТК соответственно 1,1, 0,8 и 3,5), а в более сухой 2012 год по его динамике особо выделялся май (эмиссия CH_4 в 2 раза превышала значение эмиссии в 2011 году при ГТК 1,0), июнь и август (ГТК соответственно 0,5 и 1,6). И практически эмиссия CH_4 отсутствовала в июле (ГТК 0,4) и была небольшой – в сентябре при ГТК 2,2. Таким образом, эмиссия CH_4 в болоте была чаще небольшой (до 10 мг С/(м²×час) и потоки CH_4 за период исследования изменялись в среднем в пределах от

3,5 до 4,9 г C/(м²×год). Близкие значения эмиссии CH₄ в эвтрофных болотах были получены и другими авторами (Svensson, Rosswall, 1984; Aselman, Crutsen, 1989; Паников и др., 1993).

Нашими исследованиями ранее (Инишева, 2020) было показано, что образование парниковых газов контролируется микробным сообществом, что и явилось причиной проявляющихся связей между концентрацией CH₄ в ТЗ болота Таган и его эмиссией (рис. 9).

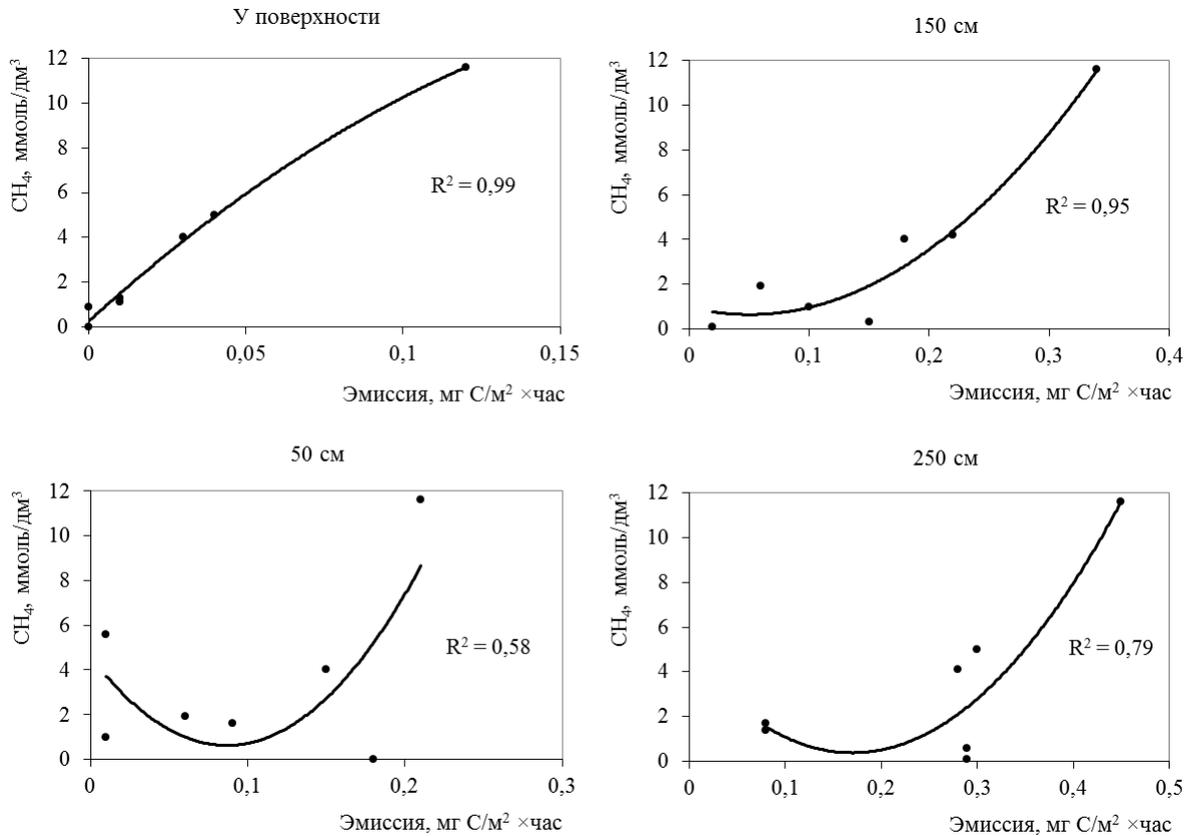


Рис. 9. Зависимость эмиссии метана от его концентрации в торфяной залежи (болото Таган)

Таким образом, проведенный анализ по динамике парниковых газов и их эмиссии в эвтрофном болоте Таган показал, что в разные по погодным условиям годы в ТЗ формировалась невысокая концентрация газов CO₂ и CH₄. Эмиссия парниковых газов, рассмотренная в динамике многолетних периодов, различных по погодным условиям, характеризовалась невысокими значениями, не превышающими аналогичные показатели других исследователей, выполненные часто при разовых измерениях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За многолетний период, в которые входили годы с разными погодными условиями, определены концентрации газов и эмиссия парниковых газов эвтрофных болот Таган (подстилающие породы - пески и супеси) и Самара (подстилающие породы - илстая темно-серая гумусированная глина с содержанием раковин пресноводных моллюсков). Показано, что значительная роль в динамике газового режима принадлежит стратиграфии торфяной залежи, сформированной биогенным формой миграции элементов от подстилающих пород, а также погодным условиям отдельных месяцев, и последствием предыдущих погодных условий. Важно отметить тот факт, что в экстремальных значениях размах варьирования большинства показателей газового режима меньше, но одновременно выше в количественном отношении в ТЗ болота Самара. В болоте Таган эти показатели характеризуются большим интервалом варьирования, а для метана характерны очень низкие минимальные значения. Это

позволяет сделать вывод о лучшей разгрузке газов в ТЗ, подстилаемой грунтами легкого механического состава.

Так в торфяной залежи болота Самара пределы концентрации газов были равны по CO_2 0,9–1,8 ммоль/дм³, по CH_4 – 0,23–0,29 ммоль/дм³, в болоте Таган – соответственно 0,12–1,2 и 0,02–0,33 ммоль/дм³. Эмиссия CO_2 в торфяной залежи болота Самара изменялась в пределах от 22,0 до 260,3 мг CO_2 /(м²×час), потоки – 32,4–115,2 г CO_2 /(м²×год), эмиссия CH_4 была равна в экстремальных величинах 2,8–9,7 мг CH_4 /(м²×час) и потоки 12,4–16,5 г CH_4 /(м²×год). В торфяной залежи болота Таган экстремальные значения эмиссии за многолетний период были по CO_2 – 14,5–129,2 мг CO_2 /(м²×час) и потоки 52,4–77,3 г CO_2 /(м²×год); по CH_4 соответственно 0,1–11,4 мг CH_4 /(м²×час) и потоки 3,5–4,9 г CH_4 /(м²×год).

Проведенные исследования показали, что разные погодные условия лет исследования не являются определяющим фактором динамики газового режима в ТЗ эвтрофного генезиса. Значительная роль в его динамике принадлежит сочетанию погодных условий отдельных месяцев, стратиграфии залежи, свойства которой определяются, в том числе и составом подстилающих пород.

Работа выполнена при поддержке Минобрнауки (госзадание ТГПУ № 5.7004.2017/БЧ).

Список литературы

- Бахнов В. К. Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса. – Новосибирск: Наука, 1986. – 193 с.
- Будыко М. И. Изменения климата. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 280 с.
- Васильев С. В. Скорость торфонакопления в Западной Сибири // Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. – С. 56–59.
- Глаголев М. В., Сабреков А. Ф., Казанцев В. С. Физико-химия и биология торфа. Измерение газообмена на границе почва – атмосфера. – Томск: ТГПУ, 2010. – 96 с.
- Инишева Л. И. Закономерности функционирования болотных экосистем в условиях воздействия природных и антропогенных факторов. – Томск: Издательство ТГПУ, 2020. – 482 с.
- Кузнецова А. И., Лукина Н. В., Горнова А. В., Горнова М. В., Тихонова Е. В., Смирнова В. Э., Данилова М. А., Тебенькова Д. Н., Браславская Т. Ю., Кузнецов В. А., Ткаченко Ю. Н., Геникова Н. В. Запасы углерода в песчаных почвах сосновых лесов на западе России // Почвоведение. – 2020. – № 8. – С. 959–969.
- Курьина И. В., Веретенникова Е. Э., Ильина А. А. Отражение климатических изменений в голоцене в свойствах торфяной залежи низинного болота на юге Западной Сибири по данным комплексного палеоэкологического исследования. Материалы Международной конференции по измерениям, моделированию и информационным системам для изучения окружающей среды «EnvironGIS» 2016. – Томск: ИМКЭС СО РАН, 2016. – С. 161–163.
- Макаров Б. Н. Методы изучения газового режима почв // Методы стационарного изучения почв. – М.: Наука, 1977. – С. 55–87.
- Методические указания по расчетам стока с неосушенных и осушенных болот. – Санкт-Петербург: Петербургский модный базар, 2011. – 150 с.
- Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – Вып. 8. – 360 с.
- Паников Н. С., Титлянова А. А., Палеева М. В., Семенов А. М., Миронычева-Токарева Н. П., Макаров В. П., Дубинин Е. В., Ефремов С. П. Эмиссия метана из болот юга Западной Сибири // Доклады академии наук. – 1993. – Т. 330, № 3. – С. 388–390.
- Смагин А. В. Газовая функция почв. – М.: Изд-во МГУ им. Ломоносова, 2005. – 301 с.
- Смагин А. В. Почвенно-гидрофизическое обеспечение исследований газовой функции западносибирских болот в связи с проблемой парникового эффекта // Экологический Вестник Северного Кавказа. – 2007. – Т. 3. – № 3. – С. 46–58.
- Aselman I., Crutten P. J. Freshwater wetlands and rice paddies, their net primary productivity, seasonality and possible methane emission // Journal of Atmospheric Chemistry. – 1989. – N 8. – P. 307–315.
- Bridges E. M., Batjes N. H. Soil gaseous emissions and global climate change // Geography. – 1996. – 81 (2). – P. 155–169.
- Glagolev M. V., Smagin A. V., Lebedev V. S., Shnyrev N. A., Nozhevnikova A. N. Generation, mass-transfer and transformation of methane in peatland (on example of Bacharskoe wetland) // International Field Symposium West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: past and present. – Noyabrsk, 2001. – P. 79–81.
- Steinmann Ph., Shotyck W. Sampling anoxic pore water in peatlands using "peepers" for in situ-filtration // Fresenius Journal of Analytical Chemistry. – 1996. – 354. – P. 709–713. <https://doi.org/10.1007/s0021663540709>
- Svensson B. N., Rosswall T. In situ methane production from acid peat in plant: Communities with different moisture regime in subarctic mire // Oikos. – 1984. – Vol. 43. – P. 389–394.

Inisheva L. I., Sergeeva M. A., Smirnov O. N., Burchovich S. A. Gas regime of eutrophic bogs on moraine loam and sandy bedrock of Western Siberia // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 20–33.

The paper presents the results of long-term monitoring of gas regime and greenhouse gas emissions of eutrophic bogs: Samara (bedrock – muddy dark gray humus clay with containing freshwater mollusk shells) and Tagan (the bedrock – sand and sandy loam). The limits of gas concentration were 0.9–1.8 mmol/dm³ for CO₂ and 0.23–0.29 mmol/dm³ for CH₄ in the Samara peat deposit and 0.12–1.2 and 0.02–0.33 mmol/dm³, respectively, in the Tagan bog. In the peat deposit of the Samara bog, the emission of CO₂ varied from 22.0 to 260.3 mg CO₂/(m²×h) and the fluxes were 32.4–115.2 g C/(m²×year), while the emission of CH₄ was 2.8–9.7 mg CH₄/(m²×h) and fluxes 12.4–16.5 g C/(m²×year). In the peat deposit of the Tagan bog, the long-term emission extreme values for CO₂ were 14.5–129.2 mg CO₂/(m²×h) and fluxes 52.4–77.3 g C/(m²×year); for CH₄, 0.1–11.4 mg CH₄/(m²×h) and fluxes 3.5–4.9 g C/(m²×year), respectively. Studies have shown that different weather conditions are not a determining factor of the dynamics of the gas regime in eutrophic peat deposits. The combination of weather conditions in particular months together with consequences of previous weather conditions, the stratigraphy of the deposit, and composition of the basal rocks have a significant role in this process. In the Tagan bog, the gas regime and emission parameters are characterized by a large range of variation, and methane is supposed to have very low minimum values. The authors come to conclusion that the best discharge of gases is in the peat deposits, underlain by soils of light mechanical composition. The article gives average and extreme values of the gas regime parameters. Moreover, the research found the correlation of CO₂ and CH₄ emissions with other regimes in peat deposits.

Key words: gas regime, emission, carbon dioxide, methane, eutrophic bogs, Western Siberia.

Поступила в редакцию 15.08.22

Принята к печати 08.11.22

УДК 635.9: 582.892: 631.529 (477.75)

К истории селекции культиваров плюща. I

Ена А. В., Ена Я. А.

*Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
an.yena@gmail.com, yaroslavyena2005@gmail.com*

В отличие от большинства других культивируемых растений, которые подвергаются целенаправленной гибридизации, селекция плющей (*Hedera* L.) связана с выявлением, отбором и закреплением спонтанных вегетативных мутаций – спортов. Вегетативные, или соматические мутации возникают весьма редко, примерно у половины сортов плюща при отсутствии обрезки – не чаще одного раза в десятилетие. Кроме оригинальных мутаций, которые в дальнейшем могут стать новыми сортами, возникают реверсии, или обратные мутации, с признаками предковых сортов, а также повторные мутации, в результате которых дублируются признаки дочерних сортов. Авторами изучены обратные и повторные мутации ряда культиваров плюща обыкновенного (*Hedera helix* L.) с целью установить неизвестные ранее их предковые культивары. В результате сравнительно-морфологических исследований соответствующих спортов было достоверно установлено, что культивар 'Very Merry' (описан в 1995 году) произошёл от сорта 'Spinosa' (описан в 1974 году), культивар 'Icicle' (описан в 2007 году) – от 'Milky Way' (описан в 1996 году), культивар 'Diana's Pleasure' (описан в 1999 году) – от 'Hester' (описан в 1994 году). Полученные данные вносят вклад в историю селекции культиваров плюща, изобилующую пробелами, а также позволяют обогатить представления об изменениях признаков, происходящих при спортообразовании у плющей и, более того, расширить возможности исследований закономерностей эволюционного морфогенеза при искусственном отборе.

Ключевые слова: *Hedera*, спорт, сорт, обратная мутация, повторная мутация.

ВВЕДЕНИЕ

Селекционная работа в роде плющ (*Hedera* L.) ведётся сугубо путём выявления, отбора и закрепления вегетативных мутаций – спортов. В отличие от других культивируемых растений, подвергаемых целенаправленной гибридизации, в случае с плющом мы имеем дело с исторической последовательностью спонтанных мутаций. Такие мутации наблюдаются редко и примерно у половины сортов плюща обыкновенного (*Hedera helix* L.) при отсутствии обрезки могут возникать не чаще одного раза в 10 лет (Ена, 2022а).

Спорты, появляющиеся у плюща, можно разделить на три категории. Во-первых, это новые спорты, у которых обнаруживаются один или более прежде не наблюдавшихся признаков. Такие спорты после процедуры проверки на отличие, однородность и стабильность могут стать новыми сортами. Во-вторых, некоторые спорты демонстрируют возврат к морфологии материнского сорта; подобные случаи называются реверсией. В-третьих, имеются случаи повторного возникновения уже известных комбинаций признаков, которые были отмечены у дочернего сорта и соответствующим образом описаны или зарегистрированы. В двух последних случаях становится возможным установить не известное ранее название предкового сорта (Ена, 2020б).

К сожалению, история таксономии культиваров плюща имеет крупные пробелы, связанные с колебаниями общественного и профессионального интереса к данной культуре, недостатком научной документации по сортоиспытанию, а также дефицитом литературы по данному вопросу. Во многих случаях происхождение сортов плюща установлено неточно или неизвестно.

Цель работы – установить происхождение некоторых культиваров *H. helix* путём изучения спонтанных возвратных и повторных вегетативных мутаций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Базой для исследований послужила принадлежащая авторам коллекция плющей «Hederena» (г. Симферополь). За некоторыми исключениями, растения выращиваются в открытом грунте. На протяжении ряда лет авторами изучались появлявшиеся у сортов плюща вегетативные мутации, которые тщательно сравнивались по морфологическим признакам с другими сортами коллекции, а также с описаниями и изображениями в релевантной литературе. В частности, квалификация сортов как обратных или повторных основывалась на точных исторических данных, касающихся описания либо регистрации сортов (McAllister, Marshall, 2017; Informationen..., 2018; Hatch, 2022). Морфологические описания листовой пластинки базируются на классической терминологии (Фёдоров, Кирпичников, Артюшенко, 1956), тип пёстролистности определялся по методике проведения экспертизы сортов плюща (Сна, 2016).

Квалифицируя обратные и повторные сорта как идентичные уже существующим сортам, мы опирались на ст. 2.20 Международного Кодекса номенклатуры культивируемых растений (Brickell et al., 2016), в которой говорится: «При рассмотрении вопроса о принадлежности двух или более растений к одному или разным сортам их происхождение не имеет значения».

Все фотографии сделаны авторами статьи в коллекции «Hederena».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей статье приводятся результаты морфологического анализа сортов у трёх сортов *Hedera helix* L. Мы сосредоточили внимание на тех сортах, которые в точности повторяли морфологические признаки уже известных культиваров.

'Very Merry' – миниатюрный кустообразный культивар с продолговатыми листьями до 2–3 см длиной, выращиваемый в нашей коллекции с 2014 года (рис. 1b). В открытом грунте у особей наблюдается тенденция к увеличению размеров листовой пластинки при сохранении ортотропного роста побегов и кустовидной архитектоники особей. Часть побегов с наиболее отличающимися крупными листьями была укоренена и высажена отдельно. Морфологические изменения оказались хорошо выраженными и стабильными. Они позволили определить, что данный сорт имеет реверсивную природу и полностью отвечает диагностическим признакам сорта 'Spinosa' (рис. 1a). В частности, к таким признакам относятся относительно крупные (у наших особей до 6,5×7,5 см), яйцевидные, неглубоко трёхлопастные, слегка пузырчатые листовые пластинки с усечённо-сердцевидным основанием, тупыми верхушками долей, а также преимущественно ортотропное нарастание побегов. Первое описание 'Spinosa' было сделано в 1974 году, 'Very Merry' – в 1995 году, причём первый сорт до сих пор рассматривался только как вероятный предок второго (McAllister, Marshall, 2017).

'Milky Way' известен с 1996 года, в нашей коллекции выращивается с 2012 года (рис. 2a). Его небольшие трех-пятилопастные листья не превышают 3–4 см в длину, характеризуются острой или притуплённой верхушкой лопастей и слабо сердцевидным основанием. Особенностью этого сорта является редкий тип суффузной пёстролистности, когда вдоль средней жилки и главным образом по средней лопасти неравномерно размыто полупрозрачное молочно-белое пятно. В 2019 году на особи 'Milky Way' мы выявили сорт с отклонениями по форме и окраске листовой пластинки. Листья этого сорта варьируют от цельных ланцетных до узкояйцевидно-трёхлопастных и почти копьевидных с очень длинной средней и одной-двумя маленькими боковыми долями, с широким белым краем (маргинальная пёстролистность) и неравномерно окрашенным, преимущественно бледно-

зелёным белёсым центром. Подобный набор признаков в точности соответствует сорту 'Icicle' (рис. 2b), происхождение которого ранее не было известно. В частности, при первоописании 'Icicle' в 2007 году специально обращалось внимание на особенность зелёного пятна: «washed with white» (Windle, 2007). Теперь, благодаря повторной мутации, обнаруженной на 'Milky Way', становится совершенно очевидно, что такая особенность 'Icicle' унаследована от предкового культивара с его уникальной суффузной (размытой) пёстролистностью.



Рис. 1. Сорты *Hedera helix*: 'Spinosa' (a), 'Very Merry' (b)

'Hester' – сорт 1994 года с диковинной для ювенильных особей рода *Hedera* удлинённо-ланцетной формой листовой пластинки (рис. 2c). Соотношение её ширины к длине составляет 1:6 см или 1,5:7 см, причём жилкование не пальчатое, а перистое. В отличие от многих других сортов плюща, 'Hester' довольно часто выщепляется, продуцируя побеги с нестабильными асимметричными и нерегулярно пальчаторассечёнными листьями, которые приходится удалять для сохранения сортового стандарта. Наряду с подобными малоценными мутациями неоднократно возникают стабильные, энергично растущие спорты с крупными (9×7 ... 12×10 см) тройчато-раздельными цельнокрайними листьями с глубоко сердцевидным основанием и оттянутыми верхушками широко распротёртых треугольных долей. Нами установлено, что, судя по признакам (Informationen..., 2018), мы имеем дело с мутацией, описанной в 1999 году как сорт 'Diana's Pleasure' (рис. 2c). К сожалению, в последующем данный культивар исчез на рынке и был утерян из коллекций в США и Европе, а в отсутствие живых образцов его стали смешивать с другими сортами, такими, как 'Diana' и 'Big Shot' (McAllister, Marshall, 2017; Informationen..., 2018; Hatch, 2022). Тем не менее, морфологическая и таксономическая определённости 'Diana's Pleasure' при внимательном изучении описаний и изображений становится очевидной. В частности, 'Big Shot' принадлежит к другому виду – *H. hibernica* (G.Kirchn.) Bean, а настоящая 'Diana' отличается



Рис. 2. Сорты *Hedera helix*

a – 'Milky Way', *b* – 'Icicle' *c* – 'Hester' (вверху), 'Diana's Pleasure' (внизу).

яйцевидными редкозубчатыми листьями. Мы также консультировались с крупным американским специалистом по сортам декоративных культур Лоуренсом Хатчем, который поддержал наше решение по идентификации данной повторной мутации 'Hester' как 'Diana's Pleasure'.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате сравнительно-морфологических исследований возвратных и повторных мутаций стало возможным впервые точно установить предковые сорта у трёх культиваров *H. helix*: 'Spinosa' – у 'Very Merry', 'Milky Way' – у 'Icicle', 'Hester' – у 'Diana's Pleasure'. Это позволило не просто восстановить отсутствующие страницы истории селекции и сортоизучения плюща, но также обогатить наши представления об изменениях признаков, происходящих при спортообразовании у плющей и, более того, расширить возможности исследований закономерностей эволюционного морфогенеза при искусственном отборе.

Список литературы

Ена А. В. Методика проведения экспертизы сортов плюща звичайного (*Hedera helix* L.) на відмінність, однорідність і стабільність // Методика проведення експертизи сортів рослин групи декоративних на відмінність, однорідність і стабільність. – Міністерство аграрної політики та продовольства України. Український інститут експертизи сортів рослин, 2016. – С. 798–810.

Ена А. В. Новый сорт *Hedera helix* 'Peregreenus' и некоторые особенности спортообразования у плюща // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2022а. – Т. 163, №2. – С. 36–44.

Ена А. В. Анагенез при искусственном отборе: история сортов плюща // Эмбриология, генетика и биотехнология: Материалы VI Международной Школы-конференции для молодых учёных. Крым (Ялта, 19–23 сентября 2022 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2022б. – С. 12–14.

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

Brickell C. D. et al. (eds). International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ninth edition // Scripta Horticulturae. – 2016. – N 18. – xvii + 190 p.

Hatch L. C. The IvyFile. – Cultivar.org. New Ornamentals Society, Raleigh, North Carolina. – 2022. // www.cultivar.org. – Accessed 07.10.2022.

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.

Windle R. A. *Hedera helix* 'Icicle' (V, M) // Ivy Journal. – 2007. – Vol. 33. – P. 15–17.

Yena A. V., Yena Ya. A. The history of selection of ivy cultivars. I. // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 34–38.

Unlike most other cultivated plants that undergo targeted hybridization, the selection of ivy (*Hedera* L.) is associated with the revealing, sampling, and fixing spontaneous vegetative mutations called sports. Vegetative, or somatic mutations occur rather rarely – not more often than once a decade in about half of the ivy varieties in case of absence of pruning. In addition to original mutations, which can later become new cultivars, there are reversions, or back mutations, with traits of ancestral cultivars. Besides, there are repeated mutations, which result in duplication of traits of existing cultivars. The authors studied reverse and repeated mutations of a number of common ivy cultivars (*Hedera helix* L.) in order to find out their previously unknown ancestral cultivars. As a result of comparative morphological studies of the respective sports, it was found out that the cultivar 'Very Merry' (described in 1995) originated from the cultivar 'Spinosa' (described in 1974), the cultivar 'Icicle' (described in 2007) – from 'Milky Way' (described in 1996), the cultivar 'Diana's Pleasure' (described in 1999) – from 'Hester' (described in 1994). The data obtained contribute to the history of ivy cultivar selection, which has plenty lacunae, and also enrich ideas about changes in traits that occur during sports formation in ivy. Moreover, the results of the research expand the possibilities for studying the patterns of evolutionary morphogenesis under artificial selection.

Key words: Hedera, sport, cultivar, reverse mutation, repeated mutation.

Поступила в редакцію 10.09.22

Принята к печати 14.10.22

УДК 581.5:502.75 (477.75)

Степные экосистемы Феодосийского низкогорья: что мы теряем

Миронова Л. П.¹, Нухимовская Ю. Д.²

¹ Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
ludamir2015@mail.ru

² Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
Москва, Россия
dr.nukhimovskaya@yandex.ru

В статье обосновывается необходимость сохранения холмов Феодосийского низкогорья (грядового мелкогорья) как типичных элементов мало нарушенных ландшафтов Юго-Восточного Крыма, флористического и фитоценологического разнообразия их степных экосистем, а также поддержания экологической стабильности в регионе. Природная ценность холмов раскрыта на примере степной экосистемы холма Малая Малка (площадью около 7 га), расположенного на территории пгт Коктебель Феодосийского городского округа, в непосредственной близости (1,5 км) от Карадагского природного заповедника. Дана оценка состояния почвенно-растительного покрова холма и экологической ситуации на его склонах до и после начала строительных работ. Склоны холма до начала его застройки на 79 % были покрыты фрагментами целинных степных и нагорно-ксерофитных сообществ разных типов; нарушенные и вторичные растительные сообщества занимали около 21 % территории. Сравнение некоторых показателей флористического разнообразия холма и ряда изученных ранее степных природных комплексов Феодосийского низкогорья свидетельствует о чрезвычайно высоком флористическом и ценологическом богатстве холма, с которым тесно связано разнообразие фауны беспозвоночных животных. Флора холма представлена более чем 273 видами сосудистых растений из 38 семейств, в числе которых 39 видов имеют различные статусы охраны. В Красную книгу Российской Федерации (2008) включено 7 видов, в Красную книгу Республики Крым (2015) – 20, 6 видов – эндемики Крыма, 3 из них особо охраняемые. Экосистема холма Малая Малка выполняет и другие важные функции: средообразующую, средозащитную, санитарно-гигиеническую, ресурсную, познавательную, природно-рекреационную. Наряду с другими степными экосистемами Феодосийского низкогорья, ее следует рассматривать в качестве элемента локальной экологической сети Юго-Восточного Крыма с высоким биоразнообразием, который необходим для обмена генофондом между популяциями разных представителей биоты с близлежащими природными территориями, в особенности Карадагского природного заповедника. Обосновывается необходимость сохранения холма Малая Малка и подобных ему природных объектов региона в качестве ООПТ и зеленых зон населенных пунктов.

Ключевые слова: Юго-Восточный Крым, Феодосийское низкогорье, холм Малая Малка, степная экосистема, растительность, флора, сосудистые растения, редкие виды, животные, Красные книги РФ и Республики Крым, особо охраняемые природные территории, экологическая стабильность, правовые аспекты охраны.

ВВЕДЕНИЕ

Степи – не только самый нарушенный, но и один из наименее юридически защищённых биомов нашей страны (а равно и мира). В европейской части России целые типы степных экосистем, как например луговые и настоящие богаторазнотравные степи, уничтожены более чем на 90 % своей исходной площади (Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации, 2014). Федеральные и региональные особо охраняемые природные территории (ООПТ) в России ориентировочно охватывают от 4,3 % до 7,7 % общей площади степного биома (но не площади собственно степей в ООПТ) (Смелянский, Титова, 2018). В степной зоне, согласно Н. Ф. Реймерсу и Ф. Р. Штильмарку (1978), необходимо сохранять до (20) 35–40 % естественных экосистем. Заповедные участки степей Крыма в настоящее время занимают не более 0,4 % всех ООПТ, что соответствует менее 0,2 % площади полуострова (Боков и др., 2003). Значительное число уникальных степных природных комплексов Крыма, обладающих высоким биоразнообразием, не имеет

никакого статуса охраны, постепенно деградирует или полностью уничтожается (Миронова, 2020а, 2020б).

В Юго-Восточном Крыму (ЮВК) степные экосистемы до недавнего времени относительно хорошо сохранялись на склонах холмов и невысоких хребтов так называемого Феодосийского низкогорья (грядового мелкогорья) (Ена и др., 2004). В нашем понимании эта территория охватывает земли от восточной и северо-восточной границы горного массива Карадаг по побережью до хр. Тепе-Оба, включая Енишарские горы (хр. Биюк-Енишар и Кучук-Енишар) с Тихой бухтой и вглубь полуострова до хребта Узунсырт, а также холм Малая Малка в пгт Коктебель (рис. 1).

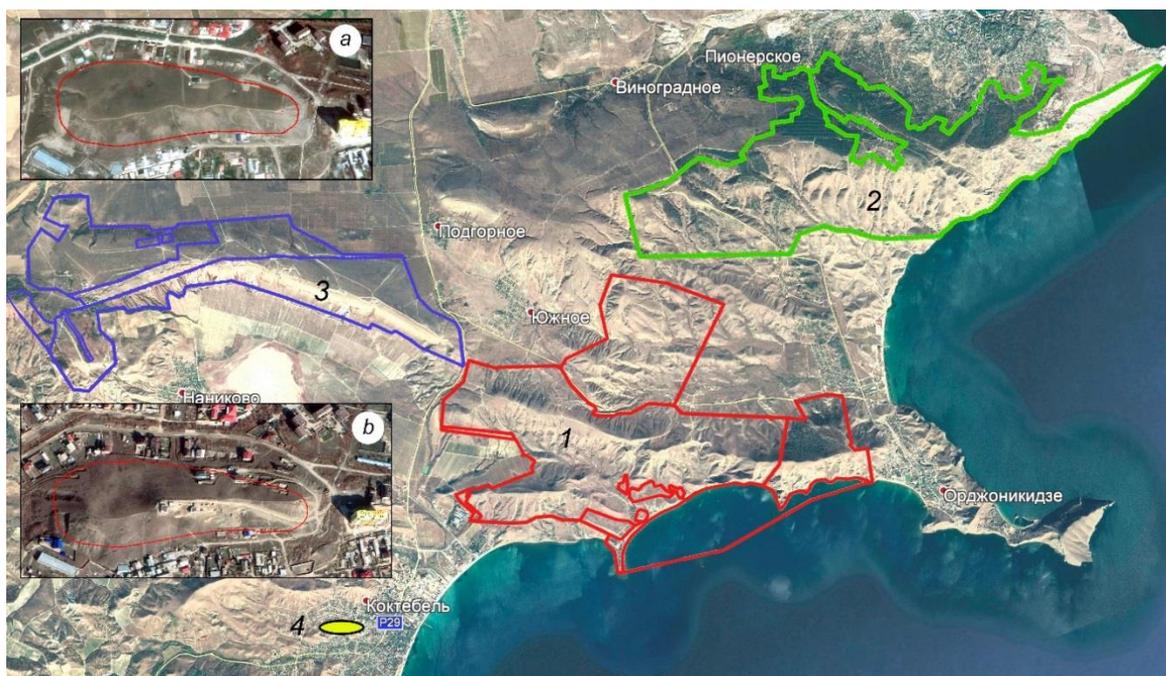


Рис. 1. Спутниковый снимок (Google) Феодосийского степного низкогорья с указанием границ ООПТ и зонирования в их пределах (Публичная Кадастровая карта Российской Федерации)

Условные обозначения: 1 – Енишарские горы (хр. Биюк-Енишар и Кучук-Енишар с Тихой бухтой – ландшафтно-рекреационный парк «Тихая бухта»); 2 – хр. Тепе-Оба с мысом Ильи (природный парк «Горный массив Тепе-Оба»); 3 – хр. Узунсырт с Баракольской котловиной и озером Бараколь (природный парк «Воздухоплавательный комплекс «Узун-Сырт, г. Климентьева»); 4 – холм Малая Малка. На врезке *a* показан холм Малая Малка до 2018 года с выделенной зеленой линией вершиной и территорией в верхней части склонов, где строительство нерентабельно и недопустимо. На врезке *b* – холм Малая Малка в 2021 году с повреждением почвенно-растительного покрова застройкой.

Преобразование природных экосистем ЮВК в антропогенно модифицированные и искусственные ныне особенно интенсивно происходит в прибрежных курортных районах, в основном в процессе их застройки, нередко беспорядочной и бессистемной. Осваивают даже труднодоступные и малопригодные для размещения жилья участки на склонах холмов и низких хребтов. Этот процесс неизбежно сопровождается изменением форм рельефа, гидрологических, геохимических характеристик ландшафта и микроклиматических параметров, уничтожением или превращением во вторичные растительных сообществ и, как следствие, изменением или утратой среды обитания животных.

Изучение растительного покрова ЮВК, включая степи Феодосийского мелкогорья, с целью определения их значимости в сохранении, прежде всего флористического и фитоценотического разнообразия, поддержания стабильной экологической ситуации в

регионе, начато нами еще в 1979 году и продолжается по настоящее время (Миронова, 2019). Холм Малая Малка, как типичный компонент ландшафта Феодосийского мелкогорья, расположен в пределах населенного пункта пгт Коктебель. По всей его территории администрацией поселка еще при вхождении Крыма в состав Украины были выделены земельные участки под коттеджное строительство. Перспектива уничтожения холма застройкой вызвала протест местных жителей, желавших сохранить этот природный объект в естественном состоянии, поскольку иных общедоступных аналогичных зеленых территорий в пределах этого курортного поселения практически не осталось.

По запросу Отдела экологического надзора Феодосии и Кировского района, Управления экологического надзора Восточно-Крымского региона Министерства экологии и природных ресурсов РК и общественности посёлка, сотрудниками отдела биоразнообразия и экологического мониторинга государственного бюджетного учреждения науки «Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН» в феврале 2018 года проведена независимая экологическая экспертиза. Ее результаты послужили толчком для начала плановых исследований экосистемы холма Малая Малка, расположенного в непосредственной близости от Карадагского природного заповедника – единственного научного центра ЮВК. Экосистема холма, как и другие близлежащие охраняемые и неохраняемые естественные природные комплексы, входит в сферу его научных и природоохранных, то есть государственных, интересов, поэтому включена в зону комплексного экологического мониторинга ЮВК. Сотрудниками отдела проводится изучение состояния почвенно-растительного покрова и экологической ситуации на его склонах.

Цель работы – на примере холма Малая Малка установить роль степных экосистем холмов в сохранении ландшафтного и растительного разнообразия Феодосийского низкогорья, в поддержании экологической стабильности в регионе; определить пути и возможности сохранения подобных степных экосистем в пределах населенных пунктов Юго-Восточного Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – покрытый степной растительностью холм Малая Малка общей площадью около 7 га, расположенный в северо-западной части пгт Коктебель Феодосийского городского округа Республики Крым (РК) на 1,5 км севернее границы Карадагского природного заповедника. Холм вытянут с северо-запада на юго-восток и имеет координаты 44°37'49.69" с. ш. и 35°14' 18.82" в. д. (рис. 2).

Район расположения холма входит в область крымских грядово-средневысотных ландшафтов, являясь элементом Феодосийского низкогорного, фриганного, кустарниково-степного ландшафта (Ена и др., 2004). В геоморфологическом отношении холм Малая Малка – фрагмент ступенчато-склонового эрозионного овражно-балочного Феодосийского низкогорья – типичной здесь формы мезорельефа (Муратов, 1937) (рис. 3).

Холм Малая Малка представляет собой сглаженное к подножью со всех сторон возвышение до 40 м н. у. м. общей площадью 6,83 га с периметром около 1,15 км. Вершина холма пологая, западные и северо-западные склоны крутизной 15–35°, южные – 20–45°, все они расчленены небольшими ложбинами (рис. 4).

В системе ботанико-географического районирования местность, где расположен холм, относится к Судакско-Феодосийскому району Горнокрымского округа Крымско-Новороссийской провинции Эвксинской подобласти Средиземноморья (Дзенс-Литовская, 1950) и занимает пограничное положение между субсредиземноморскими гемиксерофитными лесами, ксерофильными редколесьями и степями.

Полевое флористическое и геоботаническое исследования растительного покрова проводили как до, так и после начала строительства в различные сезоны года с февраля 2018 по май 2022 года традиционным маршрутным методом (Полевая геоботаника, 1964).

Учитывались также методические рекомендации по изучению растительности, редких и исчезающих видов флоры Крыма (Голубев, Косых, 1980; Голубев, Корженевский, 1985).

На участках произрастания редких таксонов определяли состояние и численность их ценопопуляций. При установлении численности популяций редких видов, занимающих площадь более 500 м², в случайном порядке закладывали 30 учетных площадок (размером 1×1 м), в популяциях площадью от 100 до 500 м² – 10 таких площадок. В малочисленных компактных популяциях, занимающих небольшую площадь (менее 100 м²), подсчитывали все разновозрастные особи. Численность вида на учетных площадках



Рис. 2. Холм Малая Малка расположен на территории пгт. Коктебель в 1,5 км от северо-восточной границы Карадагского природного заповедника. Съемка с борта самолёта (4.10.2015) (фото А. В. Миронова)



Рис. 3. Холм Малая Малка – фрагмент ступенчато-склонового эрозионного овражно-балочного Феодосийского низкогорья. Вид с вершины хр. Сюрю-Кая Карадагского горного массива на северо-восток (17.06.2015) (фото А. В. Миронова)



Рис. 4. Восточная часть холма Малая Малка до начала строительства, вид с юга (7.11.2017) (фото С. В. Руденко)

экстраполировали на площадь холма, занятую популяцией данного вида, получая общую ориентировочную его численность, которую оценивали в баллах. Виды растений, сложно определяемые в поле, фотографировали, гербаризировали и определяли в камеральных условиях. Гербарные образцы хранятся в Гербарии Карадагского природного заповедника (РНЕО).

Латинские названия таксонов приведены согласно сводке дикорастущих сосудистых растений Крыма (Ена, 2012). Автор в названии таксона указывается при первом его упоминании. В скобках даны названия, под которыми виды приводились в опубликованных ранее флористических работах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Состояние степной экосистемы холма Малая Малка до начала застройки (ноябрь 2017 г.)

Растительность. Склоны холма до начала застройки на 79 % были покрыты мало нарушенными целинными степными сообществами, которые в пределах посёлка Коктебель практически не сохранились, а в окрестностях, вне ООПТ, существенно нарушены или уничтожены. По видовому составу и структуре степная растительность представлена фрагментами степей разного типа: настоящих, петрофитных, луговых, а на особо каменистых сухих местах – нагорно-ксерофитных сообществ. Нарушенные и вторичные растительные сообщества занимали около 21 % территории.

Особую ценность в растительном покрове холма представляют фрагменты целинной ксерофитной **настоящей степи** с мощной дерниной на хорошо развитых коричневых почвах. Они занимают около 33 % территории и представлены в основном разнотравно-злаково-типчачково-ковыльными ценозами. Среди них наиболее распространены сообщества с доминированием или присутствием четырех плотнодерновинных редких видов рода *Stipa*. Популяции ковыля чрезвычайно чувствительны к различным антропогенным нагрузкам и сокращают свои позиции на всей территории Крыма. Наличие полноценных, разновозрастных, с высокой численностью, популяций ковыля на склонах холма – уникальное явление для региона.

На юго-западном склоне холма и гребне, при каменистости почвы до 10 %, в растительном покрове с общим проективным покрытием травостоя (ОПП) 65–87 % в большинстве сообществ разнотравно-злаково-типчачково-ковыльной настоящей степи доминирует *Stipa pontica* P. Smirn. (*S. poëtica* Klokov) (рис. 5a).



Рис. 5. Настоящая разнотравно-злаково-ковыльная степь на холме Малая Малка
 a – участок на южном предвершинном склоне холма с доминированием *Stipa pontica* (23.05. 2018) (фото Л. П. Мироновой); b – участок в восточной части вершины холма с доминированием *Stipa lessingiana* (3.06. 2017) (фото С. В. Руденко).

На северо-восточном склоне холма увеличивается каменистость почвы, местами до 40 %, уменьшается ОПП травостоя (до 30–65 %). В разнотравно-злаково-ковыльной степи доминирует *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. subsp. *brauneri* Pacz. (*S. brauneri* (Pacz.) Klokov) местами содоминантом является *S. pulcherrima* K. Koch (рис. 5b). Во всех типах степных сообществ произрастает *S. capillata* L. В ряде ценозов в роли субдоминанта выступает *Festuca valesiaca* Gaudin, реже встречается *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. subsp. *pectinatum* (M. Bieb.) Tzvelev.

В структуре сообществ настоящей степи среди многолетнего разнотравья с длительным периодом вегетации обычны и наиболее обильны ксерофильные и мезоксерофильные виды: *Galium xeroticum* (Klokov) Pobed. (*G. biebersteinii* Ehrend.), *Salvia nemorosa* L. subsp. *pseudosylvestris* (Stapf) Bornm. (*S. tesquicola* Klokov et Pobed.), *Eryngium campestre* L., *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) DC., *Inula oculus-christi* L., *Leopoldia comosa* (L.) Parl., *Otites densiflora* (D’Urv.) Grossh. (*Silene densiflora* D’Urv.), *Teucrium polium* L.

С весны до начала лета ценозы настоящей степи имеют облик богаторазнотравно-злаково-ковыльной степи, достигая максимальной декоративности с конца мая до начала июня, то есть в период колошения ковыля (рис. 5b). С конца июля степь впадает в летнюю депрессию вегетации, напоминая по облику бедноразнотравно-злаковую степь, но сохраняет некоторую декоративность и высокие средозащитные функции.

При незначительном нарушении настоящей степи вытаптыванием людьми или выпасом скота формируются мезоксерофитные разнотравно-злаковые сообщества, которые занимают около 9 % территории холма. Эти ценозы имеют видовой состав, схожий с другими вариантами степей, но характеризуются более высокой (на 1 м²) видовой насыщенностью, а ковыли в структуре травостоя играют незначительную роль или вообще отсутствуют.

Петрофитный вариант ксерофитной степной растительности встречается на щебнисто-каменистых участках хорошо прогреваемых склонов со смытыми или слабо развитыми коричневыми почвами, занимая около 21 % территории. В довольно разреженном травостое (ОПП 30–50 %) встречаются типичные степные злаки: *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. et Schult. f., *Poa sterilis* M. Bieb. subsp. *biebersteinii* (H. Pojark.) Tzvelev (*P. sterilis* M. Bieb.) и виды разнотравья, произрастающие и в других степных сообществах.

Характерными компонентами петрофитной степи являются полукустарнички типа *Euphorbia petrophila* C. A. Mey., *Helianthemum canum* (L.) Hornem., *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium*, *Onosma rigida* Ledeb. Интерес представляют крайне редко встречающиеся в растительном покрове холма виды *Astragalus arnacantha* M. Bieb., *A. subuliformis* DC., *Bellevalia speciosa* Woronow ex Grossh. (*B. sarmatica* (Pallas ex Georgi) Woronow) и *Salvia scabiosifolia* Lam. s. l.

Постоянные компоненты в травостое настоящей и петрофитной степи – *Achillea seidlii* J. Presl et C. Presl (*A. pannonica* Scheele), *A. setacea* Waldst. et Kit., *A. nobilis* L., *Allium atroviolaceum* Boiss. (*A. Firmotunicatum* Fomin), *Centaurea salonitana* Vis. (*C. rubriflora* Ilar.), *C. orientalis* L., *Stachys cretica* L., *Convolvulus cantabrica* L., *Inula germanica* L., *Jurinea roegneri* K. Koch (*J. sordida* Stev.), *Linum austriacum* L. subsp. *austriacum*, *L. nervosum* Waldst. et Kit. (*L. aucheri* auct. non Planch.), *L. tenuifolium* L., *Medicago falcata* L. (*M. glandulosa* (Mert. et Koch) David., *M. romanica* Prod.), *Phlomis herba-venti* L. subsp. *pungens* (Willd.) Maire ex De Filippis (*P. taurica* Hartwiss ex Bunge), *Potentilla recta* L. subsp. *recta*, *Reseda lutea* L., *Rumia crithmifolia* (Willd.) Koso-Pol., *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvelev, *Veronica austriaca* L. subsp. *teucrium* (L.) D. A. Webb (*V. teucrium* L.).

Из злаков в травостое настоящей и петрофитной степи с высокой степенью постоянства встречаются *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Melica ciliata* L. subsp. *taurica* (K. Koch) Tzvelev (*Melica taurica* K. Koch), *Poa angustifolia* L., *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Balansa) Holub.

Участки ксеромезофитной **луговой степи** приурочены к развитым черноземовидным луговостепным почвам северного и северо-западного склонов, к ложбинам, к местам с относительно повышенным увлажнением.

Они занимали менее 6 % территории. Эти сообщества имеют более густой травостой (ОПП 60–90 %), состоящий из рыхлодерновинных и корневищных злаков: *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth, *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub, *Elytrigia maeotica* (Procud.) Procud., *Dactylis glomerata* L. subsp. *glomerata* и многолетнего разнотравья: *Bupleurum exaltatum* M. Bieb. (*B. woronowii* Manden.), *Coronilla coronata* L., *Dianthus capitatus* Balb. ex DC., *Drymocallis geoides* (M. Bieb.) Soják (*Potentilla geoides* M. Bieb.), *Inula oculus-christi*, *Galium xeroticum* (*G. biebersteinii*), *Phlomis tuberosa* L., *Ranunculus illyricus* L., *Linum nervosum* (*L. aucheri* auct. non Planch.), *Medicago falcata* L. (*M. glandulosa* (Mert. et Koch) David., *M. romanica*), *Tragopogon dubius* Scop. subsp. *major* (Jacq.) Vollm. (рис. 6а).

На северо-западном склоне холма в составе луговой степи обнаружено единственное место произрастания *Adonis vernalis* L. В годы с благоприятным гидротермическим режимом в весенне-раннелетний период отмечены орхидные: *Anacamptis morio* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon et M. W. Chase subsp. *caucasica* (K. Koch) H. Kretzschmar, Eccarius et H. Dietr. (*Orchis morio* L., *O. picta* Loisel.) и *A. pyramidalis* (L.) Rich. В засушливые весенне-раннелетние периоды 2018–2020 годов эти виды находились в состоянии покоя, что характерно для представителей данного семейства.

Ранней весной, в период достаточного увлажнения, на склонах холма цветут эфемероиды: *Colchicum ancyrense* B. L. Burt., *Gagea germanae* Grossh., *Muscari neglectum* Guss. ex Ten, *Ornithogalum fimbriatum* Willd. и другие. С марта и обычно до середины апреля массово цветет *Crocus angustifolius* Weston, образуя местами красочный аспект.



Рис. 6. Луговая злаково-разнотравная степь на холме Малая Малка
a – участок в ложбине на северном склоне холма (12.06.2015) (фото Л. П. Мироновой); *b* – степное разнотравье в нижней части северного склона (3.07.2018) (фото Л. П. Мироновой).

Нагорно-ксерофитные (фриганоидные) сообщества произрастают на особо каменистых участках южных склонов, а также встречаются в виде фрагментов среди степных фитоценозов, занимая около 10 % территории. Растительность в этих ценозах сильно разрежена, ОПП не превышает 30–40 % (в основном 10–20 %). Характерно произрастание полукустарничков: *Alyssum murale* Waldst. et Kit. (*A. obtusifolium* Steven ex DC.), *A. tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd, *Onosma rigida*, *Paronychia cephalotes* (M. Bieb.) Besser и немногочисленных популяций *Pimpinella tragium* Vill., *Ephedra distachya* L. и *Iris pumila* L., встречающихся и в петрофитных степях.

В сложении травостоя принимают участие также поликарпические травы: *Silene dichotoma* Ehrh., *Melica ciliata* L. subsp. *monticola* (Prokud.) Tzvelev (*M. monticola* Prokud.). На юго-западном и западном склонах холма небольшие дерновины на каменистых местах образуют *Thymus roegneri* K. Koch (*T. callieri* Borb. ex Velen., *T. hirsutus* M. Bieb.), встречается полукустарник *Sideritis syriaca* L. subsp. *catillaris* (Juz.) Gladkova (*S. catillaris* Juz.). Численность популяций этих видов на холме сократилась до критических пределов в связи со сбором их для использования в народной медицине.

Сильно нарушенные и вторичные степные сообщества занимают в растительном покрове холма до 15 %. Они появились в начале 1990-х годов в результате интенсивного выпаса (стадо насчитывало 19 коров и 2–3 козы) преимущественно в нижней части более пологих склонов восточной, западной и северо-западной экспозиций и на вершине холма вдоль обочины прогулочной тропы.

Растительность имеет черты, свойственные пастбищным степным сообществам (рис. 6*b*). Главными компонентами в их структуре обычно являются ксерофильные корневищные злаки: *Elytrigia obtusiflora* (DC.) Tzvelev (*E. elongata* (Host) Nevski), *E. repens* (L.) Nevski, *Poa bulbosa* L. и типичное степное разнотравье с участием сорных и рудеральных элементов.

В сложении сообществ значительна роль полыней *Artemisia lerchiana* Stechm., *A. taurica* Willd., *A. vulgaris* L., а также видов, которые в составе целинных степей встречаются редко: *Euphorbia seguieriana* Neck., *Linaria genistifolia* (L.) Mill. s. l. (*L. pontica* Kuprian.), *Marrubium peregrinum* L. (*M. praecox* Janka), *Salvia aethiopsis* L.

Вторичные саванноидно-степные группировки до начала строительства отмечены фрагментарно на местах особо интенсивного выпаса скота и вытаптывания в основном у подножья и на вершине холма (площадь не более 4 %). Весной в этих сообществах доминируют эфемеры, преимущественно злаки: *Aegilops cylindrica* Host, *A. triuncialis* L., *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *A. tectorum* (L.) Nevski. Хорошо выражены синузии однолетних злаков: *Dasyphyrum villosum* (L.) Borb. (*Haynaldia villosa* (L.) Schur), *Hordeum murinum* L. subsp. *leporinum* (Link) Arcangeli (*H. leporinum* Link), *H. murinum* L. subsp. *murinum*, реже встречаются *Bromus hordeaceus* L. (*B. mollis* L.), *B. squarrosus* L. и более поздние эфемеры *Milium vernale* M. Bieb., *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski. ОПП эфемеров в сообществе в апреле–мае достигает 75 %.

В составе этих группировок произрастают также многолетние длительно вегетирующие виды, в том числе сорно-рудеральные, разрастающиеся в летний период: *Rhaponticum repens* (L.) Hidalgo (*Acroptylon repens* (L.) DC.), *Anchusa azurea* Mill., *Beta trigyna* Waldst. et Kit., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *L. viminea* (L.) J. Presl et C. Presl (*Scariola viminea* (L.) F. W. Schmidt), *Marrubium peregrinum*, *Jacobaea erucifolia* (L.) G. Graertn. subsp. *arenaria* (Soó) B. Nord. et Greuter (*Senecio grandidentatus* Ledeb.), *J. vulgaris* Graertn. (*Senecio jacobaea* L.), *Matricaria chamomilla* L. (*Chamomilla recutita* (L.) Rauschert), *Cichorium intybus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop. (*C. incanum* (S. G. Gmel.) Fisch), *Hordeum bulbosum* L., *Falcaria vulgaris* Bernh.

Почти для всех типов степных сообществ характерно присутствие в составе травостоя *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. (*Crinitaria villosa* (L.) Grossh.) и *G. linosyris* (L.) Rchb. f. (*Crinitaria linosyris* (L.) Less.) По мнению ряда учёных (Лебедева и др., 2004), эти виды нельзя считать индикатором пастбищной дигрессии растительности, как это принято в геоботанической литературе. Однако в растительном покрове холма они наиболее обильны именно в умеренно нарушенных выпасом и рекреацией сообществах. Здесь в сентябре – октябре, в период массового цветения, солонечник образует красочные аспекты. Вдоль пологой вершины холма на степных участках, местами нарушенных вытаптыванием, массово цветёт с октября по ноябрь осенний эфемероид *Crocus pallasii* Goldb.

Ранней весной во всех вариантах степных сообществ цветут эфемеры, но они особенно обильны в петрофитно-степных сообществах и во вторичных саванноидно-степных группировках. Кроме злаков – эфемеров, упомянутых выше, обильны эфемеры из разнотравья: *Alyssum desertorum* Stapf (*A. turkestanicum* Regel et Schmalh.), *A. hirsutum* M. Bieb., *A. umbellatum* Desv., *Arenaria serpyllifolia* L., *Cerastium brachypetalum* Desp. ex Pers. (*C. tauricum* Spreng.), *Clypeola jonthlaspi* L., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *H. salicifolium* (L.) Mill., *Lamium amplexicaule* L., *L. purpureum* L., *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Microthlaspi perfoliatum* (L.) F. K. Mey, *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *M. micrantha* Pall. ex Lehm, *M. ramosissima* Rochel ex Schult., *Nonea rossica* Steven (*Nonea pulla* DC.), *Papaver argemone* L., *Veronica praecox* All. и другие. Особенно заметны в этот период синузии весенних эфемеров из семейства Fabaceae: *Medicago minima* (L.) L., *M. monspeliaca* (L.) Trautv. (*Trigonella monspeliaca* L.), *M. orbicularis* (L.) Bartal., *M. agrestis* Ten., *Trifolium arvense* L., *Veronica hederifolia* L., *V. persica* Poir., *V. verna* L. В весенне-раннелетний период цветут эфемероиды: *Bellevalia speciosa*, *Gagea taurica* Stev., *Leopoldia comosa*, *Muscari neglectum* Guss. ex Ten. Позже (в конце мая – июне) в сообществах петрофитной и луговой степи красочный аспект создаёт *Ornithogalum ponticum* Zahar.

На восточном и юго-восточном склонах разной крутизны встречаются участки с глинистым подвижным субстратом, расчлененные эрозией, где закрепляются немногочисленные виды: *Camphorosma monspeliaca* L., *Elytrigia repens*, *Silene dichotoma* и другие виды. Именно здесь находится популяция *Capparis herbacea* Willd. (более 120 разновозрастных особей) – редкого вида, численность которого резко сокращается по всему Крыму. Подобные разреженные растительные группировки до начала строительства (осени 2017 года) занимали в совокупности не более 2 % всей территории холма.

Флора сосудистых растений. Флора высших сосудистых растений холма Малая Малка представлена 273 видами из 38 семейств, 156 родов (Миронова, Ключкина, 2019), ещё у 59 растений таксономическая принадлежность уточняется, и они в список флоры холма пока не включены. 36 видов растений внесены в различные охранные списки, в том числе Красную книгу Российской Федерации (КК РФ) 7 видов (Красная книга..., 2008), Красную книгу Республики Крым (КК РК) – 20 (Красная книга Республики Крым. Растения..., 2015). Во флоре холма 6 видов – эндемики Крыма, из них 3 – особо охраняемые (табл. 1).

Таблица 1

Редкие виды сосудистых растений холма Малая Малка, имеющие охранный статус

Название вида / типы сообществ	Статус и категория охраны	Численность видов в баллах
1	2	3
Сем. Apiaceae (Umbelliferae) – Сельдерейные (Зонтичные)		
<i>Rumia crithmifolia</i> – Румия критмолистная / сп, срз	ЭК / КК РК -3/ ЕКС ₁₉₉₈ / СИТЕС	ед.
Сем. Asparagaceae (частично включая Liliaceae) – Спаржевые		
<i>Bellevalia speciosa</i> (<i>B. sarmatica</i>) – Бельвалия великолепная / сп, срз	КК РК -2/КК РФ-2а	+
Сем. Asteraceae (Compositae) – Астровые		
<i>Centaurea ovina</i> [incl. <i>C. caprina</i> ; <i>C. lavrenkoana</i> ; <i>C. steveniana</i>] – Василек козий / срз, нсс	КК РК -4	ед.–1
Сем. Scrophulariaceae – Каперсовые		
<i>Capparis herbacea</i> – Каперсы травянистые / нсс, ргэ	КК РК -3	1–2
Сем. Caryophyllaceae – Гвоздичные		
<i>Paronychia cephalotes</i> – Приноготовник головчатый / сп, срз, нк	КК РК -6/КК РФ-2а	ед.
Сем. Colchicaceae – Безвременниковые		
<i>Colchicum ancycense</i> – Безвременник анкарский / сп, срз	КК РК -2	ед.–1
Сем. Ephedraceae – Эфедровые		
<i>Ephedra distachya</i> – Эфедра двухколосковая / сп, нк	КК ЧМ	ед.
Сем. Fabaceae (Leguminosae, включая Caesalpiniaceae) – Бобовые		
<i>Astragalus arnacantha</i> – Астрагал колючковый / сп, нк, ргэ	КК РК -3/КК РФ-2а,б/ ЕКС	ед.–1
<i>Astragalus suprapilosus</i> – Астрагал сверхуволосистый / сп, нк	ЭК, КК РК -3 / ЕКС ₁₉₉₈	+
<i>Hedysarum tauricum</i> – Копеечник крымский / сп, сл, срз	КК РК -3	+
Сем. Iridaceae – Касатиковые		
<i>Crocus pallasii</i> – Шафран Палласа / сп, срз, нк	КК РК -2	2–3
<i>Iris pumila</i> – Касатик низкий, ирис низкий / сп, нк	КК РК -3/КК РФ-3б	ед.–1
Сем. Lamiaceae (Labiatae) – Яснотковые		
<i>Salvia scabiosifolia</i> / сп, нк	КК РК -3/ ЕКС ₁₉₉₈	ед.–1
<i>Sideritis syriaca</i> subsp. <i>catillaris</i> (<i>S. catillaris</i>) – Железница блюдецвидная / сп, нк	ЭК/КК РК -3	ед.

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3
Сем. Orchidaceae – Орхидные		
<i>Anacamptis morio</i> subsp. <i>caucasica</i> (<i>Orchis morio</i> , <i>Orchis picta</i>) – Анакамптис кавказский / сп, сл, срз	КК РК-3/КК РФ-3г/СИТЕС/ ЕКС ₂₀₁₁	1–2
<i>Anacamptis pyramidalis</i> – Анакамптис пирамидальный/ сп, сл, срз	КК РК -3/КК РФ-3г/ ЕКС ₂₀₁₁ СИТЕС	ед.–1
Сем. Poaceae – Мятликовые (Злаковые)		
<i>Stipa capillata</i> – Ковыль волосатик / сн, сп, сл, срз	КК РК -3	5–6
<i>Stipa lessingiana</i> subsp. <i>brauneri</i> (<i>S. brauneri</i>) – Ковыль Браунера / сн, сп	КК РК -3	4–5
<i>Stipa pontica</i> (<i>S. poëtica</i>) – Ковыль понтийский / сн, сп, срз	КК РК -3	4–5
<i>Stipa pulcherrima</i> – Ковыль красивейший сн, сп, сл, срз	КК РК -3/КК РФ-3г	3
Сем. Ranunculaceae – Лютиковые		
<i>Adonis vernalis</i> – Адонис весенний / сл	КК РК -3/ЕКС ₂₀₁₁ СИТЕС	ед.–1

Примечание к таблице. Типы сообществ: сн – степь настоящая; сп – степь петрофитная; сл – степь луговая; срз – степь разнотравно-злаковая; нк – нагорно-ксерофитные или фриганоидные сообщества; нсс – нарушенные степные сообщества; вс – вторичные саванноидно-степные сообщества; врг – вторичные растительные группировки; ргэс – растительные группировки эрозионных склонов. Созологический статус видов: ЭК – эндем Крыма; СИТЕС – Конвенция по международной торговле видами дикой флоры и фауны; ЕКС₁₉₉₈ – Европейский красный список 1998 года (Мосякин, 1999); ЕКС₂₀₁₁ – Европейский красный список 2011 года (Bilz et al., 2011); КК ЧМ – Красная книга Черного моря (Black Sea, 1999); КК РК – Красная книга Республики Крым; КК РФ – Красная книга Российской Федерации. Численность видов приведена до 2018 года в баллах: ед. – до 10 экземпляров; 1 – от 11 до 100, 2 – от 100 до 500, 3 – от 500 до 1000, 4 – от 1000 до 5000, 5 – от 5000 до 1000 000 разновозрастных особей; + – вид обнаружен, но численность его не установлена.

Во флоре холма Малая Малка отмечено 16 видов сосудистых растений, включенных в Европейские красные списки (Мосякин, 1999; Bilz et al., 2011), но отсутствующих в КК РК и КК РФ, поскольку эти виды не являются редкими, ни для флоры ЮБК, ни для флоры Крыма. К таким видам относятся *Aegilops cylindrica*, *A. triuncialis*, *Agropyron cristatum*, *Agropyron desertorum*, *Allium atrovioleaceum* (*A. firmotunicatum*), *Beta trigyna*, *Cichorium intybus* L., *Hordeum bulbosum*; *H. murinum* subsp. *leporinum* (*H. leporinum* Link), *H. murinum* subsp. *murinum*; *Gagea bohemica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f. (*Gagea callieri* Pasch.), *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *L. viminea* (L.) J. Presl et C. Presl (*Scariola viminea* (L.) F. W. Schmidt), *Medicago minima*, *M. monspeliaca* (*Trigonella monspeliaca*), *M. orbicularis*.

Наибольшее число редких видов (18) встречается в составе травостоя петрофитной степи, большинство их отмечено также и в нагорно-ксерофитных сообществах (табл. 1). Среди растений, слагающих нагорно-ксерофитные сообщества, отмечено 9 редких таксонов. В травостое разнотравно-злаковых умеренно нарушенных степей произрастает 12 редких видов, характерных и для других вариантов степных ценозов. В видовом составе сообществ настоящих степей отмечено всего 5 редких видов, но это ковыли – особо ценные компоненты растительного покрова (табл. 1).

Как видно из таблицы 1, большинство редких видов, имеющих статус охраны, представлено малочисленными популяциями или даже единичными экземплярами, и это естественно в связи с относительно небольшой площадью холма.

Для оценки природной значимости холма Малая Малка сравним некоторые показатели флористического разнообразия его и изученных ранее локальных флор (Миронова и др., 2013; Миронова, 2019) охраняемых природных комплексов (ПК) Феодосийского степного мелкогогорья, расположенных в окрестностях холма и удаленных от него на расстояние от 4,5 км (Енишарские горы – ПК-1) до 9 км (хр. Тепе-Оба – ПК-2) (рис. 1, табл. 2).

Таблица 2

Некоторые характеристики флористического разнообразия особо охраняемых природных территорий вблизи холма Малая Малка

Природные комплексы (ПК)	Площадь, общая ПК /охраняемая, км ²	Макс. Высот а, м н. у. м.	Общее число видов во флоре ПК	Число видов в степных и нагорно-ксерофитных сообществах	Число видов	
					КК РФ	КК РК
ПК-1. Енишарские горы с Тихой бухтой	16 / 15	238	671	579	19	49
ПК-2. Хр. Тепе-Оба с мысом Св. Ильи	29 / 12	289	966	783	19	46
ПК-3. Хр. Узунсырт с г. Коклюк и оз. Бараколь	9 / 4.8	180	759	609	18	44
ПК-4. Холм Малая Малка / нет	0.07 / нет	40	273	273	7	20

Примечание к таблице. Площадь, максимальная высота и общее число видов во флоре ПК дано по: Миронова (2019); Приведено число только степных видов, без учёта произрастающих в других типах ценозов (лесных, прибрежных, галофитных).

В различных степных и нагорно-ксерофитных сообществах трех соседних природных комплексов ЮВК произрастает около 59 сосудистых растений, включённых в КК РФ и КК РК (Миронова, 2019). При размерах территории в 100–400 раз меньшей, чем каждого из этих природных комплексов (ПК-1 – ПК-3) и ограниченном спектре местообитаний, общее число видов сосудистых растений холма Малая Малка меньше лишь в 2,5–3,5 раза, чем в сопредельных ПК, и в 2–3 раза меньше, чем только в степных и нагорно-ксерофитных сообществах этих ПК.

Видов из КК РФ на холме произрастает 7, то есть всего в 2,6–2,7 раз меньше, чем на территории соседних ПК; видов из КК РК – 20, что в 2–2,5 раза меньше, чем в других природных комплексах (табл. 2). Полученные данные свидетельствуют об удивительно высоком фитоценологическом и флористическом богатстве и разнообразии столь невеликого по площади природного комплекса холма, о высокой насыщенности его флоры редкими и исчезающими видами. Интересно, что число видов из КК РФ на холме Малая Малка, расположенного в черте населенного пункта, значительно превосходит их число почти в трети российских заповедников, имеющих всего 1–3 вида сосудистых растений с этим статусом (Нухимовская, 2009).

Заметим также, что во флоре холма из числа только упомянутых здесь видов несколько десятков являются дикими родичами культурных растений (Смекалова, Чухина, 2005). Вместе с культурными растениями они входят в состав генетических растительных ресурсов, которые нужно сохранять как национальное природное наследие.

В составе **микофлоры** холма обнаружено более 12 видов **макромицетов**, в числе которых 7 шляпочных съедобных грибов, собираемых местными жителями в пищу: *Pleurotus eryngii* (DC.) Quél., *Agaricus arvensis* Schaeff., *Agaricus campestris* (L.), *Macrolepiota excoriata* (Schaeff.) Wasser, *Lycoperdon perlatum* Pers., *Lepista personata* (Fr.) Cooke (syn. *Lepista saeva* (Fr.) P. D. Orton) (Саркина, Миронова, 2015).

Животное население. До начала строительства на склонах холма местные жители наблюдали **позвоночных животных**: зайца-русака (*Lepus europaeus*), мышевидных грызунов (полёвка обыкновенная и общественная), из насекомоядных обитал еж белогрудый (*Erinaceus concolor*); редко, но встречались бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*) и белозубка белобрюхая (*Crocidura suaveolens*). Заходили на территорию холма до начала 2000-х годов косуля европейская (*Capreolus capreolus*), лисица (*Vulpes vulpes*). Склоны холма были местом кормёжки, обитания и гнездования ряда видов птиц. Большую часть года здесь кормились

семенами трав и беспозвоночными животными хохлатый жаворонок (*Galerida cristata*), просянка (*Emberiza calandra*) и другие виды, до начала 2000-х годов некоторые виды гнездились. Холм использовали для отдыха перелётные птицы. В отдельные годы, по сведениям вблизи проживающих жителей посёлка, из-за многочисленных грачиных стай (*Corvus frugilegus*) его вершина и склоны иногда осенью местами становились чёрными.

Феодосийское низкогорье – ценный резерват раритетной **герпетофауны** Восточного Крыма (Кукушкин, 2006). Из пресмыкающихся на холме встречались крымская ящерица (*Podaropsis tauricus*) и желтопузик *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775), внесенный в Красную книгу Республики Крым. Животные (2015). Не исключено обитание на склонах холма и леопардового полоза *Zamenis situla* (Linnaeus, 1758), также включенного в КК РК. Местобитания полозов подтверждены к востоку от Карадага вплоть до Феодосии (Кукушкин, Цвелых, 2004; Котенко, Кукушкин, 2013). Небольшие природные участки, даже если они окружены антропоценозами полностью или частично, имеют важное значение для сохранения видов герпетофауны (Котенко, Кукушкин, 2013).

Ряд энтомологов обращают внимание на чрезвычайное богатство фауны насекомых степных предгорий Крыма. Основные угрозы существованию охраняемых, редких и многих других видов перепончатокрылых насекомых в восточной части Южного берега Крыма, в частности в районе Коктебеля, Курортного, Щebetовки – повсеместное превышение рекреационных нагрузок, застройка морского побережья, уничтожение естественной растительности (Иванов и др., 2015). Авторы придают большое значение сохранению ландшафтного разнообразия предгорных участков с естественной растительностью, особенно прилегающих к заповедникам, даже если там осуществляется некоторая хозяйственная деятельность (Иванов и др., 2009; Будашкин и др., 2013).

Степную экосистему холма Малая Малка, находящуюся в пределах населенного пункта и в непосредственной близости от Карадагского природного заповедника, как и другие сохранившиеся природные комплексы Феодосийского мелкогорья, следует рассматривать как элементы локальной экологической сети с высоким биоразнообразием. Сохранение подобных экосистем необходимо для обмена генофондом между популяциями разных представителей биоты. Важность формирования такой сети учёные отмечали неоднократно, поэтому был разработан проект локальной экологической сети Восточного Крыма (Природа Восточного Крыма, 2013). Особенно актуально сохранение степных предгорных территорий, прилегающих к заповедникам, включение их участков с естественной растительностью, а при необходимости, восстановленной, в экологические коридоры (Система мер..., 1991; Программа формирования..., 2005; Иванов и др., 2009; Лычак, Бобра, 2009; Будашкин и др., 2013; Дулицкий и др., 2013; Миронова и др., 2013; Природа Восточного Крыма, 2013; Резолюция семинара..., 2013; Резолюция научно-практической конференции..., 2021; и др.).

Средозащитная и природно-рекреационная роль холма. Наряду с сохранением биоразнообразия, фрагменты дикой природы выполняют ряд средозащитных и средообразующих функций, обеспечивая качественную среду обитания местного населения и рекреантов, а также выступают потенциальным ресурсом для развития рекреационно-оздоровительной и курортной деятельности (Дулицкий, 2009).

Почвенно-растительный покров холма выполняет важную средообразующую роль. Мощная дерновина естественной степной растительности на склонах, местами весьма крутых, способствует удержанию осадков, сохранению почвенной влаги, формированию благоприятного гидротермического режима и микроклимата, препятствует развитию процессов эрозии и создает ветровую тень. Фитонциды и другие компоненты, выделяемые степными травами, обогащают состав воздуха повышая в нем содержание кислорода, делая его целебным, оказывающим благотворное влияние на человека. Следовательно, природный комплекс холма Малая Малка, как и других сохранившихся естественных экосистем низкогорья, выполняет санитарно-гигиеническую, здравоохранительную и природно-рекреационную роль, что чрезвычайно важно для жителей и рекреантов курортной зоны (Курорт Коктебель, 1997; Миронова, 2016, 2017). Холм, находясь почти в центре посёлка и

превышая по высоте его жилищные застройки, является уникальной легкодоступной смотровой площадкой с круговым обзором окрестностей. Пейзажи, открывающиеся с вершины холма, оказывают на посетителей сильное позитивное психоэмоциональное воздействие.

Изменения в экосистеме холма после начала застройки его территории

В юго-восточной части холма Малая Малка в процессе строительных работ на площади около 1,2 га был полностью уничтожен почвенно-растительный покров, включая участок настоящей целинной степи с мощной степной дерновиной, гумусовым плодородным слоем и растительность с редкими видами.

Застройка восточной части холма началась в ноябре 2017 года и продолжается до настоящего времени. Существенно пострадал растительный покров и на прилегающих к застройке участках на площади более 1,18 га (рис. 1, врезка *b*; рис. 7).



Рис. 7. Начало строительства в юго-восточной части холма Малая Малка (18.05.2018)
(фото Л. П. Мироновой)

На месте степных разнотравно-злаково-ковыльных сообществ вблизи строений появились группировки из сорных и рудеральных, преимущественно однолетних, трав: *Atriplex patula* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Carduus acanthoides* L., *Carduus pycnocephalus* L. subsp. *cinereus* (M. Bieb.) P. H. Davis (*Carduus cinereus* M. Bieb.), *Centaurea solstitialis* subsp. *adamii* (Willd.) Nyman (*Centaurea solstitialis* L.), *Lepidium draba* L. (*Cardaria draba* (L.) Desv.), *Lepidium perfoliatum* L., *Dasypyrum villosum* (L.) Roth, *Rapistrum rugosum* (L.) All., *Reseda lutea* L. (рис. 8а).

Эрозионные участки, появившиеся в результате строительства, способствовали расширению площади произрастания *Camphorosma monspeliaca*, *Elytrigia repens*, *Silene dichotoma*. Доля группировок этих видов, а также сорных и рудеральных растений, увеличилась с 2 до 5 % территории.

Сократилась общая численность популяций 7 редких видов: *Astragalus suprapilosus*, *Capparis herbacea*, *Colchicum ancyrense*, *Crocus pallasii*, *Sideritis syriaca* subsp. *catillaris*, всех видов *Stipa*. Уничтожено около 0,7 га территории, занятой сообществами настоящей степи с доминированием *Stipa pontica*. Под угрозой исчезновения находятся фрагменты степи на северо-восточном склоне холма с доминированием *Stipa lessingiana* subsp. *brauneri*, поскольку там в 2020 году начаты земельно-планировочные работы (рис. 1, врезка *b*). На участках, прилегающих к стройке, ухудшились условия произрастания видов семейства Orchidaceae, особо требовательных к качеству среды произрастания.

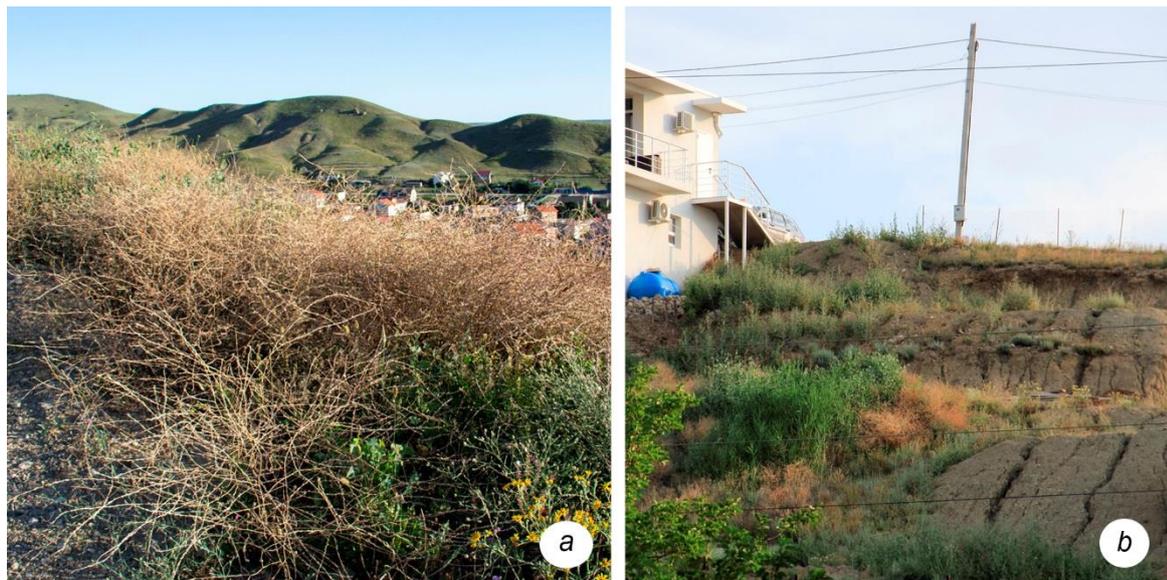


Рис. 8. Вторичные растительные группировки на холме Малая Малка
a – растительные группировки из сорных и рудеральных видов на месте естественной степной растительности (8.06.2021); *b* – склоновые эрозионные процессы и оползни в районе застройки (8.06. 2021) (фото Л. П. Мироновой).

На склонах холма с уничтоженным почвенно-растительным покровом нарушен водный баланс, на оголённых участках почвенная влага интенсивно испаряется, почва иссушается, атмосферные осадки не задерживаются, водные потоки после дождя стремительно скатываются вниз. Участки у подножья склонов холма подтапливаются, появились сообщества из влаголюбивых растений: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L. Под построенными зданиями развиваются склоновые эрозионные процессы, формируются оползни (рис. 8*b*). Территория в районе застройки загрязнена строительным мусором, включая цементные растворы, сливаемые по склонам. Снижается комфортность проживания местных жителей и отдыха курортников у подножья холма.

И всё же растительный покров холма Малая Малка к настоящему времени не потерял своей природной ценности полностью, поскольку большая его часть пока представлена естественной степной растительностью (рис. 9).



Рис. 9. Целинная разнотравно-ковыльная степь, сохранившаяся на холме Малая Малка западнее стройки (28.05.2021) (фото С. В. Руденко)

Правовые аспекты охраны степных экосистем Феодосийского мелкогогорья

В Резолюции научно-практической конференции «Устойчивое развитие Юго-Восточного Крыма: экосистемный подход», организованной Ассоциацией «Экология и Мир» (Симферополь, 20.04.2021), отмечалось, что в ЮБК происходят изменения, включая застройку холма Малая Малка в Коктебеле, которые ставят под угрозу достижения предыдущих лет и создают критическую ситуацию, ведущую к разрушению уникальных ландшафтов, уничтожению местообитаний охраняемых видов и снижению биоразнообразия (<http://ekomir.org/wp-content/uploads/2021/06/REZOLYUTSIya-KONFERENTSII-20-aprelya-2021-g.docx>). На холме Малая Малка земельные участки под строительство частного жилья выделены еще в 2006 году, планировочно-строительные работы в юго-восточной части холма начались в ноябре 2017 года без проведения экспертизы, а строительство в марте 2018 года. Застройка должна была быть остановлена на основании 3-х решений Феодосийского городского суда и 3-х – Верховного суда Республики Крым в августе 2018 года, но она продолжалась.

Отсутствие экологической экспертизы перед продажей земли на холме Малая Малка и началом застройки противоречило как законодательству Украины, так и Законам РФ «Об экологической экспертизе» и «Об охране окружающей среды». Был нарушен также важнейший принцип реализации государственной политики в области экологического развития – «приоритетность сохранения естественных экологических систем, природных ландшафтов и природных комплексов» («Основы государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 г.», раздел II, п. 8д).

Стратегические цели политики РФ – сохранение экологической безопасности России, биологического разнообразия, в том числе редких и исчезающих видов и природных ресурсов, реализация права каждого человека на благоприятную окружающую среду, сохранение природных систем, поддержание их целостности и жизнеобеспечивающих функций для устойчивого развития общества, повышения качества жизни, улучшения здоровья населения и демографической ситуации. На достижение этих целей направлены ряд Законов РФ, РК, подзаконных актов и международных правовых документов: Конституция РФ (ст. 42, 58), Закон РФ «Об охране окружающей среды» (ст. 11), Закон РК «О растительном мире», Закон РК «О животном мире», Закон РК «О Красной книге Республики Крым», Экологическая доктрина Российской Федерации, «Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации», «Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 года» и другие.

Заметим, что Закон РК «О растительном мире» – единственный среди субъектов РФ. Его принятие в 2014 году рассматривается как опережающее правотворчество субъекта РФ, обоснованное, прежде всего, необходимостью особой охраны уникальной природы Крыма (Минина, 2016). Согласно Закону РК «О Красной книге Республики Крым» (ст. 5, п. 3; ст. 6), Закону РК «О растительном мире» (Раздел II, ст. 18, п. 2; Раздел VIII), действия, которые могут привести к гибели, снижению численности, сокращению ареала распространения или нарушению мест произрастания объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Республики Крым, запрещены. Физические и юридические лица, виновные в нарушении законодательства о растительном мире, несут гражданско-правовую, административную, уголовную и иную ответственность в соответствии с действующим законодательством.

Отметим еще один очевидный аспект рассматриваемой здесь проблемы: игнорирование в РК мнения местных жителей (см., например, Дулицкий, Сироткина, 2019; Соколова, 2019; «Нашу родину продают...», 2021; и др.). Активное противодействие застройке холма реализует право жителей поселка и отдыхающих на благоприятную окружающую среду, что соответствует Конституции РФ (ст. 42, 58), Закону РФ «Об общих принципах организации местного самоуправления в Российской Федерации», Закону РК «Об основах местного самоуправления в Республике Крым». Повышение роли гражданского общества в сохранении

природы является целью и одним из основных направлений «Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 года», «Основ государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 года» и других документов.

В соответствии с Земельным кодексом РФ (ст. 85, п. 10), Законом РК «Об особо охраняемых природных территориях Республики Крым», холму Малая Малка необходимо придать статус ООПТ, а именно памятника природы местного значения и включить его согласно Закону РФ «Об охране окружающей среды» в зеленый фонд населенного пункта (то есть совокупность территорий, на которых расположены лесные и иные насаждения). В соответствии с названным Законом «на территориях, находящихся в составе зеленого фонда, запрещается хозяйственная и иная деятельность, оказывающая негативное воздействие на указанные территории и препятствующая осуществлению ими функций экологического, санитарно-гигиенического и рекреационного назначения» (гл. IX, ст. 61, п. 2). Такие участки необходимо учитывать в схемах районных планировок и генеральных планах населенных пунктов, поскольку отсутствие учета зеленых насаждений ведет к уничтожению зеленого фонда с целью освобождения территорий под строительство. Эти территории получают особый эколого-правовой статус.

Организация зеленых зон, в том числе в форме ООПТ в городских и сельских населенных пунктах широко практикуется (например, в Москве, Севастополе) (Особо охраняемые природные..., 2020; Шик и др., 2021), она чрезвычайно актуальна в курортных местностях. Формирование природного каркаса населенного пункта должно происходить в единстве с природным окружением, как единый социально-эколого-территориальный комплекс (Краснощекова и др., 2010).

Необходимо использовать механизм резервирования земель, которые предполагается объявить землями ООПТ, с последующим изъятием таких земель и ограничением на них хозяйственной деятельности (Земельный кодекс РФ, ст. 95, п. 5; Закон РК «Об особо охраняемых природных территориях Республики Крым», ст. 1, п. 7; ст. 8, п. 3).

Таким образом, усиливающиеся в последние годы протесты научной общественности, населения Крыма и отдыхающих против тотальной застройки территории прибрежных зон, включая посёлок Коктебель, обоснованы и с правовой точки зрения. Дальнейшую деградацию и уничтожение степных экосистем Феодосийского мелкогорья может предотвратить только строгое соблюдение законодательства РФ и РК, регламентация хозяйственного использования, соблюдение градостроительных, экологических и санитарно-гигиенических норм, придание сохранившимся участкам охранного статуса с различными режимами охраны, в том числе в населенных пунктах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мало нарушенные холмы территории Феодосийского грядового мелкогорья в Юго-Восточном Крыму имеют важное значение для сохранения исчезающих степных экосистем, их биоразнообразия, а также поддержания экологической стабильности в регионе. Степной холм Малая Малка – типичный компонент ландшафта Феодосийского мелкогорья, сохранившийся в естественном состоянии в пределах населенного пункта – пгт Коктебель.

Склоны холма покрыты разнообразными степными сообществами, включая фрагменты целинных настоящих разнотравно-злаково-ковыльных степей, которые катастрофически быстро исчезают в растительном покрове Крымского полуострова. На холме площадью всего около 7 га произрастает более 273 видов сосудистых растений из 38 семейств, в их числе 39 включены в различные охранные списки, в том числе 7 видов – в Красную книгу РФ (2008), 20 – в Красную книгу Республики Крым (2015). Примечательно, что число видов из КК РФ на холме Малая Малка значительно превосходит число видов этого статуса почти в трети российских заповедников, где их отмечается всего 1–3 вида.

Степную экосистему холма, расположенную в непосредственной близости от Карадагского природного заповедника, как и другие природные комплексы Феодосийского мелкогогорья, следует рассматривать как элементы локальной экологической сети ЮБК с высоким биоразнообразием, которые необходимы для обмена генофондом между популяциями разных представителей биоты в регионе.

Почвенно-растительный покров холма Малая Малка выполняет также средообразующую, средозащитную, санитарно-гигиеническую, генетико-ресурсную, познавательную, природно-рекреационную, информационно-эстетическую, лечебно-терапевтическую функции. Застройка холмов ЮБК, в том числе холма Малая Малка, приводит к нарушению экологической стабильности в регионе, оказывает негативное воздействие на микроклимат в посёлке. Создание жилого массива на холме ухудшает санитарно-гигиеническую обстановку в прилегающих к нему жилых кварталах, что снижает комфортность проживания. Продолжение застройки холмов изменяет естественный ландшафт Коктебеля, нарушает его исторический облик и эстетическое восприятие, что снижает качество курорта Коктебель.

Застройка холма Малая Малка, как ценного природного объекта, противоречит законодательству РФ и РК, но продолжается вопреки судебным постановлениям. В соответствии с Законами РФ и РК, подзаконными актами, другими природоохранными документами, холм Малая Малка может быть использован только в научных, образовательных, культурно-просветительных, воспитательных, рекреационных, оздоровительных и эстетических целях.

Учитывая высокую природную значимость и нависшую угрозу полного уничтожения экосистемы холма Малая Малка, необходимо запретить расширение застройки, используя механизм ответственности за неисполнение решения судов, придать сохранившейся в естественном состоянии территории холма статуса ООПТ – памятника природы местного значения и включить его в зеленый фонд пгт Коктебель. Этот путь обеспечивает при минимальном изъятии земель более широкую представительность естественных ландшафтов, повышает надежность сохранения редких и исчезающих видов, вносит вклад в экологически безопасное и устойчивое развитие района, в том числе прилегающего к Карадагскому природному заповеднику, ввиду отсутствия у него полноценной охранной зоны. В основу научного обоснования создания охраняемой территории «Малая Малка» предлагаем положить настоящую публикацию.

Необходимо пересмотреть документы по продаже и хозяйственному освоению земель выданные до 2014 года и в надлежащих случаях признать их недействительными. Местные власти, к сожалению, в период нахождения Крыма в составе Украины безоговорочно удовлетворяли претензии хозяйственных организаций и частных лиц, выделяя участки для создания карьеров, фермерских хозяйств, коммерческого строительства коттеджей и так далее, несмотря на их природно-рекреационную ценность (Миронова, 2012). Земли, имеющие природную основу, должны принадлежать государству и не могут быть распроданы частным собственникам под застройку без предварительной убедительной экологической экспертизы с учетом принципов независимости, гласности и других, сформулированных в главе I Закона РФ «Об экологической экспертизе».

Для сохранения степей ЮБК в условиях интенсивного хозяйственного использования территорий необходимо продолжить выявление участков с редкими фитоценозами, таксонами флоры и фауны и законодательно регламентировать на них хозяйственную деятельность, даже если эти земли располагаются в пределах населенных пунктов, особенно в зонах, прилегающих к границам ООПТ.

Благодарности. Авторы благодарны д. б. н., проф. Ан. В. Ене («Академия биоресурсов и природопользования», Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского) за перевод резюме и главному специалисту ФГБУН «КНС – ПЗ РАН» Л. В. Знаменской за техническую помощь в оформлении статьи.

Работа выполнена в рамках госзадания учреждения «Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», в рамках бюджетной темы «Изучение биоразнообразия и ландшафтной структуры Юго-Восточного Крыма, мониторинг биотических и абиотических компонентов региональных экосистем», № ААА-Ф16-116225100087-5.

Список литературы

Боков В. А., Карпенко С. А., Лычак А. И. Общая оценка экологической ситуации в Крыму. В кн. Экология Крыма. Справочное пособие. – Симферополь: Крымское учебно-педагогическое государственное издательство. 2003. – С. 158–169.

Будашкин Ю. И., Иванов С. П., Филатов М. А., Фатерыга А. В., Савчук В. В. Основные энтомологические комплексы и экологическая характеристика некоторых редких и охраняемых видов насекомых Восточного Крыма. В кн. Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети. – Киев, 2013. – С. 46–54.

Голубев В. Н., Косых В. М. Методические указания по изучению редких и исчезающих растений флоры Крыма. – Ялта: ГНБС, 1980. – 30 с.

Голубев В. Н., Корженевский В. В. Методические рекомендации по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма. – Ялта. 1985. – 37 с.

Дзюнс-Литовская Н. Н. Растительность степного Крыма // Ученые записки ЛГУ. – 1950. – № 125. Сер. геогр. наук. Вып. 7. – С. 128–219.

Дулицкий А. И. Об истории, оценке и перспективах заповедного дела // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе: Матер. V Международной науч.-практ. конф., 22–23 октября 2009 г., Симферополь, Крым). – Симферополь, 2009. – С. 47–54.

Дулицкий А. И., Годлевская Е. В., Чирный В. И., Зимнухов Р. А., Гольдин Е. Б., Товпинец Н. Н., Евстафьев И. Л. Материалы к структурированию локальной экосети Восточного Крыма на основании териофаунистических данных. – В кн. Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети. – Киев, 2013. – С. 67–74.

Дулицкий А. И., Сироткина А. А. «Назад к Ленину!» К докладу профессора И. И. Пузанова «О славном прошлом, прискорбном настоящем и желанном будущем Крымского заповедника» // Экосистемы. – 2019. – № 19. – С. 171–176.

Ена А. В. Аннотированный чеклист эндемиков флоры Крыма // Український ботанічний журнал. – 2001. – Т. 58, № 6. – С. 667–677.

Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 232 с.

Ена В. Г., Ена Ал. В., Ена Ан. В. Заповедные ландшафты Тавриды. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2013. – 424 с.

Закон РФ «Об экологической экспертизе» от 23.11.1995 N 174-ФЗ (последняя редакция) [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_8515/ (просмотрено 21.09.2022).

Закон РФ «Об общих принципах организации местного самоуправления в Российской Федерации» от 06.10.2003 № 131-ФЗ. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://government.ru/docs/all/97547/> (просмотрено 21.09.2022).

Закон РФ «Об охране окружающей среды» от 10.01.2002 N 7-ФЗ (ред. от 26.03.2022) (с изм. и доп., вступ. в силу с 01.09.2022) [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_34823/3857a6f053e75b09e3703800db5ddf7b338fef45/ (просмотрено 13.09.2022).

Закон РК «О животном мире» от 15.12.2014 № 29-ЗРК/2014 (с изменениями и дополнениями) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://base.garant.ru/23703725/> (просмотрено 21.09.2022).

Закон РК «О растительном мире» от 25 декабря 2014 № 306-1/14 (с изменениями на 12 апреля 2022 года) . – Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/413904353> (просмотрено 7.07.2022).

Закон РК «Об особо охраняемых природных территориях Республики Крым» от 10 ноября 2014 года № 5-ЗРК/2014 (с изменениями на 23 декабря 2021 года) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/413902600> (просмотрено 13.09.2022).

Закон РК «О Красной книге Республики Крым» от 13.01.2015 № 65-ЗРК/2015. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://rk.gov.ru/ru/document/show/10872> (просмотрено 21.09.2022).

Закон РК «Об основах местного самоуправления в Республике Крым» № 54-ЗРК (с изменениями на 28 октября 2021 года) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/413901880> (просмотрено 21.09.2022).

Земельный кодекс РФ от 25.10.2020 № 136-ФЗ. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://pravo.gov.ru/proxy/ips/?docbody=&nd=102073184> (просмотрено 13.09.2022).

Иванов С. П., Будашкин Ю. И., Филатов М. А., Фатерыга А. В. Обеспечены ли охраной краснокнижные виды бабочек (LEPIDOPTERA), пчел и ос (HYMENOPTERA, VESPOIDEA, APOIDEA) в Крыму? // Заповедники Крыма.

Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе: Материалы науч.-практ. конф., 22–23 октября 2009 г., Симферополь, Крым). – Симферополь, 2009. – С. 280–287.

Иванов С. П., Фатерыга А. В., Филатов М. А. «Краснокнижные» виды ос и пчел (Hymenoptera: Vespoidea, Apoidea) Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий // 100 лет Карадагской научной станции. Сборник научных трудов. – Симферополь: Н. Оріанда. – 2015. – С. 296–308.

Каверин С. Форосский парк. Наглость застройщика или продуманная провокация? 27 февраля 2021 г. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://dzen.ru/media/crimeanews20/forosskii-park-naglost-zastroiscika-ili-produmannaia-provokaciia-6039ea19732f3c7f62ba1ed2> (просмотрено 21.09.2022).

Конституция РФ (принята всенародным голосованием 12.12.1993 с изменениями, одобренными в ходе общероссийского голосования 01.07.2020) [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_28399/ (просмотрено 21.09.2022).

Котенко Т. И., Кукушкин О. В. Территории Восточного Крыма – объекты региональной экосети, важные для сохранения герпетофауны. В кн. Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети. – Киев, 2013. – С. 55–60.

Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ООО «ИТ Ариал», 2015. – 480 с.

Красная книга Республики Крым. Животные / [Отв. ред. С. П. Иванов и А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 440 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.

Краснощёкова Н. С. Формирование природного каркаса в генеральных планах городов». Учебное пособие с грифом УМО МАРХИ. – Москва: издательство «Архитектура-С», 2010. – 173 с.

Кукушкин О. В. Феодосийское мелкогорье как ценный резерват раритетной герпетофауны восточного Крыма // Проблеми природокористування та охорона рослинного і тваринного світу / Матеріали II Міжнародної науково-практичної конференції. – Кривий Ріг: Мінерал, 2006. – С. 34–36.

Кукушкин О. В., Цвелых А. Н. Распространение и эколого-морфологические особенности леопардового полоза, *Elaphe situla* (Serpentes, Colubridae), в Крыму // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, вып. 4. – С. 439–448.

Курорт Коктебель. – К.: Наукова думка, 1997. – 136 с.

Лебедева Т. М., Опарин, М. Л., Опарина, О. С. Распространение и обилие грудницы мохнатой (*Galatella villosa* (L.) Reichenb. fil.) в фитоценозах типичной степи в зависимости от эдафических факторов и интенсивности выпаса // Поволжский экологический журнал. – 2004. – № 3. – С. 295–307.

Лычак А. И., Бобра Т. В. Геоэкологическая ситуация и проблема формирования экологической сети в Крыму // Геополитика и экогеодинамика регионов. – 2009. – Т. 5, вып.1. – С. 63–69.

Минина Е. Л. Тенденции развития законодательства о растительном мире // Журнал российского права. – 2016. – № 5. – С. 108–117.

Миронова Л. П. Социально-экологические проблемы природных зон Юго-Восточного Крыма // История и современность. – М.: Учитель, 2012. – Вып. 2 (16). – С. 164–177.

Миронова Л. П. Сохранение дикой природы и расширение особо охраняемых природных территорий в Крыму. – В кн.: Природа и общество. Технологии обеспечения продовольственной и экологической безопасности (Серия «Социально-естественная история. Генезис кризисов природы и общества в России». Вып. XL). – М.: МАКС Пресс, 2016. – С. 126–135.

Миронова Л. П. Социально-экологические проблемы Восточного Крыма в прошлом и настоящем: причины возникновения, пути решения // История и современность. М.: «Учитель», 2017. – Вып. 1. – С. 79–106.

Миронова Л. П. Редкие сосудистые растения во флорах природных комплексов Юго-Восточного Крыма: состояние, степень изученности, проблемы охраны // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2019. – Вып. 1 (9). – С. 3–60.

Миронова Л. П. Опасность снижения биоразнообразия при интенсивном освоении природных ресурсов на примере Юго-Восточного Крыма. В кн. Природа и общество: Социоприродное взаимодействие во всемирно-историческом процессе / – Москва: Институт географии РАН; МАКС Пресс, 2020а. – Социально-естественная история. – Вып. 43. – С. 82–92.

Миронова Л. П. Стратегия сохранения степей Юго-Восточного Крыма при расширении курортной застройки прибрежной зоны // Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана. Сборник тезисов II Всероссийской научно-практической школы-конференции (28 сентября – 02 октября 2020 года, пгт Курортное, Феодосия, Республика Крым, РФ). – Севастополь: ФГБНУ «Институт природно-технических систем», 2020б. – С. 153–154.

Миронова Л. П., Епихин Д. В., Вахрушева Л. П., Каменских Л. П. Шатко В.Г. Характеристика ключевых территорий локальной экосети Восточного Крыма по флористическим данным. В кн. Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети. – Киев, 2013. – С. 100–118.

Миронова Л. П. Ключикина А. Эталонные фрагменты целинной степи в окрестности Карадагского природного заповедника / Летопись природы. Том XXXV. 2018 год. – Карадаг, 2019. – С. 193–205. Рукопись.

Мосякін С. П. Рослини України у світовому Червоному списку // Український ботанічний журнал. – 1999. – Т. 56, № 1. – С. 79–88.

Муратов М. В. Геологический очерк восточной оконечности Крымских гор // Труды Московского геологического института. – 1937. – Т. 7. – С. 21–121.

«Нашу родину продают с потрохами!» Крымчане восстали против стройки в Форосе. 4 марта 2021, 12:34. Общество [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://newizv.ru/news/society/04-03-2021/nashu-rodinu-prodayut-s-potrohami-krumchane-vosstali-protiv-stroyki-v-forose> (просмотрено 21.09.2022).

Нухимовская Ю. Д. Репрезентативность заповедников по отношению к флоре сосудистых растений. – Особо охраняемые природные территории России: современное состояние и перспективы развития. – WWF России, 2009. – С. 153–167.

Основы государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 г., утв. Президентом Российской Федерации 28 апреля 2012 г. № Пр-1102 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/902369004> (просмотрено 20.08.2022).

Особо охраняемые природные территории Севастополя / [Под ред. Е. И. Голубевой, Е. А. Позаченюк]. – Симферополь: ИТ АРИАЛ, 2020. – 140 с.

Полевая геоботаника. – М.–Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – 264 с.

Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети / [Отв. ред. С. П. Иванов]. – Киев: Изд-во, 2013. – 272 с.

Программа формирования национальной экологической сети в Автономной Республике Крым на период до 2015 года. – Симферополь: ДиАйПи, 2005. – 72 с.

Публичная Кадастровая карта Российской Федерации. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://treestrmap.ru/> (просмотрено 19.09.2022).

Резолюция семинара «Заповедное дело в Крыму – 2010. Оценка состояния биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети Восточного Крыма». В кн. Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети. – Киев, 2013. – С. 210–212.

Реймерс Н. Ф., Штильмарк Ф. Р. Особо охраняемые природные территории. – М.: Мысль, 1978. – 295 с.

Саркина И. С., Миронова Л. П. Аннотированный список базидиальных и сумчатых макромицетов Карадагского природного заповедника // Научные записки заповедника «Мыс Мартьян». – 2015. – Вып. 6. – С. 297–327.

Система мер, необходимых для сохранения степей // Ботанический журнал. – 1991. – Т. 76, № 11. – С. 1625–1629.

Смекалова Т. Н., Чухина И. Г. Дикие родичи культурных растений России // Каталог мировой коллекции ВИР. – 2005. – Вып. 76. – 54 с.

Смелянский И. Э., Титова С. В. Представленность степных экосистем в ООПТ России после 2000 года // Степи Северной Евразии: Матер. VIII междунар. симпоз. – Оренбург: ИС УрО РАН, 2018. – С. 905–908.

Соколова Ю. «Таврида» ширится, поглощая Меганом. 2015. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://просудак.рф/tavrida-shiritsya-pogloshhaya-meganom/> (просмотрено 20.08.2022).

Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации. – М.: Министерство природных ресурсов и экологии РФ, 2014. – 256 с.

«Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов в Российской Федерации на период до 2030 года», утвержденной распоряжением Правительства РФ от 17 февраля 2014 г. № 212-р. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://static.government.ru/media/files/41d4c1cf824b2d7be05c.pdf> (просмотрено 21.09.2022).

Шик Н. В., Бондарева Л. В., Мильчакова Н. А., Александров В. В. Природоохранная и историко-культурная ценность перспективного памятника природы Севастополя «Холм Канробера» // Экосистемы. – 2021. – № 28. – С. 29–43.

Экологическая доктрина Российской Федерации. [Электронный ресурс]. Режим доступа: URL: <http://docs.cntd.ru/document/901826347> (просмотрено 9.09.2022).

Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. – Luxemburg: Publications Office of the European Union, 2011. – 132 p.

Black Sea Red Data Book. – New York: UNOPS, 1999. – 413 p.

<http://ekomir.org/wp-content/uploads/2021/06/REZOLYUTSIya-KONFERENTSII-20-aprelya-2021-g.docx>

Mironova L. P., Nukhimovskaya Yu. D. Steppe ecosystems of the Feodosiya low-mountain relief: what we are losing // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 39–60.

The article substantiates the necessity of preservation of hills of the Feodosiya low-mountain relief (ridged low-mountains) in their natural state. Low-mountain relief is a typical element of the slightly disturbed landscape of the South-Eastern Crimea with their floristic and phytocoenotic diversity of steppe ecosystems, that maintains environmental stability in the region. The natural value of the hills is revealed through the case study of the steppe ecosystem of Malaya Malka hill (about 7 ha), located on the territory of Koktebel (Feodosia urban district), in close proximity (1.5 km) of Karadag Nature Reserve. An assessment of the state of soil and vegetation cover of the hill and the environmental situation on its slopes before and after the beginning of construction work is given. Before the start of built up, 79 % of hill slopes were covered with fragments of virgin steppe and mountain xerophytic plant communities of various types; disturbed and secondary plant communities occupied about 21 % of the territory. Comparison of some indicators of the floristic diversity of the hill and a number of steppe natural complexes previously studied in the Feodosia low-mountains indicates an extremely high floristic and coenotic biodiversity of the hill, closely related with the diversity of the invertebrate fauna. The flora of the hill is represented by more than 273 species of vascular plants from 38 families, including 39 species of various protection statuses. Moreover, 7 species are included in the Red Data Book of the Russian Federation (2008), 20 species are included in the Red List of the Republic of Crimea (2015), 6 species are endemic to Crimea, 3 of them have protection status. The ecosystem of Malaya Malka hill also performs important environment-forming, environment protection, sanitary and hygienic, resourcing, educational, recreational functions. The hill with steppe type of vegetation like a number of other ecosystems of the Feodosia low-mountain relief, should be considered as an element of the ecological network of the South-Eastern Crimea with high biodiversity. In these terms it is essential for gene pool exchange between populations of different representatives of the biota with nearby natural areas, especially, Karadag Nature Reserve. The necessity of preserving the steppe of Malaya Malka hill and similar natural objects of the region as protected areas and green areas of settlements is substantiated.

Key words: South-Eastern Crimea, Feodosiya low-mountain relief, Malaya Malka hill, steppe ecosystem, vegetation, flora, vascular plants, rare species, Red Data Books of the Russian Federation and of the Republic of Crimea, animal world, protected areas, environmental stability, legal aspects of protection.

*Поступила в редакцию 05.10.22
Принята к печати 05.11.22*

УДК 582.477:581.151

Изменчивость биоморфологических признаков шишек плосковеточника восточного (*Platycladus orientalis* (L.) Franco) в Крыму

Захаренко Г. С., Салогуб Р. В., Севастьянов В. Е.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
cypressus@inbox.ru

Изучена внутривидовая изменчивость шишек у плосковеточника восточного (*Platycladus orientalis* (L.) Franco) в декоративных насаждениях в Предгорном Крыму и на ЮБК, а также на четырёх участках лесных культур в приморской зоне Евпатории. Определена эндогенная, индивидуальная и междомовая изменчивость структурных признаков шишек: длины и толщины во взаимно перпендикулярных направлениях в наиболее толстой части, числа чешуй и семян, длины апофиза наиболее развитых чешуй. На индивидуальном уровне среднестатистические значения параметров шишек составляют: длина – 13,8–22,6 мм ($6\% \leq C \leq 17\%$), больший диаметр – 12,0–18,6 мм ($7\% \leq C \leq 19\%$), меньший диаметр – 12,0–15,7 мм, число чешуй – 5,9–7,6 шт. ($7\% \leq C \leq 14\%$), длина апофиза – 0,16–2,09 мм ($29\% \leq C \leq 106\%$), число семян – 4,5–7,3 шт. ($9\% \leq C \leq 36\%$). Полученные результаты подтверждают данные об органоспецифичности уровней изменчивости структурных элементов генеративных органов у голосеменных растений. Широкая амплитуда изменчивости длины апофиза связана с его атавистической природой вследствие морфологического проявления кроющей чешуи, сросшейся с семенной чешуёй на ранних этапах эволюции современных видов семейства Cupressaceae, и кондупликатным развитием чешуй их шишек.

У плосковеточника, как и в природных популяциях сосны обыкновенной и ели европейской, уровни эндогенной и индивидуальной изменчивости совпадают. Это указывает на сбалансированность фенетического полиморфизма крымской интродукционной популяции *Platycladus orientalis* и свидетельствует о высоком микроэволюционном потенциале вида в условиях изоляции и возможности формирования в южных районах России в течение 20–25 перекрывающихся семенных поколений местной репродукции интродукционных популяций, сопоставимых по уровню фенотипической изменчивости природным популяциям голосеменных древесных растений.

Ключевые слова: плосковеточник, изменчивость, морфологические признаки, шишки, интродукция.

ВВЕДЕНИЕ

Плосковеточник восточный является представителем монотипного рода *Platycladus* Sprach семейства Cupressaceae Bartlett. Его родиной считается Китай (Farjon, Filer, 2013), при том что самовоспроизводящиеся популяции плосковеточника встречаются от Ирана до Кореи на высотах от 300 до 3300 м над уровнем моря (Fu et al., 1999). Коренных лесов с участием плосковеточника восточного практически не сохранилась. Сегодня чаще всего данный вид можно видеть в составе вторичных (производных) лесных экосистем, глубоко преобразованных в результате деятельности человека.

В природных условиях деревья плосковеточника способны доживать до 1000 лет, достигая более 20 м в высоту и до 2 м в диаметре ствола.

В течение многих веков плосковеточник используется при создании фитомелиоративных и декоративных насаждений на территории Китая и южных районов Центральной Азии. В результате интродукционной деятельности культурный ареал рассматриваемого вида охватывает все континенты Земли (Guoqing, 2016). В декоративных насаждениях Пекина насчитывается большое число многовековых деревьев плосковеточника, взятых под охрану государства (Sun et al., 1992). Лесоводы Китая рассматривают плосковеточник как важную лесомелиоративную породу для закрепления склонов (Wang et al., 2013). Изучаются вопросы семенного размножения и выращивания посадочного материала данного вида (Yang et al., 2011; Liu et al., 2013).

В Крыму плосковetchник введен в культуру в 1813 году (Забелин, 1939). Благодаря засухоустойчивости, невысокой требовательности к плодородию почв, относительной морозостойкости и декоративным качествам, он получил широкое распространение в зеленом строительстве и степном лесоразведении в Крыму, степных районах Северного Кавказа и Северного Причерноморья.

Для плосковetchника в условиях культуры в Крыму характерно очень быстрое вступление растений семенного происхождения в репродуктивную фазу. По нашим наблюдениям, в благоприятных условиях выращивания в питомнике первые женские шишки закладываются у растений семенного происхождения в возрасте четырёх лет. Исходя из этого, можно полагать, что в культуре в Крыму этот вид представлен многими поколениями местной семенной репродукции, что позволяет изучать этот вид с позиций популяционной биологии (Некрасов, 1980; Яблоков, 1987).

Изучение особенностей репродуктивного развития выявило эндогенную и индивидуальную изменчивость ритмов развития, обилия закладки микростробилов и женских шишек, процесса опыления и диссеминации у плосковetchника во всех районах Крыма, а также значительную вариабельность посевных качеств семян как в урожае отдельно взятого дерева, так и у рядом растущих деревьев (Захаренко и др., 2022а, 2022б).

К настоящему времени изучение внутривидовой изменчивости морфологических признаков у плосковetchника восточного в условия интродукции в нашей стране и за ее пределами ограничивалось отбором и вегетативным размножением форм, отличающихся габитусом кроны, ветвлением, окраской листьев и представляющих интерес для декоративного садоводства (Krüssmann, 1985). Изменчивость морфологических признаков репродуктивных органов, часто используемая в фенетике древесных растений (Мамаев, 1973), у данного вида практически не изучена. Приводятся лишь краткие сведения об общем виде и размерах зрелых шишек и микростробилов плосковetchника (Fu et al., 1999).

Устойчивость вида и его способность приспосабливаться к изменяющимся условиям среды при интродукции во многом зависит от генетического разнообразия совокупности растений, имеющих в районе культуры. Одним из важных направлений изучения генетического разнообразия вида является оценка его фенотипической изменчивости по возможно большему числу признаков как в природном ареале, так и в условиях интродукции (Яблоков, 1987; Яблоков, Ларина, 1985). Большой интерес такие исследования представляют для оценки адаптивного потенциала и перспектив использования хозяйственно ценных инородных древесных растений в декоративном садоводстве и лесоразведении. В связи со сложностью изучения адаптивных наследственных признаков, имеющих полигенную природу, в качестве первого шага оценки генетического полиморфизма популяций используют фенетический анализ изменчивости морфологических признаков вегетативных и генеративных признаков. При этом особый интерес представляют признаки, характеризующиеся минимальной вариабельностью на уровне отдельного дерева, которая характеризуется коэффициентом их вариации.

Накопление данных об изменениях в фенофонде открывает возможность проследить тренд микроэволюционных сдвигов и выявить особенности формирования интродукционных популяций в череде семенных поколений местной репродукции. Это также дает возможность управлять микроэволюционным процессом методами селекции. Такие исследования заслуживают особого внимания в условиях возможного глобального изменения климата, когда в результате смещения границ природно-климатических зон основой ведения лесного хозяйства могут стать инородные древесные растения, к числу которых в засушливых условиях юга России относится плосковetchник восточный.

Целью проведенных нами исследований было изучение изменчивости морфологических признаков шишек плосковetchника восточного в Крыму.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили шишки деревьев плосковеточника в декоративных насаждениях Южного берега и Предгорной зоны Крыма, а также на участках лесных культур в Евпаторийском лесничестве. Шишки собирали непосредственно перед началом их раскрытия. Для биометрического анализа с каждого из 36 деревьев собирали по 25 шишек в средней части кроны.

У каждой шишки с помощью штангенциркуля с точностью 0,1 мм измеряли длину тела (L) и толщину в двух взаимно перпендикулярных направлениях в её наиболее толстой части (D – диаметр максимальный и d – диаметр минимальный), а также расстояние между кончиками шипов наиболее развитой, как правило, второй нижней пары чешуй (B). Длину выростов чешуй (k) определяли расчётным путём по формуле: $k=(B - D)/2$.

Для сравнительного визуального анализа внешних признаков шишек отдельно взятых деревьев измерение сопровождалось их фотографированием. Каждая измеренная шишка помещалась в отдельный бумажный пакет. После высыхания шишки подсчитывали число чешуй и развившихся в ней семян.

Полученный числовой материал обработан с помощью пакета прикладных программ статистического анализа Excel 2016. Уровень изменчивости показателей оценивали по шкале, предложенной С. А. Мамаевым (1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

У плосковеточника восточного шишки закладываются на концах побегов в периферийной части кроны часто в виде гроздей. В таких гроздях шишки, расположенные на концах наиболее развитых боковых побегов, имеют большие размеры, чем развивающиеся на ниже расположенных на материнской ветви побегах.

Шишки образованы накрест супротивно расположенными парами чешуй, нижние из которых остаются недоразвитыми. В разной степени недоразвитыми или сросшимися в шишках отдельных деревьев также остаются чешуи терминальной пары.

Закладка и развитие отдельно кроющих и семенных чешуй у плосковеточника восточного не наблюдается, то есть шишка образована, по определению А. Л. Тахтаджяна, из «простых» чешуй (Тахтаджян, 1956).

В поперечном сечении, проведенном через предусмотренные нашей методикой точки измерения толщины шишки в её наиболее утолщённой части, её тело по форме близко к овальной. Большой диаметр сечения тела шишки (D) совпадает с серединой наиболее развитой пары чешуй. Тело шишки без учёта выростов чешуй по форме варьирует от сплюснутой с боков шаровидной до овоидной.

Визуальный анализ шишек у плосковеточника восточного, собранных в декоративных и лесомелиоративных насаждениях Крыма, позволяет видеть изменчивость их формы и размеров как на индивидуальном, так и эндогенном уровнях (рис. 1). Одним из существенных морфологических признаков, характеризующих индивидуальную изменчивость деревьев по морфологическим признакам шишек, является степень развития у чешуй выростов (апофизов). На индивидуальном уровне форма апофиза варьирует от небольших чешуевидных (рис. 1 Г, Ж) до крупных клювовидных выростов (рис. 1 А, Д). У шишек отдельных деревьев шиповидный или клювовидный вырост бывает более сильно развит только на верхних чешуях (рис. 1 Б, В, Е). Шишки с апофизами, наиболее развитыми у верхних пар чешуй (рис. 1, Б), приобретают бокаловидную форму.

Сочетание таких морфологических признаков как длина и толщина тела шишки в двух взаимно перпендикулярных направлениях, форма и размеры выростов (апофизов) чешуй и их приуроченность к определённым парам чешуй делают эти морфологические признаки четкими показателями индивидуальных особенностей деревьев плосковеточника восточного и могут рассматриваться в качестве фенотипов.

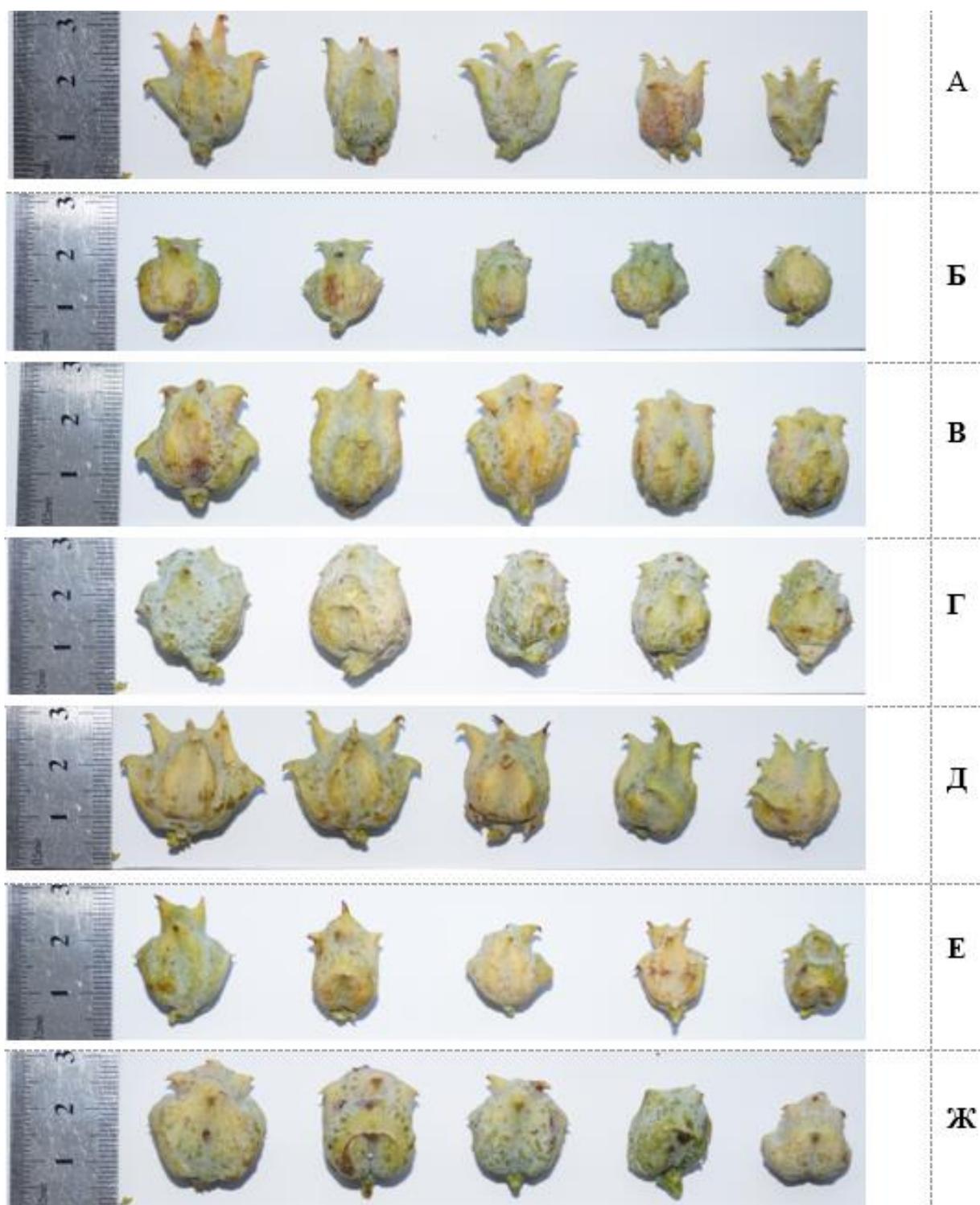


Рис. 1. Индивидуальная и эндогенная морфологическая изменчивость шишек плосковеточника восточного в Крыму

А–Ж – образцы шишек отдельных деревьев.

Результаты изучения эндогенной изменчивости зрелых шишек у отдельных деревьев плосковеточника, представленные в таблицах 1 и 2, показывают, что различия между шишками в урожае отдельно взятого дерева по длине тела составляет от 3,8 мм (деревья № 1/1

и 3/4) до 12,1 мм (дерево №2/3), при среднем значении этого показателя соответственно 19,7 мм и 12,2 мм в первом случае, и 17,8 мм во втором. Эндогенное варьирование данного показателя у большинства деревьев во всех местах произрастания характеризуется очень низким или низким уровнями изменчивости ($C \div 5-12\%$), и лишь у одного из исследуемых деревьев составляет 17 %, то есть оценивается средним уровнем по шкале С. А. Мамаева.

Таблица 1

Эндогенная изменчивость морфологических признаков тела шишек плосковеточника восточного в Крыму

№ дерева*	Морфологические признаки шишек								
	Длина тела шишки (H), мм			Больший диаметр сечения тела шишки (D), мм			Меньший диаметр сечения тела шишки (d), мм		
	L±m	lim L	C, %	D±m	lim D	C, %	d±m	lim d	C, %
1/1	19,7±0,19	17,7–21,5	5	14,5±0,41	12,7–25,5	15	13,1±0,46	11,0–25,3	19
1/3	21,3±0,38	18,0–25,8	10	17,0±0,44	13,0–25,6	14	15,7±0,39	12,7–24,6	14
1/6	15,5±0,27	12,5–19,5	10	13,3±0,25	11,2–17,0	10	12,0±0,18	10,0–14,2	8
2/1	20,8±0,25	17,7–23,0	7	17,3±0,23	15,0–19,4	7	14,4±0,19	12,3–16,7	7
2/3	17,8±0,56	11,5–23,6	17	13,5±0,32	9,8–16,0	12	12,8±0,30	9,8–16,0	13
2/7	19,7±0,36	16,1–24,2	8	14,0±0,17	12,2–16,3	7	12,9±0,15	10,9–15,0	6
3/1	20,5±0,30	16,0–24,4	9	15,9±0,31	12,5–19,7	12	14,1±0,20	10,6–17,1	9
3/2	17,2±0,22	13,8–19,6	8	17,0±0,22	14,5–20,0	8	14,9±0,19	11,7–17,3	8
3/4	12,2±0,11	10,3–14,1	6	12,0±0,14	9,8–13,9	7	9,8±0,11	8,0–11,6	7
4/1	19,1±0,25	15,2–22,2	8	16,5±0,10	11,3–19,9	11	14,6±0,20	12,3–17,4	9
4/2	13,8±0,21	10,8–16,4	9	12,7±0,17	10,3–14,8	8	10,6±0,15	9,0–12,6	9
4/4	15,9±0,23	12,3–18,5	9	14,7±0,27	12,2–18,7	12	12,9±0,24	10,6–17,3	12
5/1	18,4±0,27	14,7–21,7	9	17,1±0,27	13,0–20,6	10	17,1±0,27	11,7–17,6	10
5/3	16,2±0,32	12,2–19,5	12	17,1±0,33	11,7–22,0	12	14,2±0,30	10,8–19,1	13
5/4	17,8±0,25	13,4–20,5	12	13,9±0,23	12,1–18,7	11	12,6±0,18	10,0–16,0	9
6/1	15,4±0,26	11,0–18,5	11	13,7±0,26	9,9–18,9	12	11,7±0,20	8,6–15,8	11
6/3	22,6±0,23	19,1–25,5	7	18,6±0,36	14,2–23,9	12	15,5±0,20	12,6–17,9	8
6/4	18,3±0,30	13,6–22,2	10	13,7±0,29	10,0–18,9	13	12,4±0,25	13,6–22,2	10

Причиной относительно широкого варьирования длины тела шишки, когда имеет место двукратное превышение рассматриваемого показателя (дерево № 2/3), очевидно является высокий урожай шишек у дерева. При этом развитие более крупных шишек на побегах, сформированных в периферической части кроны, ближе к концам ветвей, вероятно, связано с особенностями перераспределения пластических веществ между побегами различных порядков в системе ветвления относительно вершины осевого побега материнской ветви.

Связь между размерами шишек, обилием их закладки и положение на побегах различных порядков ветвления в пределах ветви была обнаружена нами также у кипарисов (Захаренко, 2006). Описанное у многих растений различие плодовых образований по размерам при их массовой закладке, рассматривается как результат конкурентных отношений между ними (Леопольд, 1968).

Аналогичная картина эндогенной изменчивости наблюдается по показателям диаметра шишки D и d. Различия между максимальным и минимальным значениями этих показателей также могут достигать двукратных значений. Однако причины этих различий во многом иные, чем по длине тела шишки, и обусловлены особенностями формы отдельных шишек, отличающихся количеством пар чешуй и степенью развития апофиза (табл. 2).

Шишки по количеству слагающих их чешуй варьируют в узких пределах, поскольку у абсолютного большинства деревьев их число не превышает 8 штук (4 пары). На эндогенном

Таблица 2

Эндогенная изменчивость размеров апофиза и счётных морфологических признаков шишек плоскочеточника восточного в Крыму

№ дерева*	Морфологические признаки шишек								
	Длина апофиза (k), мм			Число чешуй в шишке (n), шт.			Число семян в шишке (N), шт.		
	k±m	lim k	C, %	n ±m	lim n	C, %	N±m	lim N	C, %
1/1	1,33±0,07	0,55–2,20	30	7,0±0,18	6–8	14	7,0±0,30	4–10	23
1/3	1,35±0,11	0,35–2,40	43	6,3±0,16	4–8	14	6,1±0,26	2–10	23
1/6	0,64±0,07	0,01–1,65	62	6,1±0,13	4–8	12	5,4±0,21	4–9	20
2/1	2,09±0,12	0,70–2,40	28	6,0±0,03	6–7	3	6,0±0,01	4–8	17
2/3	1,57±0,12	0,40–,45	43	7,1±0,18	6–8	14	7,3±0,30	5–10	21
2/7	0,66±0,09	0,01–1,75	73	5,9±0,07	4–6	7	5,9±0,10	5–7	9
3/1	0,65±0,09	0,01–1,70	89	6,9±0,15	6–8	13	6,8±0,20	5–10	18
3/2	1,51±0,12	0,01–3,40	50	6,8±0,15	6–8	14	7,1±0,25	5–10	22
3/4	1,43±0,06	0,01–2,25	29	6,1±0,06	6–8	7	6,0±0,12	5–9	12
4/1	1,09±0,07	0,03–2,25	42	6,5±0,13	6–8	13	6,0±0,14	4–10	14
4/2	0,41±0,06	0,01–1,20	94	6,1±0,08	4–8	9	5,1±0,16	3–7	20
4/4	1,06±0,10	0,02–2,25	61	6,2±0,12	4–8	12	5,0±0,21	2–10	26
5/1	1,09±0,07	0,02–2,25	42	6,8±0,14	6–8	13	5,1±0,20	2–8	25
5/3	1,12±0,08	0,01–2,40	46	6,7±0,14	5–8	14	5,3±0,27	2–9	32
5/4	1,06±0,11	0,02–2,25	61	6,2±0,08	6–8	8	5,6±0,15	4–8	17
6/1	0,08±0,04	0,00–1,05	99	6,1±0,09	5–8	9	4,7±0,22	2–8	30
6/3	0,16±0,06	0,01–1,50	106	7,6±0,13	6–8	11	7,4±0,29	4–10	24
6/4	1,75±0,13	0,02–3,35	48	6,2±0,08	5–8	9	4,5±0,25	1–7	36

Примечание к таблице. * – №№ деревьев: 1/1, 1/3, 1/6 – Южный берег Крыма; 2/1, 2/3, 2/7 – Предгорная зона Крыма; 3/1, 3/2, 3/4 – участок 1, Евпаторийское лесничество; 4/1, 4/2, 4/4 – участок 2, Евпаторийское лесничество; 5/1, 5/3, 5/4 – участок 3, Евпаторийское лесничество; 6/1, 6/3, 6/4 – участок 4, Евпаторийское лесничество.

уровне их число варьирует от 4–6 до 4–8 штук. Такое варьирование обусловлено максимально и минимально возможным числом пар чешуй в шишке, которое не может быть меньше двух и максимально четырёх пар чешуй.

Эндогенная изменчивость рассмотренных мерных признаков и количества чешуй в шишках у большинства деревьев характеризуется низким уровнем изменчивости ($C \leq 12\%$), и лишь в выборках единичных деревьев достигает среднего уровня ($C \leq 20\%$). Среди рассматриваемых морфологических признаков шишек плоскочеточника восточного наиболее вариабельным является длина апофиза (k). Эндогенная изменчивость этого признака характеризуется уровнями изменчивости от повышенного ($C \div 20\text{--}30\%$) у деревьев № № 1/1, 2/1, 3/4 до очень высокого ($C > 40\%$) у остальных. Как видно из таблиц 1 и 2, повышенный уровень эндогенной изменчивости характерен для деревьев с достаточно крупными апофизами чешуй, а очень высокий – со среднестатистическим значением его длины менее 1 мм. При визуальном описании шишек форму таких коротких апофизов можно относить к чешуям или коротким шипам.

Обнаруженная нами большая амплитуда эндогенной изменчивости длины апофиза характерна и для других хвойных. Например, у сосны обыкновенной на Урале этот признак также характеризуется высоким уровнем эндогенной изменчивости – $C \div 24\text{--}39\%$. (Мамаев, 1973).

В процессе формирования шишки на каждой чешуе развиваются две, а на чешуях верхней нормально развитой пары часто одна семяпочка (Jagel, Dörken, 2015). При наличии в шишке 4–8 чешуй в шишке потенциально могут развиваться от 8 до 16 семян. Однако число развившихся семян в отдельно взятой шишке определяется не только потенциально

возможным количеством чешуй и заложенных на них семяпочек, но и, как показали ранее проведенные нами исследования, у каждого дерева это определяется также его индивидуальными феноритмическими особенностями и сочетанием погоднo-климатических факторов в период формирования генеративных органов и опыления (Захаренко и др., 2022б). В результате этого наблюдается более высокий уровень эндогенной изменчивости числа семян в шишках относительно аналогичного показателя, характеризующего изменчивость числа чешуй в них. Если коэффициент эндогенной изменчивости числа чешуй $C \div 3 - 14 \%$, то числа семян $C \div 9 - 36 \%$.

Приведенные в таблицах 1 и 2 и на рисунке 1 данные показывают, что у плосковetchника восточного наблюдается большое сходство деревьев по уровню эндогенной изменчивости биометрических показателей шишек, при достаточно четком различии отдельных деревьев по форме шишек.

Данные по эндогенной изменчивости мерных и счётных признаков шишек плосковetchника восточного в насаждениях (демах), созданных в различных районах Крыма, делают возможным оценить взаимосвязь между изученными признаками. Расчёт коэффициентов корреляции показал, что математически достоверная связь существует как между мерными, так и счётными признаками (табл. 3). Наиболее взаимозависимыми признаками являются размеры тела и число морфологически нормально развитых семян в шишке. Недостаточно высокая частота достоверной корреляции между длиной шишки и числом семян у деревьев в пределах рассмотренной совокупности деревьев позволяет лишь условно говорить о независимости процессов формирования морфологических признаков шишки от числа сформировавшихся в ней семян, поскольку не учтено число развивавшихся и отмерших семян на начальных этапах эмбриогенеза.

Таблица 3

Доля деревьев плосковetchника восточного в Крыму с достоверной корреляционной связью ($r \geq 0,55$) между морфологическими признаками шишек, %

Морфометрические признаки шишек	Длина шишки	Диаметр максимальный	Диаметр минимальный	Число чешуй в шишке	Число семян в шишке
Диаметр максимальный	55				
Диаметр минимальный	76	79			
Число чешуй в шишке	21	39	39		
Число семян в шишке	45	70	52	55	
Длина апофиза	0	4	9	21	9

Различия в корреляции между структурными признаками шишки, вероятно, связаны с определённой автономией векторов развития морфологических элементов шишки в пределах общего морфогенетического пространства, задаваемого генотипом дерева с учётом влияния комплекса внешних и внутренних физиологических факторов.

Оценка эндогенной и межгрупповой изменчивости показало, что наиболее переменными признаками, как в урожае шишек отдельно взятого дерева, так и в выборках деревьев из разных районов Крыма, являются число семян в шишке и размеры апофиза (табл. 4).

Вариабельность числа морфологически нормально сформированных семян и их качество, зависит не только от индивидуальных особенностей дерева, но и, как показали наши исследования (Захаренко и др., 2022а, 2022б), условий опыления конкретного дерева. На это указывает и тот факт, что в шишках, образованных из четырёх пар чешуй, при потенциально возможном развитии 16 семян, их максимальное число в одной шишке у деревьев во всех районах Крыма не превышало 10 штук.

Таблица 4

Междемовая изменчивость морфологических признаков шишек плоскочеточника восточного в Крыму

Морфологические признаки шишек											
Длина, мм		Наибольший диаметр, мм		Наименьший диаметр, мм		Число чешуй, шт.		Число семян, шт.		Длина апофиза, мм	
L±m	C, %	D±m	C, %	d±m	C, %	n±m	C, %	N±m	C, %	k±m	C, %
Южный берег Крыма											
19,9±0,21	14	14,9±0,16	15	13,0±0,16	17	6,4±0,06	13	5,9±0,12	27	1,27±0,05	54
Предгорная зона Крыма											
19,1±0,18	14	18,1±0,17	12	14,8±0,13	13	6,5±0,06	14	6,6±0,09	20	1,65±0,05	41
Участок 1, Евпаторийское лесничество											
16,8±0,22	18	14,5±0,16	16	12,4±0,15	17	6,8±0,06	14	7,0±0,11	14	0,87±0,05	87
Участок 2, Евпаторийское лесничество											
17,1±0,17	14	14,7±0,13	13	13,0±0,13	14	6,4±0,06	13	5,6±0,08	20	0,09±0,04	99
Участок 3, Евпаторийское лесничество											
18,3±0,22	17	15,5±0,18	17	13,4±0,14	15	6,6±0,07	14	5,6±0,14	37	1,28±0,09	107
Участок 4, Евпаторийское лесничество											
17,3±0,13	11	16,0±0,15	13	13,7±0,13	13	6,7±0,06	14	5,7±0,10	24	0,65±0,07	143

Изменчивость длины апофиза, вероятно, зависит от комплекса физиологических и морфогенетических процессов внутри дерева, которые определяют особенности морфологического развития опылённых шишек как целостных органов и морфогенеза составляющих их структурных элементов. Наибольшей вариабельностью по длине апофиза на эндогенном уровне характеризовались деревья с обильным урожаем и гроздеобразным размещением шишек.

Известно, что у представителей семейства кипарисовые чешуи шишек имеют две системы проводящих пучков, что является следствием срастания семенной и кроющей чешуй на ранних этапах филогенеза представителей этого семейства (Hagerup, 1933; Lemoine-Sebastian, 1968). Можно полагать, что наличие апофиза является атавизмом, филогенетически обусловленным кондуктивной природой формирования простых чешуй шишки. С этой точки зрения, апофиз является морфологическим проявлением кроющей чешуи, утратившей в филогенезе вида морфологическую самостоятельность. По-видимому, этим объясняется отсутствие корреляции между размерами апофиза и остальными счётными и мерными признаками шишек.

Полученные нами данные об изменчивости шишек у плоскочеточника восточного позволяют считать, что у данного вида, как и у сосен и елей в природных популяциях, уровень эндогенной изменчивости признаков, характеризующих размеры шишек и число чешуй в них, органоспецифичен и обусловлен видовыми особенностями морфо- и органогенеза (Мамаев, 1973).

Оценить силу влияния индивидуальных особенностей деревьев и условий произрастания на варьирование морфометрических признаков шишек на статистическом уровне позволяет двухфакторный дисперсионный анализ. При этом отметим, что влияние фактора «условия произрастания» включает в себя не только собственно почвенно-климатические условия произрастания, но и не учтённое в данном случае обилие урожая шишек у деревьев, то есть особенности перераспределения у деревьев пластических веществ в системе ветвления и между шишками, особенно при их обилии и гроздеобразном размещении.

В результате двухфакторного дисперсионного анализа обнаружено (табл. 5), что наиболее сильное влияние индивидуальных особенностей деревьев сказывается на изменчивости таких показателей размера шишки как максимальный и минимальный диаметр (соответственно 13,1 % и 16,5 %). Влияние же индивидуальных особенностей дерева на

изменчивость длины шишки среди мерных и остальных признаков оказалось минимальным – 3,8 %, в то время как сила влияния условий произрастания наибольшая – 20,9 %. На сложную природу влияния взаимодействия индивидуальных особенностей и условий произрастания на изменчивость мерных признаков указывает величина его силы, составляющая около 34 % на размеры тела шишки и более 41 % на длину апофиза.

Таблица 5

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа морфометрических показателей шишек плосковеточника восточного в Крыму

Признаки шишек	Факторы	Критерий Фишера*	Сила влияния фактора (h^2), %
Максимальный диаметр	Индивидуальные особенности деревьев	47,7	13,1
	Условия произрастания	14,1	3,9
	Взаимодействие	30,6	33,5
Минимальный диаметр шишки	Индивидуальные особенности деревьев	68,7	16,5
	Условия произрастания	21,0	5,1
	Взаимодействие	36,2	34,8
Длина шишки	Индивидуальные особенности деревьев	16,9	3,8
	Условия произрастания	91,8	20,9
	Взаимодействие	37,3	34,0
Число чешуй в шишке	Индивидуальные особенности деревьев	21,4	9,2
	Условия произрастания	3,8	1,6
	Взаимодействие	6,6	11,3
Число семян в шишке	Индивидуальные особенности деревьев	13,2	5,0
	Условия произрастания	29,3	11,2
	Взаимодействие	9,7	14,6
Длина апофиза	Индивидуальные особенности деревьев	28,7	6,8
	Условия произрастания	37,7	8,9
	Взаимодействие	44,1	41,6

Примечание к таблице. * – Во всех случаях $F_{\text{факт.}} > F_{0,0001}$.

Влияние индивидуальных особенностей деревьев, условий произрастания и их взаимодействие на изменчивость числа чешуй и семян невелика и суммарно составляет менее 30 %, то есть развитие этих признаков шишек регулируется более сложным комплексом физиолого-биохимических и морфогенетических факторов, складывающихся в дереве как относительно целостной системе частей и органов различной степени соподчинённости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований эндогенной и индивидуальной изменчивости шишек показали, что у плосковеточника восточного в условиях культуры в Крыму уровни изменчивости рассмотренных признаков совпадают с данными аналогичных исследований природных популяций елей и сосен и подтверждают вывод об органоспецифичности уровней изменчивости структурных элементов генеративных органов у голосеменных растений.

Корреляция между структурными признаками шишки в значительной мере определяется числом развивающихся в шишке семян, а также индивидуальными векторами их морфогенеза в рамках общего для вида морфогенетического пространства. Отсутствие корреляции между размерами апофиза и другими признаками шишки указывает на его атавистическую природу, филогенетически обусловленную кондуктивной природой формирования простых чешуй шишки у представителей семейства Cupressaceae.

Отсутствие различий эндогенного и индивидуального уровней изменчивости одноименных признаков позволяет с большой вероятностью считать, что в Крыму в череде поколений местной семенной репродукции сформировалась интродукционная популяция плосковеточника восточного со сбалансированным фенетическим полиморфизмом по

структурным признакам шишек. Это свидетельствует о высоких темпах микроэволюции плоскочеточника восточного в условиях изоляции и широкой культуры, а также о возможности формирования на юге России в течение 20–25 перекрывающихся семенных поколений местной репродукции интродукционных популяций, сопоставимых по уровню фенотипической изменчивости природным популяциям голосеменных древесных растений.

Список литературы

- Атрохин В. Г. *Biota orientalis* (L.) Endl. // Древесные породы мира. Т. 3. Древесные породы СССР / [Под ред. К. К. Калущкого]. – М.: Лесная промышленность, 1982. – С. 212–213.
- Забелин И. А. *Gymnospermae* – голосеменные // Труды Никитского ботанического сада. – 1939. – Т. 22. – Вып. 1. – С. 35–178.
- Захаренко Г. С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода кипарис (*Cupressus* L.). – Киев: Аграрна наука, 2006. – 256 с.
- Захаренко Г. С., Севастьянов В. Е., Салогуб Р. В. Репродуктивное развитие и качество семян плоскочеточника восточного в Крыму // Труды Санкт-Петербургского НИИ лесного хозяйства. – 2022а. – № 1. – С. 34–46.
- Захаренко Г. С., Севастьянов В. Е., Салогуб Р. В. Особенности репродуктивного развитие *Platycladus orientalis* (L.) Franco в Крыму // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. – 2022б. – № 1. – С. 40–47.
- Кузнецов С. И. Основы интродукции и культуры хвойных Древнего Средиземья на Украине и в других районах юга СССР. – Киев: Наукова думка, 1984. – 124 с.
- Леопольд А. Рост и развитие растений. – М.: Мир, 1968, – 494 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). – М.: Наука, 1973. – 284 с.
- Некрасов В. И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. – М.: Наука, 1980. – 101 с.
- Тахтаджян А. Л. Высшие растения. Т. 1. От псилофитовых до хвойных. – М.-Л., Изд. АН СССР, 1956. – 488 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. – М.: Высшая школа, 1985. – 159 с.
- The Gymnosperm Database, <http://www.conifers.org/cu/Platycladus.php> (29.12.2017)
- Guoqing L., Sheng D. and Zhongming W. Mapping the climatic suitable habitat of oriental arborvitae (*Platycladus orientalis*) for introduction and cultivation at a global scale // *Scientific Reports*. – 11. 2016. – Vol. 6. – P. 1–9.
- Farjon, A., Filer D. An atlas of the World's Conifers: An analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. – Leiden, Boston: Brill, 2013. – 524 p.
- Fu L., Yu Y., and Robert R. M. Taxodiaceae. In Wu Zheng-yi and Peter H. Raven (eds.). *Flora of China*, Volume 4. Beijing: 1999. Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden. (<http://www.efloras.org>)
- Hagerup O. Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske meddelelser*. – 1933. – B. 10. – S. 1–82.
- Krüssmann G. *Manual of Cultivated Conifers*. – Tumber Press: Portland, Oregon, 1985. – 361 p.
- Lemoine-Sebastian C. La Vaskularisation du complexe bractée-ecaille chez les Taxodiacees // *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse*. – 1968. – Vol. 7, N 1. – P. 1–22.
- Liu F., Xing S., Ma H., Du Z., Ma B. Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings // *Applied microbiology and biotechnology*. – 2013. – Vol. 97, N. 20. – 2013. – P. 9155–9164.
- Jagel A., Dörken V. M. Morphology and morphogenesis of the seed cones of the Cupressaceae – part II Cupressoideae // *Bulletin of the Cupressus Conservation Project*. – 2015, N 4 (2), – P. 51–78.
- Sun Z., Qi T., Jin C., Wang Z. *Famous ancient Trees in Beijing*, – Beijing: Publishing House, 1992. – 126 s.
- Yang X., Dong N., Yan D., Sajiki N., Zhao Y. The growth and distribution of *Platycladus orientalis* seed-base seedling root in different culture periods // *Shengtai xuebao*. – Vol. 31, N 19. – 2011. – P. 5818–5823.
- Wang L., Feng J., Wan X., Wang S., Jia C. The interaction of drought and slope aspect on growth of *Quercus variabilis* and *Platycladus orientalis* // *Shengtai xuebao*. – 2013. – Vol. 33, N 8. – P. 2425–2431.

Zakharenko G. S., Salogub R. V., Sevastyanov V. E. Variation of biomorphological characteristics of cones of oriental arborvitae (*Platycladus orientalis* (L.) Franco) in the Crimea // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 61–71.

The intraspecific variation of cones of oriental arborvitae (*Platycladus orientalis* (L.) Franco) has been studied in ornamental plantations in the Foothill Crimea and the South Coast of Crimea, as well as in four forest plantations in the coastal zone of Evpatoria. The endogenous, individual and interdemic variation of the structural features of cones has been determined: length and thickness in mutually perpendicular directions in the thickest part, the number of scales and seeds, the length of the apophysis of the most developed scales. At the individual level, the average statistical values of the parameters of the cones are: length – 13.8–22.6 mm ($6\% \leq C \leq 17\%$), larger diameter – 12.0–18.6 mm ($7\% \leq C \leq 19\%$), smaller diameter – 12.0–15.7 mm, number of scales – 5.9–7.6 pcs. ($7\% \leq C \leq 14\%$), apophysis length – 0.16–2.09 mm ($29\% \leq C \leq 106\%$), number of seeds – 4.5–7.3 pcs. ($9\% \leq C \leq 36\%$). The results obtained confirm the data on the organ specificity of the levels of variability of the structural elements of generative organs in gymnosperms. The wide range of variation in the length of the apophysis is associated with its atavistic nature due to the morphological appearance of the covering scale, fused with the seed scale at the early stages of evolution of modern species of the Cupressaceae family, and the conduplicated development of the scales of their cones. The levels of endogenous and individual variation coincide in oriental arborvitae, as in natural populations of *Pinus sylvestris* and *Picea abies*. This indicates a balanced phenetic polymorphism of the introduced Crimean population of *Platycladus orientalis* and indicates a high microevolutionary potential of the species in conditions of isolation and the possibility of formation in the southern regions of Russia during 20–25 overlapping seed generations of local reproduction of introduced populations comparable in terms of phenotypic variability to natural populations of gymnosperms.

Key words: *Platycladus*, variation, morphological features, cones, introduction.

Поступила в редакцию 17.10.22

Принята к печати 27.10.22

УДК 635.054:635.925(477.75)

Декоративные древесные растения города Керчь и перспективы их использования в озеленении

Потапенко И. Л., Летухова В. Ю.

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

Изучено современное состояние декоративных древесных деревьев и кустарников Керчи (Восточный Крым). Мы изучили дендрофлору парков, скверов, учебных, административных, медицинских учреждений и уличных насаждений. Определен состав видов и проанализирована их таксономическая структура. Дендрофлора Керчи включает 85 видов, относящихся к 59 родам из 36 семейств. Ведущая роль в таксономической структуре принадлежит таким семействам: Rosaceae и Leguminosae – по 8 видов; Cupressaceae и Salicaceae – по 7 видов, Oleaceae – 7 видов, Pinaceae – 4 вида, остальные семейства включают 1–3 вида. Проанализировано ботанико-географическое происхождение видов. Более трети (34,1 %) видов широко распространены по территориям нескольких флористических областей. Далее следуют виды Средиземноморской (22,4 %), Восточноазиатской (12,9 %) и Атлантическо-Североамериканской (10,6 %) флористических областей. Более половины (56,5 %) деревьев и кустарников Керчи относятся к аборигенной крымской флоре. Ведущее место в биоморфологической структуре дендрофлоры занимают листопадные лиственные деревья (48,2 %), за ними следуют листопадные кустарники (18,8 %), хвойные деревья (11,8 %). Листопадные деревья превосходят все остальные биоморфы как по видовому разнообразию, так и по численности. Особое внимание было уделено их биологическим, экологическим и декоративным особенностям. Анализ перспективности интродуцентов проводился по их состоянию и декоративным свойствам. Дана морфологическая и биологическая характеристика основных листопадных деревьев: *Platanus × acerifolia*, *P. occidentalis*, *P. orientalis*, *Styphnolobium japonicum*, *Fraxinus americana*, *F. excelsior*, *F. angustifolia*, *Koeleruteria paniculata*. Приводятся их декоративные характеристики, устойчивость к вредителям и рекомендации по использованию в озеленении. В основной ассортимент декоративных древесных растений следует включать те деревья и кустарники, которые имеют длительный период интродукции в регионе или аборигенные виды с необходимыми экологическими характеристиками.

Ключевые слова: декоративные древесные растения, озеленение, Керчь, Восточный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Керчь в настоящее время является административным, промышленным, курортным, туристическим и культурным центром Восточного Крыма. В связи со строительством крымского моста город стал «воротами» в Крым, его значение возросло. Комфортность и благоустройство города в значительной степени определяются характером, расположением и составом зеленых насаждений, поскольку разные их виды (сады, парки, пригородные леса, прибрежные территории) являются одними из наиболее привлекательных мест отдыха. Внутригородские зеленые насаждения (бульвары, аллеи, придомовые посадки) выполняют функции мест кратковременного отдыха, особенно для наименее подвижной части населения (дети, пенсионеры). Качественные зеленые насаждения выполняют экологические, санитарно-гигиенические, эстетические функции. Следовательно, наряду с элементами природного ландшафта древесные растения играют роль важной составляющей урбанизированных ландшафтов, что обуславливает необходимость проведения мониторинга, оценки, охраны и преобразования всех компонентов природной подсистемы урбэкоосистем (Ильченко, 2014; Zhang et al., 2017; Чомаева, 2020).

Сведения о древесных растениях Керчи малочисленны и получены давно (Воинов, 1964; Кохно и др., 1983), либо фрагментарны (Потемкина, 2018; Погосян и др., 2019). Таким образом, актуальным является изучение древесных насаждений города Керчь с целью их эффективного использования и обогащения перспективными видами и формами деревьев и кустарников.

Цель настоящего исследования – предложить пути оптимизации ассортимента декоративных деревьев и кустарников для различных типов зеленых насаждений Керчи. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- определить видовой состав дендрофлоры, провести ее систематический и ботанико-географический анализ, в том числе степень использования видов аборигенной крымской флоры;
- проанализировать состав жизненных форм древесных растений, частоту их встречаемости в зеленых насаждениях города;
- проследить историю интродукции некоторых видов деревьев для решения вопроса об их широком использовании в озеленении;
- предложить виды и формы деревьев и кустарников с указанием декоративных качеств, экологических характеристик и возможных способах применения в зеленых насаждениях города.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Город Керчь расположен в восточном Крыму вдоль побережья Керченского пролива. Климат – степной приморский, засушливый. Средняя годовая температура – 11,2 °С. Средняя минимальная температура воздуха (январь) составляет –2–4 °С. Минимумы температур достигают – 20–30 °С. Среднегодовое количество атмосферных осадков – 355 мм. Летом засуха способна продолжаться свыше трех месяцев и часто сопровождается суховеями. Зональный тип почв в районе Керчи – черноземы южные, которые характеризуются содержанием гумуса до 4,5 % и мощностью гумусового горизонта до 1 метра. Региональная растительность представлена настоящими и петрофитными степями, томилларами, саванноидами, а также кальцепетрофитом и галофильно-литоральными комплексами (Ведь, 2000; Багрова и др., 2001).

Дендрологическая инвентаризация зеленых насаждений Керчи была проведена путем экспедиционных выездов на протяжении 2018–2022 годов. Изучались объекты зеленого строительства общего пользования (парки, скверы), ограниченного пользования (территории учебных, административных, медицинских заведений), уличные насаждения. При обследовании зеленых насаждений определяли видовую принадлежность и формовое разнообразие деревьев и кустарников, примерный возраст, а также частоту и способы использования в обследуемых объектах. Систематическое положение, объем и номенклатура таксонов приняты по The Plant List (2013). Виды аборигенной флоры Крыма уточнялись по А. В. Ене (2012).

Частота встречаемости видов оценивалась визуально. Для ее оценки приняты следующие условные обозначения: единично (ед) – отмечены единичные экземпляры в городе; редко (р) – встречается единичными экземплярами, но в различных объектах; часто (ч) – десятки экземпляров в различных объектах; массово (м) – присутствует практически во всех зеленых насаждениях, численность может достигать сотен экземпляров.

Ботанико-географический анализ проведен в соответствии с делением мира (по флористическим областям) А. Л. Тахтаджяна (1978). Принадлежность деревьев и кустарников к природной флоре Крыма (археофитам и неофитам) принята согласно работе А. В. Ены (2012). При сравнительной оценке декоративности деревьев и кустарников мы использовали четырехбалльную шкалу Н. В. Котеловой, Н. С. Гречко (1969) с нашими дополнениями. Данная шкала предполагает восприятие растения как элемента садовой архитектуры. Учитываются форма кроны, окраска коры, характеристики листьев (величина, форма, окраска, в том числе осенняя), особенности цветков (соцветий) и плодов. Высший балл (Д₄) дается растениям, декоративным в течение всего года. Например, высший балл заслуживают не только вечнозеленые деревья и кустарники, а и *Morus alba* `Pendula`, длинные свисающие ветви которой очень эффектны и в зимний период. Растения, привлекательные в продолжение вегетационного периода, оцениваются баллом Д₃. К таковым относятся листопадные деревья и кустарники с декоративной листвой, например, *Koelreuteria paniculata* Laxm., *Prunus pissardii*

CarriŠre. Деревья и кустарники, декоративные лишь в отдельные сезоны, получают оценку Д₂, например, красивоцветущие виды *Cercis siliquastrum*, *Prunus duclis* (Mill.) D.A.Webb, которые эффектны лишь в период цветения. Оценка Д₁ дается растениям со слабой декоративностью в течение года. Предложения по расширению ассортимента декоративных деревьев и кустарников даны с учетом рекомендаций других авторов (Методические рекомендации..., 1980; Репецкая и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В зеленых насаждениях Керчи отмечено 85 видов древесных растений, относящихся к 59 родам из 36 семейств. Ведущими семействами являются: Rosaceae и Leguminosae включают по 8 видов, Cupressaceae и Salicaceae – по 7 видов, Oleaceae – 6 видов, Pinaceae – 4 вида. Остальные семейства включают 1–3 вида. Также отмечено 8 декоративных форм (культураров) деревьев и кустарников.

Таблица 1

Декоративные древесные растения Керчи

Вид	Частота встречаемости	Жизненная форма	Общий ареал, принадлежность к флоре Крыма	Декоративность
1	2	3	4	5
PINOPHYTA				
Cupressaceae				
<i>Cupressus arizonica</i> Greene	р	хд	АС, М	Д ₄
<i>C. sempervirens</i> L.	р	хд	Ср; н	Д ₄
<i>Juniperus communis</i> L.	ед	хк	Цб; а	Д ₄
<i>J. excelsa</i> Bieb.	ед	хд	Ср; а	Д ₄
<i>J. sabina</i> L.	р	хк	Цб, Ср, ИТ; а	Д ₄
<i>J. virginiana</i> L.	ч	хд	АС	Д ₄
<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	м	хд	ВА; н	Д ₄
Pinaceae				
<i>Cedrus atlantica</i> (Endl.) G.Manetti ex Carrière	р	хд	Ср; н	Д ₄
<i>Picea pungens</i> Engelm.	р	хд	ОСг	Д ₄
<i>Pinus brutia</i> Ten.	р	хд	Ср; а	Д ₄
<i>P. nigra</i> J.F. Arnold subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe	р	хд	Ср; а	Д ₄
Taxaceae				
<i>Taxus baccata</i> L.	ед	хд	Цб, Ср; а	Д ₄
MAGNOLIOPHYTA				
Anacardiaceae				
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	ед	лк	Ср, ИТ; а	Д ₃

Декоративные древесные растения города Керчь
и перспективы их использования в озеленении

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5
Аросунaceae				
<i>Vinca minor</i> L.	ед	в/з к-к	Цб, Ср	Д ₄
Araliaceae				
<i>Hedera helix</i> L.	ед*	в/з л	Цб, Ср; а	Д ₄
Asparagaceae				
<i>Yucca flaxida</i> Haw.	ч	врд	АС	Д ₄
<i>Yu. filamentosa</i> L.	ч	врд	АС	Д ₄
Berberidaceae				
<i>Berberis thunbergii</i> DC.	ед	лк	ВА	Д ₂
<i>B. aquifolium</i> Pursh	ч	в/з к	ОСг; н	Д ₄
Betulaceae				
<i>Betula pendula</i> Roth	ч	лд	Цб; а	Д ₄
Bignoniaceae				
<i>Campsis radicans</i> (L.) Seem.	ед	лл	АС	Д ₃
<i>Catalpa speciosa</i> (Warder ex Barney) Warder ex Engelm.	ч	лд	АС	Д ₃
Buxaceae				
<i>Buxus sempervirens</i> L.	ед	в/з к	Ср	Д ₄
Cannabaceae				
<i>Celtis glabrata</i> Steven ex Planch.	ед	лд	Ср; а	Д ₃
Caprifoliaceae				
<i>Lonicera japonica</i> Thunb.	ед	в/з л	ВА	Д ₄
<i>L. tatarica</i> L.	ед	лк	Цб, ИТ	Д ₂
Celastraceae				
<i>Euonymus japonica</i> Thunb.	ед	в/з к	ВА	Д ₄
Compositae				
<i>Santolina virens</i> Mill.	р	в/з к	Ср	Д ₄
Elaeagnaceae				
<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	ч	лд	Ср, ИТ; н	Д ₃
Fagaceae				
<i>Quercus robur</i> L.	ед	лд	Цб; а	Д ₃
Hippocastanaceae				
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	ч	лд	Ср	Д ₂
Hydrangeaceae				
<i>Philadelphus coronarius</i> L.	р	лк	Ср	Д ₂
Hypericaceae				
<i>Hypericum calycinum</i> L.	ед*	в/з к или пв/з к	Ср	Д ₄

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5
Juglandaceae				
<i>Juglans nigra</i> L.	ед	лд	АС	Д ₃
<i>J. regia</i> L.	ч	лд	Ср, ИТ, ВА; н	Д ₃
Lamiaceae				
<i>Vitex agnus-castus</i> L.	ед	лк	Ср, ИТ	Д ₃
Leguminosae				
<i>Albizia julibrissin</i> Durazz.	р	лд	ИТ	Д ₃
<i>Cercis siliquastrum</i> L.	м	лк	Ср; а	Д ₂
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	м	лд	АС	Д ₃
<i>Laburnum anagyroides</i> Medik.	ед	лк	Цб; н	
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	м	лд	АС; н	Д ₂
<i>Spartium junceum</i> L.	ед	лк	Ср; н	Д ₄
<i>Styphnolobium japonicum</i> (L.) Schott	м	лд	ВА	Д ₃
<i>Wisteria sinensis</i> (Sims) Sweet	ед	лл	ВА	Д ₂
Malvaceae				
<i>Hibiscus syriacus</i> L.	м	лк	ИТ	Д ₂
<i>Tilia begoniifolia</i> Steven	р	лд	Ср, ИТ; а	Д ₃
Moraceae				
<i>Ficus carica</i> L.	ед	лд	Ср, ИТ; а	Д ₃
<i>Maclura pomifera</i> (Raf.) C.K. Schneid.	р	лд	АС	Д ₃
<i>Morus alba</i> L.	ч	лд	ВА, ИТ; н	Д ₃
Oleaceae				
<i>Forsythia europaea</i> Degen & Bald.	р	лк	Ср	Д ₂
<i>Fraxinus americana</i> L.	м	лд	Цб, АС, ОСГ	Д ₃
<i>F. angustifolia</i> Vahl	ч	лд	Ср; а	Д ₃
<i>F. excelsior</i> L.	м	лд	Цб, Ср; а	Д ₃
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	р	пв/з к	Цб, Ср; а	Д ₃
<i>Syringa vulgaris</i> L.	ч	лк	Ср; н	Д ₂
Paulowniaceae				
<i>Paulownia tomentosa</i> Steud.	ед	лд	ВА	Д ₃
Platanaceae				
<i>Platanus × acerifolia</i> Willd.	м	лд	гибрид	Д ₄
<i>P. occidentalis</i> L.	р	лд	АС	Д ₄
<i>P. orientalis</i> L.	м	лд	Ср	Д ₄
Rosaceae				
<i>Chaenomeles japonica</i> (Thunb.) Lindl.	р	лк	ВА	Д ₂
<i>Prunus armeniaca</i> L.	р	лд	ИТ; н	Д ₂

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>P. cerasifera</i> Ehrh.	р	лд	Ср, ИТ; н	Д ₂
<i>P. duclis</i> (Mill.) D.A. Webb	р	лд	Цб, Ср, ИТ; н	Д ₂
<i>P. pissardii</i> CarriŠre	р	лд	ИТ	Д ₃
<i>Pyracantha coccinea</i> (L.) M. Roem.	ед	пв/з к	Ср; а	Д ₄
<i>Sorbus umbellata</i> (Desf.) Fritsch	ед	лд	Ср; а	Д ₃
<i>Spiraea</i> × <i>vanhouttei</i> (Briot) Zab.	ч	лк	гибрид	Д ₂
Salicaceae				
<i>Populus alba</i> L.	ч	лд	Цб, Ср, ИТ; а	Д ₃
<i>P. alba</i> var. <i>pyramidalis</i> Bunge	ч	лд	Цб, Ср, ИТ; а	Д ₄
<i>P. nigra</i> L.	ч	лд	Цб, Ср, ИТ; а	Д ₃
<i>P. nigra</i> var. <i>italica</i> Münchh.	ч	лд	Цб, Ср, ИТ; а	Д ₄
<i>P. tremula</i> L.	ед	лд	Цб, ВА, ИТ; а	Д ₃
<i>Salix babylonica</i> L.	р	лд	ИТ	Д ₄
<i>S. caprea</i> L.	ед	лд	Цб, ВА, Ср; а	Д ₁
Sapindaceae				
<i>Acer platanoides</i> L.	р	лд	Цб; н	Д ₃
<i>A. negundo</i> L.	р	лд	Цб, АС; н	Д ₃
<i>Koelreuteria paniculata</i> Laxm.	р	лд	ВА	Д ₃
Simaroubaceae				
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	р	лд	ВА; н	Д ₃
Solanaceae				
<i>Lycium barbatum</i> L.	ч	лк	Ср, ИТ; н	Д ₁
Tamaricaceae				
<i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb.	р	лк	Ср, ИТ; а	Д ₃
<i>T. tetrandia</i> Pall.	р	лк	Ср; а	Д ₃
Ulmaceae				
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	ч	лд	Цб, Ср	Д ₃
<i>U. minor</i> Mill.	м	лд	Цб, Ср; а	Д ₃
Vitaceae				
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	р	лл	АС; н	Д ₃
<i>P. tricuspidata</i> (Siebold & Zucc.) Planch.	ед	лл	ВА	Д ₃

Примечание к таблице. Для частоты встречаемости приведены условные обозначения: ед – единично; р – редко; ч – часто; м – массово; ед* – вид отмечен в нескольких местах, экземпляры подсчитать невозможно (*Hedera helix*, *Hypericum calycinum*). Для обозначения жизненных форм приведены условные обозначения: лд – дерево; лк – кустарник; лл – лиана; хд – хвойное дерево; хк – хвойный кустарник; в/з к – вечнозеленый лиственный кустарник; в/з к-к – вечнозеленый кустарничек; в/з л – вечнозеленая лиана; врд – ветвящееся розеточное дерево (юкка); пв/з к – полувечнозеленый кустарник. Для обозначения флористических областей приняты следующие условные обозначения: АС – Атлантическо-Североамериканская; ВА – Восточноазиатская; ИТ – Ирано-Туранская; М – Мадреанская; ОСг – Область Скалистых гор; Ср – Средиземноморская; Цб – Циркумбореальная; а – археофит; н – неофит флоры Крыма. Для оценки декоративности растения

приняты условные обозначения: Д₄ – декоративно на протяжении года; Д₃ – в продолжение вегетационного периода; Д₂ – в отдельные сезоны года; Д₁ – слабая декоративность в течение года.

Более трети (29 видов, или 34,1 %) дендрофлоры Керчи относятся к видам, широко распространенным по территории нескольких флористических областей. Средиземноморская флора представлена 19 (22,4 %) видами. Далее следуют растения Восточноазиатской (11 видов, или 12,9 %) и Атлантическо-Североамериканской (9 видов, или 10,6 %) областей. Доля видов, происходящих из других флористических областей, невелика. Более половины (48 видов, или 56,5 %) деревьев и кустарников Керчи относятся к аборигенной крымской флоре (археофиты – 29 видов, неофиты – 19 видов).

В Керчи преобладают листопадные деревья, которые составляют около половины (48,2 %) видового разнообразия дендрофлоры; далее следуют листопадные кустарники (18,8 %) и хвойные деревья (11,8 %). Доля вечнозеленых лиственных растений незначительна: деревья отсутствуют, кустарников – 4 вида (*Buxus sempervirens*, *Euonymus japonica*, *Berberis aquifolium*, *Santolina virens*), лианы – 2 вида (*Lonicera japonica*, *Hedera helix*), причем, все они, кроме *B. aquifolium*, представлены единичными экземплярами. Такое невысокое разнообразие вечнозеленых лиственных растений связано с относительно жесткими климатическими условиями, особенно низкими зимними температурами. Доля остальных биоморф незначительна.

Массово в озеленении используются листопадные деревья: *Platanus × acerifolia*, *P. orientalis*, *Robinia pseudoacacia*, *Fraxinus americana*, *F. excelsior*, *Gleditsia triacanthos*, *Styphnolobium japonicum*, *Ulmus minor*. Часто встречаются: *Betula pendula*, *Catalpa speciosa*, *Elaeagnus angustifolia*, *Morus alba*, *Juglans regia*, *Populus alba* var. *pyramidalis*, *P. nigra* var. *italica*. Все они находятся в хорошем состоянии, в полной мере проявляют свои декоративные качества. В зеленых насаждениях используются следующие культивары: *Acer platanoides* `Globosum`, *Morus alba* `Pendula`, *Robinia pseudoacacia* `Umbraculifera`. Первые два культивара используются единично. Живописные деревья *Morus alba* `Pendula` оформляют скверы и аллеи города (рис. 1).



Рис. 1. Щелковица белая `Плакучая` (*Morus alba* `Pendula`) в сквере имени Т. Г. Шевченко (а) и на улице Пролетарской (б) в Керчи

В зеленых насаждениях Керчи произрастают кустарники, которые выполняют различные функции: красивоцветущие (*Cercis siliquastrum*, *Chaenomeles japonica*, *Forsythia europaea*, *Hibiscus syriacus*, *Laburnum anagyroides*, *Philadelphus coronarius*, *Spiraea × vanhouttei*, *Syringa vulgaris*, *Tamarix ramosissima*, *T. tetrandra*); с декоративной листвой, в том числе осенней окраской (*Berberis aquifolium*, *B. thunbergii* `Atropurpurea`, *Cotinus coggygria*, *Vitex agnus-*

castus); с декоративными плодами (*Pyracantha coccinea*). Некоторые виды и культивары сочетают несколько функций.

Количественное и видовое разнообразие хвойных деревьев невелико и визуально они «растворяются» в массе листопадных деревьев. Исключением являются *Platycladus orientalis* и его форма *P. orientalis* `Globosa`, которые встречаются повсеместно во всех типах насаждений. Другие же хвойные деревья и кустарники растут в виде небольших групп или одиночных растений (*Cedrus atlantica*, *Cupressus arizonica*, *C. sempervirens*, *Pinus brutia*, *P. nigra* subsp. *pallasiana*). Мы не отметили следов повреждений морозами ни у одного из названных видов. Это, вероятно, связано с тем, что за период наблюдений не было критических для теплолюбивых видов (например, кипарисов) низких зимних температур. Растения, вероятно поврежденные морозами в предыдущие аномально холодные зимы, например, 2005–2006 и 2011–2012 годов, уже удалены из городских насаждений. В зеленых зонах также присутствуют культивары: *Cupressus sempervirens* `Pyramidalis`, который встречается редко и *Taxus baccata* `Fastigiata`, который отмечен единично. В настоящее время все хвойные находятся в хорошем состоянии.

Древесные лианы редко встречаются в Керчи. Мы отметили 4 вида листопадных лиан (*Campsis radicans*, *Parthenocissus quinquefolia*, *P. tricuspidata*, *Wisteria sinensis*) и 2 вида вечнозеленых (*Hedera helix*, *Lonicera japonica*). Причем все они растут на придомовых территориях либо на территориях школ, спортивных центров, медицинских учреждений. Чаще других встречаются *Campsis radicans* и *Parthenocissus quinquefolia*. Другие же отмечены единично. Все перечисленные растения находятся в хорошем состоянии.

Подбор ассортимента декоративных древесных растений – ответственный этап создания и реконструкции зеленых зон. От него во многом зависит соответствие создаваемых насаждений архитектурно-художественным, санитарно-гигиеническим, культурно-просветительным и другим целям. Неудачный подбор древесных растений ведет к тому, что они быстро погибают или теряют свою декоративность. Такой дефект трудно исправить, так как их выразительность проявляется не сразу, а по истечении довольно длительного периода, когда вмешательство и реконструкция трудоемка, а часто и невозможна. Для проведения работ по озеленению необходим разнообразный посадочный материал деревьев и кустарников, обладающих декоративностью, долговечностью и устойчивостью к почвенно-климатическим условиям региона. Все эти качества зависят от биоэкологических особенностей того или иного вида растения: его термо- и гидрофильности, отношения к условиям почвы, освещения, близости моря. К сожалению, при подборе древесных растений эти условия не всегда соблюдаются. При выборе древесных растений мы предлагаем, прежде всего, использовать те из них, которые длительное время (более 50 лет) произрастают в регионе, находятся в хорошем состоянии, сохраняют свои декоративные качества. Их можно применять для создания крупных зеленых массивов в качестве основного ассортимента. Это относится, прежде всего, к листопадным деревьям. Они выполняют различные функции: создают тень в жаркий летний период, при густой посадке снижают скорость ветра, обеспечивают весеннее и летнее цветение, дают красивую осеннюю окраску листвы, некоторые совмещают несколько вышеназванных функций.

Листопадные деревья, рекомендуемые для озеленения Керчи.

Платаны восточный (*Platanus orientalis*), западный (*P. occidentalis*), кленолистный (*P. × acerifolia*). Впервые платаны были завезены в Крым из Турции в 1786 году и высажены в открытом грунте в районе Старого Крыма. Вероятнее всего, это был платан восточный. В дальнейшем из стран Европы и Америки неоднократно интродуцировались другие виды платанов. Самая значительная их коллекция в Крыму была собрана в 1814–1928 годах в Никитском ботаническом саду, и стала основным источником посадочного материала в другие районы Крыма, в том числе Керчь. По сравнению с другими видами, платан восточный имел наибольшее распространение. В силу своей анемофильности платаны западный и восточный образовали гибрид (платан кленолистный), превосходящий их по своей биологической приспособленности, и за два столетия после интродукции он получил

преимущественное распространение во всех районах Крыма (Пшеничный, 1960; Шкарлет, 1987). В Керчи платан кленолистный в настоящее время также имеет наибольшее распространение. Платаны отличаются большой долговечностью, быстротой роста. Они достигают 20 м высоты, 100–120 см диаметра ствола и проекции кроны 20×20 м. Светолюбивы. Достаточно морозостойчивы. Хорошо растут на различных по составу и плодородию почвах, но предпочитают глубокую, влажную. Достаточно ветроустойчивы. С начала 2000-х годов Крыму наблюдалась вспышка платановой моли-пестрянки (*Phyllonorycter platani*), что значительно снижало декоративность листьев, но гибели деревьев не зафиксировано. Постепенно численность вредителя уменьшалась и в последние годы практически отсутствует. Платаны отличаются мощной раскидистой кроной, крупными кожистыми листьями, а также стволом с серо-бурой корой, которая отслаивается большими пластинками, иногда образуя характерные серо-зеленые пятна причудливых очертаний. Это делает дерево привлекательным и в зимний период, когда ствол особенно заметен. Основным лимитирующим фактором выращивания платанов в Крыму является почвенная засуха. Поэтому необходим поддерживающий полив в первые годы после посадки. Платан кленолистный рекомендован для более широкого использования в озеленении населенных пунктов Причерноморья (Загорулько, Коршиков, 2020). Отлично подходит для солитерных посадок, групп, аллей.

Софора японская (*Styphnolobium japonicum*). Интродуцирована в Крым в 1814 году (Никитский ботанический сад), откуда распространилась по всему Крыму (Деревья и кустарники, 1948). Софора японская отличается быстротой роста и долговечностью. Деревья софоры японской достигают высоты 20–23 м, диаметра ствола – 90–100 см, проекции кроны – 20×20 м. Довольно теневыносливая, засухоустойчивая, морозостойкая, малотребовательная к плодородию почвы, мирится с засолением. Привлекательна ажурной раскидистой кроной, крупными непарноперистыми листьями (до 25 см), желтоватыми душистыми цветками, собранными в длинные раскидистые метелки (15–30 см), оригинальными плодами (боб, перетянутый между семенами), которые сохраняется на ветвях практически всю зиму. Цветет в июле – августе. К недостаткам следует отнести недостаточную ветроустойчивость. Лучше использовать в парках и скверах. Имеет декоративную форму (*S. japonicum`Pendula`*) с густой плакучей кроной. Светолюбивая, засухоустойчивая, морозостойкая, нетребовательна к почвам. Может применяться одиночно, группами, в аллеях. Адаптирована к городским условиям.

Ясени американский (*Fraxinus americana*), обыкновенный (*F. excelsior*), узколистый (*F. angustifolia*). Ясени обыкновенный и узколистый принадлежат к аборигенной флоре Крыма. Ясень обыкновенный используется в культуре с древних времен. Ясень американский в культуре с 1724 года, в Никитском саду – с 1821 года (Деревья и кустарники, 1948). Вероятно, отсюда распространился по всему Крыму. Все ясени обладают эстетическими характеристиками, желательными для городских деревьев: раскидистая ажурная крона, живописная осенняя окраска листьев от желтой до розово-пурпурной, привлекательная кора (рис. 2). Ясени светолюбивые, но выдерживают легкое затенение, морозо- и ветроустойчивы. Ясени американский и обыкновенный – мезофиты, предпочитают относительно влажные структурные суглинистые почвы. Растут быстро, особенно в молодом возрасте. В оптимальных условиях долговечны. Ясень узколистый – более ксерофильный вид. В Крыму растет на открытых склонах, в лесах, около троп и дорог. Поэтому представляет больший интерес для зеленого строительства региона (Исиков, Плугатарь, 2018). Ясени пригодны для различного типа зеленых зон, групповых и одиночных посадок, аллей, защитных насаждений.

Кельрейтерия метельчатая (*Koelreuteria paniculata*). Несмотря на то, что данный вид редко встречается в Керчи, мы рекомендуем его для широкого использования исходя из его экологических и декоративных качеств. Кельрейтерия метельчатая интродуцирована в Крым (Никитский ботанический сад) в 1821 году, откуда распространилась по другим районам полуострова (Деревья и кустарники, 1948). Быстрорастущее дерево. Достигает 10–12 м высоты и 20–25 см диаметра ствола. Светолюбивая, но выносит затенение. Засухо- и

морозоустойчива. К почвам не требовательна, выносит значительное засоление. Ветроустойчива, переносит близость моря. Устойчива к вредителям и болезням. Декоративна крупными перистыми листьями (до 25 см длины), которые к тому же осенью приобретает желтую, ярко-оранжевую, терракотовую окраску, причем на одном листе одновременно; оригинальными плодами (кожистые вздутые коробочки длиной 4–5 см). Цветет с конца июня до середины июля мелкими, желтыми цветками, собранными в крупные (до 40 см длиной) рыхлые метелки. Можно широко применять для одиночных, групповых и аллеиных посадок во всех типах зеленых насаждений.



Рис. 2. Вид листвы в осеннее время у *Fraxinus angustifolia* (a) и *F. americana* (b)

Таким образом, выше перечисленные виды рекомендуется использовать в качестве основного ассортимента для зеленых насаждений региона. В качестве дополнительного ассортимента можно использовать красивоцветущие деревья: *Catalpa speciosa*, *Paulownia tomentosa*, *Robinia hispida* L., *R. viscosa* Vent., *Cotoneaster monogyna* `Rosea-plena` и другие виды и формы рода *Crataegus*. Удачный пример красивоцветущих деревьев в Керчи – несколько растений *Paulownia tomentosa*, произрастающих на площади Ленина (центральная площадь города). Крупные метелки (30–35 см) с розово-сиреневые колокольчатые цветками неизменно привлекают внимание жителей и гостей города, создают позитивное праздничное настроение (рис. 3 а). *Albizia julibrissin* также очень привлекательна, особенно в летнее время во время цветения. Необходимо отметить, что *Albizia julibrissin* в суровые зимы может подмерзать, однако быстро восстанавливает крону и свои декоративные качества. Как отмечалось выше, в Керчи часто встречается *Aesculus hippocastanum*, декоративные и экологические качества которого хорошо известны. В настоящее время его листья повсеместно поражаются каштановой минирующей молью, или охридским минёром (*Cameraria ohridella*). Мы рекомендуем ввести в зеленые насаждения каштан мясокрасный (*Aesculus carnea* Zeyher.), который устойчив к вредителям и болезням, хорошо переносит антропогенные нагрузки и в других регионах Юга России все чаще заменяет *A. hippocastanum* (Трушева, Новакова, 2020). Каштан мясокрасный имеет окраску цветков от розовой до малиново-красной (рис. 3 б). Его можно широко применять для одиночных, групповых и аллеиных посадок.

Значительный интерес для озеленителей представляют кустарники, которые являются удобным материалом для вновь создаваемых зеленых зон внутри города, а также при реконструкции старых парков, скверов, других городских насаждений. Мы рекомендуем листопадные, вечнозеленые и полувечнозеленые кустарники, относящиеся к родам: *Caryopteris*, *Chaenomeles*, *Cotoneaster*, *Exochorda*, *Myricaria*, *Physocarpus*, *Spiraea*, *Viburnum*, *Vitex* (Клименко, Потапенко, 2022). Среди них есть красивоцветущие, в том числе с весенними сроками цветения (*Exochorda racemosa* (Lindl.) Rehder, *Spiraea* × *cinerea* `Grefsheim`, *S. prunifolia* `Plena`) и летними сроками цветения (*Spiraea japonica* `Plena`, *Myricaria*

germanica (L.) Desv., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.), а также отличающиеся живописной листвой (*Spiraea japonica* `Macrophylla`, *Caryopteris* × *clandonensis* `Summer Sorbet`, *Physocarpus opulifolius* f. *luteus*) и яркими декоративными плодами (виды родов *Cotoneaster*, *Crataegus*). Некоторые виды и культивары совмещают несколько качеств.



Рис. 3. Павловния войлочная (*Paulownia tomentosa*) на площади Ленина в Керчи (а) и каштан мясокрасный (*Aesculus carnea*) в парке Карадагской научной станции (б)

Хвойные деревья представляют большую ценность для любого культурного ландшафта, поскольку декоративны на протяжении всего года, выполняют ряд экологических и санитарно-гигиенических функций (Öztürk, Bozdoğan, 2015; Akdeniz et al., 2017). Для широкого применения мы можем рекомендовать те хвойные деревья, которые на данный момент произрастают в Керчи и находятся в хорошем состоянии: *Cedrus atlantica*, *Juniperus excelsa*, *J. virginiana*, *J. sabina*, *Picea pungens*, *P. pungens* `Glauca`, *Pinus brutia*, *P. nigra* subsp. *pallasiana*, *Taxus baccata* и его формы. Основываясь на собственных наблюдениях и данных других исследователей (Аннотированный каталог сосен..., 1977; Методические рекомендации..., 1980; Антюфеев, 1987), можно дополнительно рекомендовать следующие хвойные деревья: *Cedrus libani*, *Juniperus chinensis* L., *Pinus edulis* Engelm., *P. bungeana* Zucc. ex Endl., *P. ponderosa* Douglas ex C. Lawson, *Thuja occidentalis* L. и ее формы. Однако вопрос об использовании хвойных деревьев в Керченском регионе требует дальнейшего изучения.

В Керчи практически не используются приемы вертикального озеленения с применением древесных лиан, тогда как уже к началу XX века на Южном берегу Крыма сложились определенные традиции вертикального озеленения, которые могут быть полезны для благоустройства других городов и парков Крыма (Шитиков, 2012). Кроме высокого эстетического эффекта, вертикальное озеленение играет защитную роль, предохраняя здания и сооружения от влияния солнечных лучей и осадков. Лианы незаменимы и в тех случаях, когда нет достаточного места для посадки деревьев и кустарников или необходимо задекорировать арки, перголы, беседки, балконы (Peng et al., 2015). Кроме красивоцветущих лиан (*Campsis radicans*, *Wisteria sinensis*, *W. floribunda* и ее формы) можно широко использовать соответствующие сорта и формы садовых роз, предлагаемые специалистами (Городня, 2017; Клименко, Зыкова, 2018). Вопросы использования древесных лиан

(особенно красивоцветущих) для озеленения города нуждаются в дальнейшем изучении и решении.

Юкки часто встречаются в различных зеленых насаждениях Керчи. Однако их применение может быть расширено, учитывая тот факт, что *Yucca filamentosa* и *Y. flaccida* наиболее зимостойкие из всех видов юкк, интродуцированных в Крыму (Максимов и др., 2018). Из юкк можно составлять изысканные декоративные композиции первого плана. При этом, их сочетания с некоторыми аборигенными видами растений оправдано экологически и физиономически. Юкки возможно высаживать на сухих каменистых солнечных склонах и участках, подверженных влиянию моря, так как они вполне устойчивы к продолжительным штормовым ветрам, соленым брызгам и морским аэрозолям.

Необходимо отметить, что в последние годы в Керчи проводились посадки декоративных деревьев и кустарников. Например, примерно в 2016 году на ул. Ворошилова были высажены около 200 саженцев *Prunus armeniaca* и *P. duclis*. Однако их полив в первые годы после посадки не проводился. К настоящему времени сохранилось не более 10 % растений, хотя данные виды вполне засухоустойчивы, и взрослые деревья могут расти здесь без полива. При реконструкции сквера Таврический в текущем году были высажены *Acer platanoides* `Variegatum`, *Catalpa speciosa*, *Populus deltoids* `Purple Tower`, *Pinus brutia*, *Thuja occidentalis* `Compacta`. Посадка производилась в августе, что недопустимо в регионе с жарким засушливым летним периодом. В результате такой ошибки многие растения погибли. Данные отрицательные примеры свидетельствуют о недостаточном внимании соответствующих государственных структур к вопросам озеленения города, что влечет за собой неоправданное расходование материальных и трудовых средств.

Для решения всех обозначенных проблем, проведения необходимых исследований, разработки научно обоснованных рекомендаций по озеленению столь важного региона следует создать региональный ботанический сад. Такой объект будет служить не только научно-практическим целям зеленого строительства, но выполнять рекреационные, просветительские, учебные функции.

ВЫВОДЫ

В зеленых насаждениях Керчи отмечено 85 видов древесных растений, относящихся к 59 родам из 36 семейств. Ведущие семейства: Rosaceae и Leguminosae включают по 8 видов, Cupressaceae и Salicaceae – по 7 видов, Oleaceae – 6 видов, Pinaceae – 4 вида. Остальные семейства включают 1–3 вида. Также отмечено 8 декоративных форм (культураров) деревьев и кустарников.

Более трети (34,1 %) дендрофлоры относятся к видам, широко распространенным по территории нескольких флористических областей. Далее следуют виды Средиземноморской (22,4 %), Восточноазиатской (12,9 %) и Атлантическо-Североамериканской (10,6 %) флористических областей. Доля видов с иным происхождением невелика. Более половины (56,5 %) деревьев и кустарников Керчи относятся к аборигенной крымской флоре.

В Керчи преобладают листопадные растения (деревья, кустарники и лианы), которые составляют 71,7 % видового разнообразия дендрофлоры. Вечнозеленые растения значительно уступают по видовому разнообразию (28,3 %), при этом, хвойные деревья и кустарники составляют 14,2 %, а вечнозеленые и полувечнозеленые лиственные растения – 14,1 % видов. Среди всех жизненных форм доминируют листопадные деревья (48,2 %), далее следуют листопадные кустарники (18,8 %) и хвойные деревья (11,8 %). Массово в насаждениях используются 8 видов листопадных деревьев, 2 вида листопадных кустарников и 1 вид хвойного дерева.

В основной ассортимент декоративных древесных растений следует включать те деревья и кустарники, которые имеют длительный период интродукции в данном регионе либо аборигенные виды с соответствующими экологическими характеристиками. Все они должны быть хорошо адаптированы к почвенно-климатическим условиям региона и города, долговечны, в полной мере проявлять здесь свои декоративные качества. Другие же, более

требовательные, но особо декоративные растения, следует применять ограниченно, в определенных типах зеленых насаждений и при наличии необходимого ухода за ними. Решению всех перечисленных выше задач могло бы способствовать создание регионального ботанического сада.

Благодарности. Мы приносим глубокую благодарность Александру Анатольевичу и Ларисе Анатольевне Журавлевым за помощь в сборе материала, а также Ларисе Викторовне Знаменской за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121032300023-7

Список литературы

- Аннотированный каталог сосен арборетума Государственного Никитского ботанического сада // [Составил Ю. К. Подгорный]. – Ялта: Таврида, 1977. – 47 с.
- Антофеев В. В., Максимов А. П. Хвойные для озеленения жилой застройки на территории Керченского Приазовья // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1987. – Вып. 144. – С. 59–65.
- Багрова Л. А., Боков В. А., Багров Н. В. География Крыма. – Киев: Либідь, 2001. – 300 с.
- Ведь И. П. Климатический атлас Крыма. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. – 120 с.
- Воинов Г. В. Зеленые насаждения города Керчи // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1964. – Вып. 55. – С. 64–68.
- Городняя Е. В. Итоги комплексной сортооценки садовых роз в условиях Предгорной зоны Крыма // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2017. – № 3. – С. 16–21.
- Деревья и кустарники // [Ред. П. К. Кавун]. – Труды Государственного Никитского ботанического сада имени В. М. Молотова. – 1948. – Т. 22, вып. 3, 4. – 294 с.
- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Н. Оріанда, 2012. – 231 с.
- Загорюлько А. О., Коршиков І. І. Платан кленолистий (*Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.) в умовах міст степової зони України // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологія. – 2020. – № 3–4 (80). – С. 13–19.
- Ильченко И. А. Система зеленых насаждений города как средообразующий фактор городского микроклимата // Вестник Таганрогского института управления и экономики. – 2014. – № 1 (19). – С. 37–42.
- Исигов В. П., Плугатарь Ю. В. Дикорастущие деревья и кустарники. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 324 с.
- Клименко З. К., Зыкова В. К. Биологические особенности культивирования садовых роз для вертикального озеленения на Южном берегу Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – № 126. – С. 31–36.
- Клименко Н. И., Потапенко И. Л. Декоративные кустарники для зеленых насаждений Керченско-Феодосийского региона // Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление и рациональное использование: Матер. III междунар. науч.-практ. конф. (Керчь, 13–18 сентября 2022 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2022. – С. 318–325.
- Котелова Н. В., Гречко Н. С. Оценка декоративности // Цветоводство. – 1969. – № 10. – С. 11–12.
- Кохно Н. А., Кузнецов С. И., Дорошенко А. К., Чуприна П. Я., Пасечный А. А. Дендрофлора городов юга Украины // Український ботанічний журнал. – 1983. – Т. 40, № 5. – С. 12–14.
- Максимов А. П., Плугатарь Ю. В., Хромов А. Ф., Трикоз Н. Н., Ковалев М. С. Результаты первичного интродукционного испытания новых видов юкки (*Yucca* L.) в Крыму // Труды Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского – Природного заповедника РАН. – 2018. – № 2 (6). – С. 3–29.
- Методические рекомендации по подбору деревьев и кустарников для озеленения степного и предгорного Крыма / [Составил А. Г. Григорьев]. – Ялта: ГНБС, 1980. – 27 с.
- Погосян С. В., Адаменко Н. С., Лукша Н. А. Экологическое состояние древесных насаждений парков «Молодежный» и «Приморский» города Керчь // Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования: Матер. II Национальной науч.-практ. конф., посвященной 20-летию кафедры экологии моря ФГБОУ ВО «КГМТУ» (Керчь, 15–17 мая 2019 г.). – Симферополь: ИТ АРИАЛ, 2019. – С. 98–101.
- Потемкина Н. В., Захарченко Я. С. Комплексная оценка территории Гагаринского детского парка в г. Керчь // Наука, техника, образование: взаимодействие и интеграция в современном обществе. – 2018. – С. 67–75.
- Пшеничный И. Е. Платаны в Крыму. – Киев: Изд-во УАСХН, 1960. – 82 с.
- Репецкая А. И. и др. Деревья, кустарники и лианы для озеленения Предгорного Крыма. – Симферополь: Салта, 2019. – 272 с.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 248 с.
- Трушева Н. А., Новакова А. Е. Защита каштана конского (*Aesculus hippocastanum*) от поражения орхидского минера в озеленении урбанизированной среды Юга России // Проблемы и перспективы реализации

междисциплинарных исследований: Сб. статей Национальной (Всероссийской) науч.-практич. конф. (Волгоград, 22 сентября 2020 г.). – Уфа: OMEGA SCIENCE, 2020. – С. 32–39.

Чомаева М. Н. Роль зеленых насаждений для городской среды // Международный журнал гуманитарных и естественных наук. – 2020. – № 3–4. – С. 12–14.

Шитиков В. Н. Крымский стиль в вертикальном озеленении в конце XIX–начале XX веков // Строительство и техногенная безопасность. – 2012. – № 42. – С. 10–14.

Шкарлет О. Д. Интродукция платанов в Крыму // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1983. – Вып. 63. – С. 18–21.

Akdeniz N. S. et al. Evaluation of ecological tolerance and requirements of exotic conifers in the urban landscape of Bursa // Fresenius environmental bulletin. – 2017. – Vol. 26, N 10. – P. 6064–6070.

Öztürk S., Bozdoğan E. The contribution of urban road trees on improving the air quality in an urban area // Fresenius Environmental Bulletin. – 2015. – Vol. 24, N 5a. – P. 1822–1829.

Peng K. H., Kuo Y. C., Lin H. Y. The use of vertical greening in urban rehabilitation to improve sustainability of the environment in Taiwan // International review for spatial planning and sustainable development. – 2015. – Vol. 3, N 1. – P. 5–16.

The Plant List. 2013. Version 1. 1. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения 03.10.2022).

Zhang H. et al. Numerical study of the impact of green space layout on microclimate // Procedia Engineering. – 2017. – Vol. 205. – P. 1762–1768.

Potapenko I. L., Letukchova V. Ju. Ornamental arboreal plants in Kerch and prospects for the landscaping // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 72–85.

The present state of ornamental arboreal trees and shrubs in Kerch (East Crimea) were studied. The authors examined dendroflora of parks, squares, green areas of educational, administrative, medical institutions and street planting. The composition of species was defined and their taxonomy structure was analyzed. The dendroflora of Kerch includes 85 species belonging to 59 genera of 36 families. The leading role in taxonomic structure play the following families: Rosaceae and Leguminosae – 8 species each; Cupressaceae and Salicaceae – 7 species each, Oleaceae – 7 species, Pinaceae – 4 species, the other families include 1–3 species. The botanical and geographical origin of the species was analyzed. More than a third (34.1 %) of the species is widely distributed over the territory of several floristic regions. This is followed by species of the Mediterranean (22.4 %), East Asian (12.9 %), and Atlantic-North American (10.6 %) floristic regions. More than half (56.5 %) of the trees and shrubs of Kerch belong to the native Crimean flora. The leading position in the biomorphological structure of dendroflora is occupied by deciduous trees (48.2 %), followed by deciduous shrubs (18.8 %), and coniferous trees (11.8 %). Deciduous trees outnumber all other biomorphs both in terms of species diversity and abundance. Special attention was paid to their biological, ecological and ornamental features. The analysis of perspective of introducers was carried out according to their condition and ornamental properties. Morphological and biological characteristics of the main deciduous trees: *Platanus × acerifolia*, *P. occidentalis*, *P. orientalis*, *Styphnolobium japonicum*, *Fraxinus americana*, *F. excelsior*, *F. angustifolia*, *Koelreuteria paniculata* were given. Their ornamental features, resistance to pests and recommendations for using in landscaping are provided. The main assortment of ornamental arboreal plants should include the trees and shrubs that have a long period of introduction in the region or native species with required ecological characteristics.

Key words: ornamental arboreal plants, landscaping, Kerch, Eastern Crimea.

Поступила в редакцию 16.10.22

Принята к печати 17.11.22

УДК 582.987

Первые итоги изучения реликтового вида *Adonis sibirica* в Южно-Уральском заповеднике

Юсупова О. В.¹, Абрамова Л. М.²

¹ Южно-Уральский государственный природный заповедник

Россия, Республика Башкортостан, Реветь

yusupova_ov@mail.ru

² Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра РАН

Россия, Уфа

abramova.lm@mail.ru

Приведена популяционная характеристика реликтового для Южного Урала вида – *Adonis sibirica*. На территории Южно-Уральского заповедника выявлены три местообитания указанного вида. В синтаксономическом отношении ценопопуляции (ЦП) Котельная и Курманай относятся к ассоциации *Vupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000, сообщества которой приурочены к средним и нижним частям пологих склонов, прилегающих к поймам ручьев и рек в южной и восточной частях заповедника. ЦП Реветь относится к ассоциации неморально-нравных сосново-широколиственных лесов *Tilio cordatae-Pinetum sylvestris* Shirokikh et al. 2021, сообщества которой распространены в нижних и средних частях склонов на серых лесных почвах с достаточным увлажнением в западной части заповедника. Максимальные значения линейных параметров отмечены для ЦП Курманай, подверженной умеренному выпасу с участием молодых и средневозрастных растений. Наибольшее число листьев, боковых побегов и цветов образовано растениями, приуроченными к опушке леса в ЦП Котельная, а наименьшее – растениями из ЦП Реветь. Охарактеризована онтогенетическая структура ценопопуляций и приведены демографические показатели. Возрастная структура ценопопуляций *Adonis sibirica* имеет правосторонний одновыпуклый тип спектра с преобладанием молодых генеративных растений (32–53 %). Общая плотность варьирует от 1,88 до 3,17 экз./м². Оценка возрастности (Δ) и эффективности (ω) показала, что молодыми являются все ценопопуляции ($\Delta=0,18-0,21$; $\omega=0,48-0,58$).

Ключевые слова: *Adonis sibirica*, ценопопуляция, морфометрические параметры, демографическая структура, плотность популяций, Южно-Уральский заповедник.

ВВЕДЕНИЕ

На протяжении длительного времени в качестве природного источника сырья для получения сердечных гликозидов и кардиотонических средств нерационально велась заготовка ценного лекарственного сырья из растений *Adonis vernalis* L. в местах его массового произрастания в Предуралье и лесостепных районах Южного Урала. Вследствие неконтролируемого сбора надземной массы растений, нарушения популяций вплоть до полного их исчезновения, возникла необходимость в поисках заменителя данного сырья. Похожие по химическому составу гликозиды и активные биологические соединения выявлены у других видов из рода *Adonis*, в том числе у *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb. (Кучеров и др., 1969; Максютова и др., 1975; Худоногова, 2021).

На территории Южно-Уральского заповедника оба указанных вида: *Adonis sibirica* и *A. vernalis* имеют узкое распространение. В данной работе речь пойдет о горлице сибирской, ценопопуляции (ЦП) которого в горной области Южного Урала заметно сокращаются, вероятно, по причине естественных и антропогенных факторов. В связи с этим, существует необходимость в комплексном изучении распространения, экологии, биологии и структуры его ценопопуляций.

В западной части Южно-Уральского заповедника *A. sibirica* рассеянно встречается преимущественно в широколиственных хвойных лесах. Его более многочисленные ценопопуляции отмечены в восточной и южной частях заповедника, где распространены гемибореальные светлохвойные леса. В настоящее время зафиксировано несколько местообитаний данного вида.

Адонис сибирский (*A. sibirica* Patrin ex Ledeb. = *A. apennina* L., Ranunculaceae) – многолетнее травянистое растение с толстым коротким корневищем, ярко-зелеными листьями, конечные доли которых линейно-нитевидные до 1 мм шириной, голые (рис. 1). Листья верхней и нижней формации различаются по форме. Листья срединной формации с дважды-трижды-перисторассеченными с двумя- или многолопастными сегментами, в очертании овальные или треугольные 3–8 см длиной и 2,5–8 см шириной в количестве от 9 до 12 на один побег. Ниже располагаются 1–2 листа переходного типа со слабо развитой листовой пластинкой и 1–2 чешуевидных листа, сросшихся в короткую трубку, заметно отдаленных друг от друга. Листья низовой формации представлены 3–4 сближенными чешуйками. Стебли простые или ветвящиеся в начале цветения 20–30 см высотой, позднее, по отцветании – до 40–50 (60) см. Цветки крупные, золотисто-желтые, 4–6 см в диаметре. Чашечка пятилистная, голая, чашелистики обратнойцевидные 20–30 мм длиной и 10–15 мм шириной. Лепестки обратнойцевидные, многочисленные (10–16). Размножается семенами. Плоды сложные, состоящие из многочисленных односемянных орешков, морщинистые. Цветет в мае-июне (Кучеров и др., 1987; Нухимовский, 1997; Полетаева, 2009). Обладает декоративными качествами, ценными лекарственными свойствами, является медоносным растением (Горчаковский, Шурова, 1982; Кучеров и др., 1987).

A. sibirica – гемикриптофит, короткокорневищный поликарпик. Восточноевропейско-западноазиатский суббореальный, опушечно-лесной вид. Ксеромезофит (Куликов, 2005). Реликтовый вид с дизъюнктивным ареалом, состоящий из пяти фрагментов (уральского, горно-алтайского, кузнецко-обского, енисейско-ангарского и байкало-ленского), расположенные в европейской части России, на Урале, в Западной и Восточной Сибири (Пошкурлат, 1976). На Южном Урале приурочен к лесной зоне. Произрастает в светлохвойных, хвойно-мелколиственных лесах, встречается по полянам и опушкам. Занесен в Красные книги Удмуртской Республики (2012), Республики Коми (2019), Якутии (Саха) (2019), Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (2013), Кировской (2014), Архангельской (2020) областей, Вологодской (2004) областей. В Республике Башкортостан не охраняется.

Цель работы – изучить биоморфологические особенности и демографическую структуру популяций *Adonis sibirica* в трех локалитетах Южно-Уральского заповедника.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены в западной и южной частях Южно-Уральского заповедника – в Ямаштинском (ЯЛ, квартал 113) и Лапыштинском (ЛЛ, квартал 112) участков лесничества (рис. 1). В западной части заповедника преимущественно распространены широколиственные и смешанные широколиственно-темнохвойные леса. Рельеф района низкогорный с широкими продольными и узкими поперечными долинами горных рек. Основная часть гор имеет высоты ниже 800 м н. у. м.. Хребты сложены песчаниками, межгорные понижения приурочены к полосам распространения сланцев и доломитов. Значительную площадь занимают производные леса – осинники и березняки, возникшие в результате сплошных рубок.

В пределах района распространены слабо развитые серые и бурые горно-лесные почвы (Горичев, 2008). Коренную растительность южной части заповедника представляют сосновые леса, значительно нарушенные в результате различных рубок. На большей части сосновые боры сменили вторичные березовые и осиновые леса. В пределах района под лесной растительностью распространены серые горно-лесные почвы.

Климат умеренно-континентальный. По данным ближайшей Инзерской метеостанции среднегодовая температура воздуха составляет 1,2 °С, среднемесячные температуры в январе – 15,8 °С, в июле 17,0 °С, годовая сумма осадков 667 мм, продолжительность вегетационного периода 164 дней, безморозного периода – 107 дней, сумма температур выше 10 °С – 1800.



Рис. 1. Типичные местообитания *Adonis sibirica* в Южно-Уральском заповеднике
 а – Котельная (ЛЛ, квартал 112); б – Курманай (ЛЛ, квартал 112); в и з – общий вид генеративных растений из ценопопуляций Реветь (в) и Курманай (з) (фото О. В. Юсуповой).

Изучение морфометрии *A. sibirica* в природных условиях проводилось согласно методу В. Н. Голубева (1962) на 25 генеративных особях в каждой ценопопуляции на стадии массового цветения растений. Подробная характеристика онтогенетических состояний адониса сибирского приведена Е. Л. Нухимовским (1997) и А. П. Пошкурлат (2000). Анализ онтогенетической структуры выполнен по общеизвестной методике (Заугольнова и др., 1988). Определялись ведущие популяционные характеристики: общая плотность особей, возрастной состав. Согласно стандартным критериям, учитывались следующие возрастные состояния: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные или инициматурные (g_1), средние генеративные или медиаматурные (g_2), старые генеративные или финиматурные (g_3). Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций применяли следующие демографические показатели: индекс восстановления (Iв) (Жукова, 1995), индекс старения (Iс) (Глотов, 1998). Для оценки состояния ЦП был применен критерий «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001). При изучении возрастных состояний в каждой ценопопуляции в случайном порядке закладывалось 30 площадок, где на один м² подсчитывали число особей всех возрастных групп.

При статистическом анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения и их ошибки ($M \pm m$), среднеквадратичное отклонение (σ), коэффициент вариации ($C_v, \%$) (Лакин, 1990). Общую межпопуляционную и внутрипопуляционную изменчивость параметров оценивали по абсолютным средним значениям изучаемых признаков и значениям коэффициента вариации с учетом эмпирической шкалы изменчивости С. А. Мамаева (1975): очень низкая – меньше 7 %, низкая – 8–12 %, средняя – 13–20 %, повышенная – 21–30 %, высокая – 31–40 %, очень высокая – больше 40 %. Участие вида в растительном покрове оценивалось по шкале Браун-Бланке: г – вид на площадке встречен в единичных экземплярах; + – вид имеет проективное покрытие до 1 %; 1 – вид имеет проективное покрытие от 1 до 5 %; 2 – от 5 до 25 %; 3 – от 25 до 50 %; 4 – от 50 до 75 %; 5 – выше 75 % (Миркин, Наумова, 1989). Названия растений даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова и новейшими таксономическими обработками (Черепанов, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика местообитаний и их фитоценотическая приуроченность. ЦП 1 (Котельная). Окрестности деревни Карталинская Запань. Описание сообщества проведено 26.05.2022. Ценопопуляция расположена на опушке невысокого увала с одноименным названием, вдоль которого расположен неглубокий водоем (старица реки Большой Инзер). Экспозиция юго-восточная. Древесный ярус представлен *Pinus sylvestris* L. (dom.), *Betula pendula* Roth. (+). Подлесок состоит из *Sorbus aucuparia* L. (dom.) и *Padus avium* Mill. Кустарниковый ярус представлен *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova. (dom.) и *Caragana frutex* (L.) С. Koch. Травяной ярус имеет проективное покрытие до 60 %, он представлен видами гемибореальных травяных лесов – *Bupleurum longifolium* L. (+), *Primula macrocalyx* Bunge (1), *Digitalis grandiflora* Mill. (г), *Atragene sibirica* L. (1), *Stachys officinalis* (L.) Trevis. (+). Присутствуют также *Fragaria vesca* L. (1), *Carex macroura* Meinh. (1), *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (1), *Viola collina* Bess. (1), *Orthilia secunda* (L.) House (+). *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (2) и *Aegopodium podagraria* L. (2) являются основными доминантами сообщества. *A. sibirica* встречается со средним обилием (1). Высота травостоя составляет 60 см. В составе мохового яруса доминирует *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (2). Напочвенный покров подвергается умеренному выпасу.

ЦП 2 (Курманай). Описание сообщества проведено 26.05.2022. Название ценопопуляции дано по одноименному названию урочища, где она локализована. Ценопопуляция занимает выравненный участок соснового леса с редкими деревьями *Betula pendula* и подлеском из *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. Кустарниковый ярус из *Rosa majalis* Herzm. выражен слабо. Травяной ярус имеет те же характеристики, что в ЦП Курманай, но в составе травостоя изредка встречаются опушечные виды – *Astragalus danicus* Retz., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Origanum vulgare* L. К доминантам в растительном покрове добавляются *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Carex macroura*. Данное сообщество подвержено умеренному выпасу. *A. sibirica* встречается со средним обилием (1).

ЦП 3 (Реветь). Описание сообщества проведено 17.05.2022. Растительное сообщество приурочено к крутому северному склону сосново-широколиственного леса у реки Реветь. Подлесок представлен молодыми деревьями *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill., *Padus avium*. Для кустарникового яруса характерна *Rosa majalis*. ОПП травяного яруса составляет 60%. Травостой состоит из неморальных видов – *Viola mirabilis* L. (+), *Asarum europaeum* L. (+), бореальных *Oxalis acetosella* L. (1). Из осок с высоким обилием встречаются *Carex pilosa* Scop. (1) и *C. macroura* (2). *A. sibirica* встречается с низким обилием (+).

В синтаксономическом отношении ЦП 1 и 2 относятся к ассоциации вейниково-широколистных сосновых лесов *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000 союза *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000, порядка *Chamaecytisus ruthenicus-Pinetalia sylvestris* Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000, класса *Brachypodium pinnatae-Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991. Сообщества

ассоциации приурочены к средним и нижним частям пологих склонов, прилегающих к поймам ручьев и рек в южной и восточной частях заповедника (Мартыненко и др., 2008). ЦП 3 относится к ассоциации неморальнотравных сосново-широколиственных лесов *Tilio cordatae–Pinetum sylvestris* Shirokikh et al. 2021, подсоюза *Tilio cordatae–Pinenion sylvestris* suball. nov, союза *Aconito lycoctoni–Tilion cordatae* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al. 2016, порядка *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968, класса *Carpino–Fagetea sylvatica* Jakucs ex Passarge 1968. Сообщества ассоциации распространены в нижних и средних частях склонов на серых лесных почвах с достаточным увлажнением в западной части заповедника (Широких и др., 2021).

Морфометрические параметры растений в отдельных ценопопуляциях. В результате сравнительного анализа данных, представленных в таблице 1, установлено, что по многим признакам отличаются растения из ЦП Курманай (рис. 1з). Генеративные растения этой ценопопуляции превосходят растения из двух других ценопопуляций по числу генеративных побегов (3,56), по высоте побега (51,43), по длине листа срединной (10,91) и переходной (10,32) формации, по диаметру генеративного побега (0,61), по длине (2,93) и ширине (1,62) лепестков, по числу лепестков в цветке (15,52), по диаметру верхушечного цветка (5,84) и по длине цветоножки (8,20). Наиболее низкие средние значения параметров выявлены у растений из ЦП

Таблица 1

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков *Adonis sibirica* в ценопопуляциях (ЦП) Южно-Уральского заповедника

Параметры	ЦП Котельная		ЦП Курманай		ЦП Реветь	
	M±m	Cv,%	M±m	Cv,%	M±m	Cv,%
Число генеративных побегов, шт.	2,96±0,29	50,1 8	3,56±0,19	26,9 9	3,32±0,39	59,43
Высота побега, см	50,86±1,04	10,3 0	51,43±1,3 9	13,5 6	42,54±0,90	10,69
Число боковых побегов на генеративный побег, шт.	3,36±0,11	16,9 2	3,24±0,14	22,3 2	2,92±0,12	21,92
Число листьев на генеративный побег, шт.	9,72±0,40	20,8 9	8,88±0,22	12,3 0	8,48±0,18	10,82
Длина листа срединной формации, см	10,72±0,33	15,5 0	10,91±0,3 1	14,5 1	9,32±0,29	15,60
Ширина листа срединной формации, см	10,30±0,39	18,9 4	10,03±0,3 6	18,0 0	6,68±0,37	27,90
Длина листа переходного типа, см	10,28±0,28	13,6 9	10,32±0,2 8	13,9 1	9,66±0,26	13,17
Ширина листа переходного типа, см	7,75±0,40	26,0 0	7,37±0,35	23,8 5	10,50±0,35	16,03
Диаметр генеративного побега, см	0,58±0,01	14,5 6	0,61±0,02	17,0 6	0,48±0,01	19,00
Длина лепестка, см	2,81±0,09	16,5 3	2,93±0,06	11,8 5	2,48±0,07	15,83
Ширина лепестка, см	1,52±0,05	16,4 4	1,62±0,03	12,0 7	1,08±0,02	10,71
Число лепестков в цветке, шт.	15,28±0,24	8,13	15,52±0,2 5	8,13	15,48±0,34	11,20
Диаметр верхушечного цветка, см	5,48±0,13	12,2 9	5,84±0,13	11,6 4	5,05±0,16	16,22
Число цветков на один побег, шт.	4,08±0,15	18,6 1	4,00±0,12	14,7 4	1,48±0,16	55,58
Длина цветоножки, см	8,1±0,72	44,9 7	8,20±0,61	36,9 0	7,09±0,57	37,84

Примечание к таблице. Cv – коэффициент вариации, %; M±m – средняя и ее ошибка. Полужирным шрифтом выделены максимальные средние значения параметров.

Реветь, за исключением ширины листа переходного типа (10,50) (рис. 1в). Повышенные значения параметров у растений из ЦП Курманай обусловлены медиаматурным состоянием некоторых изученных растений, для которых характерны массивные генеративные побеги с высоким числом побегов, цветков и крупных листьев. В двух других ценопопуляциях преобладали инциматурные растения с меньшим числом генеративных побегов и другими морфометрическими параметрами. Вероятно, что определенную роль для растений адониса также играет выпас, поскольку в ЦП Курманай отмечается высокая плотность растений в условиях умеренного выпаса.

Наличие боковых побегов у растений способствует увеличению общей фотосинтезирующей поверхности и повышению числа репродуктивных органов. Следовательно, повышается эффективность образования органических элементов, в связи с чем растения получают больше питательных веществ. Также завязывается больше плодов за счет повышенного числа цветов на общем побеге.

Наибольшее число боковых побегов и цветов образуют растения из ЦП Котельная (3,36 и 4,08 шт., соответственно), а наименьшее – растения из ЦП Реветь (2,92 и 1,48 шт.). По всей видимости, лесной полог имеет определенное значение для указанного показателя. Условия произрастания растений, приуроченных к опушке, позволяют им образовать раскидистое общее соцветие и густую «крону» из листьев для более эффективных репродукции и фотосинтеза. Те же условия могут являться фактором образования наибольшего числа листьев на генеративном побеге в данной ценопопуляции (9,72 шт.). Растения из ЦП Реветь произрастают в менее освещенных условиях, поэтому листьев, боковых побегов, следовательно, и цветов на генеративном побеге образуется меньше (8,48, 2,92 и 1,48 шт.). Вероятно, ширина листа срединной формации также связана с условиями освещения.

Общеизвестно, что чем выше амплитуда адаптивной изменчивости вида, тем больше у него возможностей противостоять стрессовому воздействию и тем выше его устойчивость в растительном сообществе (Ростова, 2002). Наибольшей изменчивостью обладают следующие параметры: число генеративных побегов ($C_v=27,0-59,4\%$), длина цветоножки ($C_v=36,90-45,97\%$). Наименьшей изменчивостью – число лепестков в цветке ($C_v=8,13-11,20\%$). Полученные результаты сопоставимы с ранее опубликованными О. Ф. Кирсановой (2013) в Печоро-Ильчском заповеднике и И. И. Полетаевой (2009) в Республике Коми данными.

Плотность популяций, возрастной состав и демографические показатели. Анализ онтогенетической структуры растений раскрывает ступени развития популяции на определенном отрезке времени. Плотность популяций *A. sibirica*, возрастной состав, демографические показатели представлены в таблице 2. Плотность в ценопопуляциях адониса сибирского варьирует от 1,88 до 3,17 экземпляров на 1 м². Увеличение плотности растений в ЦП Курманай свидетельствует об оптимальных условиях произрастания.

По классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969) изученные и ЦП *A. sibirica* относятся к нормальным неполночленным. Представлены растения большинства возрастных состояний, кроме сенильных растений. Возрастная структура ЦП *A. sibirica* имеет правосторонний одновышинный тип спектра с преобладанием молодых генеративных растений (32–53 %).

Курманай доля проростков почти в три раза превышает этот показатель в других ценопопуляциях (30,4 %).

Среди демографических показателей оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что молодыми являются все ценопопуляции ($\Delta=0,18-0,21$; $\omega=0,48-0,58$). Проведено также сравнение индексов восстановления и старения, отражающих динамические процессы ценопопуляций. Индекс восстановления колеблется от 0,57 до 0,91. Данный факт свидетельствует о пополнении молодыми особями и поддержании прегенеративной фракции в ценопопуляциях на хорошем уровне. Индекс старения приближен к нулю, поскольку в данных ценопопуляциях сенильные растения не наблюдались в связи с сокращением онтогенеза и отмиранием растений сразу после окончания генеративной фазы развития.

Таблица 2

Усредненная онтогенетическая структура и демографические показатели ценопопуляции
Adonis sibirica

№ ЦП	Плотность, экз./м ²	Онтогенетическое состояние, %							Демографические показатели				
		p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	Δ	ω	Тип ЦП	Iв	Iст
ЦП 1	2,84	10,9	6,8	10,9	12,3	52,1	6,8	-	0,20	0,56	Молодая	0,70	0,00
ЦП 2	3,17	30,4	9,8	5,4	2,2	32,6	16,4	3,3	0,18	0,48	Молодая	0,91	0,03
ЦП 3	1,88	6,4	10,6	12,8	6,4	53,2	10,7	-	0,21	0,58	Молодая	0,57	0,00

Адонис сибирский возобновляется семенным путем, поэтому очевидно, что самоподдержание ценопопуляций осуществляется за счет генеративных растений. В ЦП

Лимитирующие факторы. Среди лимитирующих факторов, в том числе антропогенных, имеет место пастбищная депрессия в результате выпаса домашних животных. В связи с этим, нахождение изучаемых ценопопуляций вблизи населенных пунктов, по всей видимости, оказывает прямое воздействие на их параметры и демографическую структуру. По мнению ряда авторов, для растений из рода *Adonis* отмечается повышение биологической массы и урожайности в условиях умеренного выпаса (Васильченко, 1979; Ильина, Саксонов, 2009). По нашим наблюдениям, растения из ценопопуляций не срезаются для букетов, то есть не подвержены влиянию антропогенного фактора; не поедаются животными, что способствует высокой степени репродукции и, вероятно, связанному с этим хорошим возобновительным процессом. Виды-конкуренты поедаются домашними животными, что в свою очередь благоприятствует растениям адониса заселять свободные участки и расширять площадь своего местообитания. Естественными лимитирующими факторами являются длительный цикл развития растений и реликтовость вида в целом. Как отмечала А. П. Пошкурлат (1976), *A. sibirica* произошел из линии общего предка растений серии *Arpeninae* на пути миграции из северной части Китая в Сибирь. Центром происхождения общего предка адонисов является Древнее Средиземноморье.

Разрозненные местонахождения ценопопуляций адониса сибирского в западной части заповедника обусловлены особыми мезоклиматическими условиями в этой части, способствующих распространению коренных темнохвойных и смешанных широколиственных лесов. С проявлением континентальности климата в южной и восточной частях, широкое распространение получают светлохвойные леса, под пологом которых адонис сибирский встречается чаще.

Приуроченность горицвета сибирского в основном связана с распространением светлохвойных лесов, вырубки которых ведут к исчезновению целых популяций этих ценных растений. Во время существования лесного промышленного хозяйства на территории исследованных экотопах активно осуществлялись заготовка и вывоз хвойной древесины, что не могло не повлечь за собой выпад из состава сообществ растений горицвета.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Adonis sibirica крайне рассеянно встречается на территории Южно-Уральского заповедника в злаково-широколистных и неморально-топических хвойных лесах. В условиях горной местности растения селятся в средних и нижних частях склонов, на серых лесных почвах, под пологом светлохвойных лесов и на их опушках.

В настоящее время выявлены и исследованы три местообитания вида. В изученных ценопопуляциях фенотипические показатели растений имеют сходные значения, с небольшим расхождением по габитуальным и количественным параметрам. В ЦП Курманай растения выше и крупнее, имеют более многочисленные генеративные побеги. Плотность и возрастной спектр растений отражают довольно высокие популяционные показатели адониса сибирского в данной ценопопуляции. Высокая встречаемость всходов и молодых

вегетативных растений во всех ценопопуляциях подтверждает самоподдержание ценопопуляций на хорошем уровне. Отсутствие или низкая встречаемость старых генеративных и сенильных растений подтверждает длительный процесс перехода в финиматурное и сенильное состояния. Можно предположить, что в ЦП Курманай в условиях выпаса, растения имеют несколько более высокие габитуальные показатели, а также более высокие показатели прорастания и всхожести семян.

Таким образом, на основе проведенного анализа фенотипических и демографических показателей *A. sibirica* можно констатировать, что изученные ценопопуляции являются молодыми, а условия экотопов, занимаемых ценопопуляциями, достаточно благоприятными для произрастания вида.

Однако, ценопопуляции вида малочисленны, разрозненны, в связи с чем необходимо установить ежегодный мониторинг за состоянием ценопопуляций адониса сибирского с целью составления дальнейших перспектив по сохранению ценопопуляций на ООПТ и выявления способов их устойчивого самоподдержания на хорошем уровне.

Работа выполнена по теме ЮУГПЗ «Летопись природы» в рамках государственного задания на 2022 г. № 051-00084-22-00 и по теме ЮУБСИ УФИЦ РАН "Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования" в рамках государственного задания на 2022 г. УФИЦ РАН № 075-03-2022-001 от 14.01.2022 г.

Список литературы

- Васильченко Т. И. Влияние выпаса на ценопопуляции горлицы весеннего на степных меловых склонах в Курской области // Растительные ресурсы. – 1979. – Т. 15, вып. 2. – С. 210–213.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – 1998. – № 1. – С. 146–149.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. – Воронеж, 1962. – 511 с.
- Горичев Ю. П. Общая характеристика природного комплекса // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. – Уфа: Гилем, 2008. – С. 53–58.
- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. – М.: Наука, 1982. – С. 118–120.
- Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журнал общей биологии. – 1983. – № 3. – С. 361–373.
- Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – Москва, 1988. – 184 с.
- Ильина В. Н., Саксонов С. В. Некоторые итоги изучения ценопопуляций Адониса весеннего и волжского (*Adonis vernalis* L. и *A. wolgensis* Stev.) в бассейне Средней Волги // Бюллетень Главного ботанического сада. – 2010. – С. 107–116.
- Красная книга Архангельской области / [Ред. О. В. Аксенова, В. В. Ануфриев и др.]. – Архангельск: Северный (Арктический) федеральный университет. – 2020. – 490 с.
- Красная книга Вологодской области. Том 2. Растения и грибы / [Ред. Г. Ю. Конечная, Т. А. Сулова]. – Вологда: ВГПУ, изд-во «Русь», 2004. – 360 с.
- Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / [Ред. О. Г. Баранова и др.]. – Киров, 2014. – 336 с.
- Красная книга Республики Коми / [Ред. С. В. Дегтева]. – Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2019. – 768 с.
- Красная книга Республики Саха (Якутия). Том 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / [Ред. Н. Н. Винокуров]. – М.: Наука, 2019. – 270 с.
- Красная книга Удмуртской Республики / [Ред. О. Г. Баранова и др.]. – Чебоксары: «Перфектум», 2012. – 458 с.
- Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы / [Ред. А. М. Васин, А. Л. Васина]. – Екатеринбург: Издательство Баско, 2013. – 460 с.
- Кирсанова О. Ф. Охраняемый вид *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb. (Ranunculaceae) в Печоро-Илычском заповеднике (Северный Урал) // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2013. – С. 105–107.

- Куликов П. В. Конспект флоры сосудистых растений Челябинской области. – Екатеринбург; Миасс: Ильменский гос. заповедник, 2005. – 537 с.
- Кучеров Е. В., Кузнецова Н. А., Лазарева Д. Н. Сравнительное изучение биологической активности горлицы весеннего и горлицы сибирского из разных пунктов Башкирии // Растительные ресурсы. – 1969. – Том 5, вып. 1. – С. 54–62.
- Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. – М.: Наука, 1987. – С. 31–32.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
- Максютова С. С., Комисаренко Н. Ф., Лазарева Д. Н. Изучение биологической активности и химического состава надземной части *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb. // Растительные ресурсы. – 1975. – Том 11, вып. 4. – С. 512–514.
- Мамаев С. А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений. – Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений / [Ред. П. Л. Горчаковский]. – Свердловск: Уральский научный центр академии наук, 1975. – С. 3–14.
- Мартыненко В. Б., Широких П. С., Мулдашев А. А. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. – Уфа: Гилем, 2008. – С. 189–192.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа, 1998. – 413 с.
- Нухимовский Е. Л. Основы морфологии семенных растений. – М.: Недра, 1997. – 630 с.
- Полетаева И. И. Адонис сибирский в Республике Коми // Вестник Института биологии. – 2009. – С. 8–11.
- Пошкурлат А. А. Ареал *Adonis sibirica* Patr. ex Ledeb // Растительные ресурсы. – 1976. – Том 12, вып. 1. – С. 98–104.
- Пошкурлат А. П. Род горлицы – *Adonis* L.: Систематика, распространение, биология. – М.: Наука, 2000. – 218 с.
- Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб., 2002. – 307 с.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. – 1969. – № 79. – С. 119–135.
- Худоногова Е. Г. Биологически активные вещества *Adonis sibirica* Patr. // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: Материалы X международной научно-практической конференции. Молодежный, 2021. – С. 50–51.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб: Мир и семья-95, 1995. – 992 с.
- Широких П. С., Мартыненко В. Б., Байшева Э. З., Федоров Н. И., Мулдашев А. А., Наумова Л. Г. Разнообразие широколиственных и сосново-широколиственных лесов на восточной границе их распространения // Растительность России. – 2021. – № 42. – С. 63–117.

Yusupova O. V., Abramova L. M. First results of the study of the relict species *Adonis sibirica* in the South Ural Nature Reserve // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 86–94.

The population characteristics of the relict for the Southern Urals species *Adonis sibirica* are given. Three habitats of this species were identified on the territory of the South Ural Nature Reserve. Syntaxonically, the Kotelnaya and Kurmanai cenopopulations (CP) belong to the *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000, communities of which are confined to the middle and lower parts of gentle slopes adjacent to floodplains of streams and rivers in the southern and eastern parts of the reserve. The CP Revet belongs to the association of non-morally grassy pine-deciduous forests *Tilio cordatae-Pinetum sylvestris* Shirokikh et al., 2021. Its communities are distributed in the lower and middle parts of the slopes on gray forest soils with sufficient moisture in the western part of the reserve. The maximum values of the linear parameters were noted for the CP Kurmanai subjected to moderate grazing with the participation of young and middle-aged plants. The largest number of leaves, lateral shoots and flowers are formed by plants growing at the edge of the forest in the CP Kotelnaya, and the smallest by plants from the CP Revet. The ontogenetic structure of cenopopulations is characterized and demographic indicators are given. The age structure of cenopopulations of *Adonis sibirica* has a right-sided unimodal spectrum type with a predominance of young generative plants (32–53 %). The total density varies from 1.88 to 3.17 ind./m². Estimation of age (Δ) and efficiency (ω) proved that all cenopopulations are young ($\Delta=0.18-0.21$; $\omega=0.48-0.58$).

Key words: *Adonis sibirica*, cenopopulations, morphometric parameters, demographic structure, population density, South- Ural Nature Reserve

Поступила в редакцию 01.09.22
Принята к печати 14.09.22

УДК 581.552 / 504-2 : 582.991

Влияние травяных настоев на прорастание семян *Solidago canadensis* и доминантных растений деградированных лесных почв

Загурская Ю. В., Уфимцев В. И.

Федеральный исследовательский центр угля и углекислоты Сибирского отделения РАН
Кемерово, Россия
syjil@mail.ru, uwy2079@gmail.com

Изучено взаимовлияние *Solidago canadensis* и видов-доминантов четырех основных стадий сукцессии на деградированных лесных почвах Кемеровской области – *Filipendula ulmaria*, *Cirsium setosum*, *Chamaenerion angustifolium* и *Poa pratensis* – на этапе прорастания семян. Семена *P. pratensis*, *C. setosum* и *S. canadensis* проращивали при обработке водными экстрактами надземной части пяти вышеперечисленных растений в лабораторных условиях. Определяли всхожесть семян, скорость прорастания и суммарную энергию прорастания. Установлено, что извлечения из растений *S. canadensis* обладают наибольшими ингибирующими свойствами по сравнению с его вероятными конкурентами при самовосстановлении нарушенных фитоценозов в условиях Кемеровской области: *F. ulmaria*, *C. setosum*, *Ch. angustifolium* и *P. pratensis*. Наиболее заметное влияние на прорастание семян и развитие проростков зональных травянистых видов оказывают измельченные листья и соцветия *S. canadensis*, а также их экстракты, а максимальной восприимчивостью к воздействию *S. canadensis* обладают семена *P. pratensis* – содоминанта луговых климаксовых сообществ. Только экстракты из надземной части *S. canadensis* подавляли жизнеспособность семян всех тест-объектов, включая собственный вид.

Ключевые слова: деградированные почвы, прорастание семян, влияние настоев из травы, *Solidago canadensis*, *Filipendula ulmaria*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium setosum*, *Poa pratensis*.

ВВЕДЕНИЕ

Восстановление почвенно-растительного покрова после прекращения хозяйственной деятельности на нарушенных территориях – одна из ключевых проблем экологии биосистем. В идеальной модели восстановление естественного растительного покрова после череды сукцессионных стадий приводит к формированию сообществ, в высокой степени соответствующих исходному состоянию по своей структуре и свойствам. В реальных условиях процесс нарушения и восстановления фитоценозов часто сопровождается внедрением и последующим распространением инвазионных растений, которые, обладая рядом конкурентных преимуществ, препятствуют естественному протеканию восстановительных процессов. Изучение биологических особенностей таких видов является первоочередной задачей для поиска механизмов предотвращения захвата ими обширных территорий и разработки мер борьбы с последствиями внедрения.

Одними из наиболее распространенных фитоинвайдеров, нарушающих структуру травянистых сообществ, являются некоторые таксоны рода *Solidago*, из которых наиболее подробно изучен *Solidago canadensis* L. (Загурская, 2022). В границах своего естественного ареала – в Северной Америке – *S. canadensis* не выходит за пределы своих местообитаний и сохраняет позиции ассектатора сообществ, однако на территории умеренного пояса Евразии *S. canadensis*, внедряясь в природные экосистемы, часто проявляет выраженные доминантные свойства (Richardson et al., 2000; Виноградова и др., 2010; Tokarska-Guzik et al., 2010; Черная..., 2016). Успешная конкуренция потенциально инвазионных таксонов *Solidago* с аборигенными доминантными растениями основных фитоценозов на нарушенных местообитаниях может объясняться как их морфологическими, так и физиологическими особенностями (Загурская, 2022). По данным ряда авторов, посредством прижизненных выделений определенных химических соединений *S. canadensis* подавляет развитие некоторых травянистых видов растений на различных стадиях развития, приводя в конечном

итоге к нарушению функционирования естественных сообществ или их восстановления после действия какого-либо возмущающего фактора (Chen et al., 2013; Fenesi et al., 2015; Gusev, 2015; Шмелев, Панкрушина, 2019; Wang et al., 2019).

При изучении аллелопатического эффекта *S. canadensis* наибольшее внимание уделяется корневым эксудатам и их влиянию на развитие высших растений и почвенной биоты, однако однозначного заключения о наличии и механизмах ингибирующего действия на аборигенные растения до сих пор нет (Bruckner et al., 1995; Zhang et al., 2009; Scharfy et al., 2010; Del Fabbro, Prati, 2015; Stefanowicz et al., 2019). В природных условиях существенное влияние на оттогенез отдельных особей могут оказывать не только химические вещества, выделяемые живыми растениями, но и метаболиты, образующиеся в результате разложения отмершей фитомассы. Это влияние проявляется в различные фазы жизни растений, из которых наиболее уязвимыми являются фазы прорастания семян и формирования проростков.

Цель работы – изучить влияние экстрактов из травы *Solidago canadensis* и доминантных видов растений основных стадий сукцессии на деградированных лесных почвах Кемеровской области на прорастание семян *Poa pratensis*, *Cirsium setosum* и *Solidago canadensis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ранее было отмечено, что наибольшему распространению *S. canadensis* способствует поверхностное нарушение почвенного покрова (Уфимцев, 2018). В то же время установлено, что при послепожарном восстановлении травянистого покрова в подзоне черневой тайги Кемеровской области (г. Междуреченск) поселение *S. canadensis* практически не происходит, при этом доминантами или содоминантами травостоя, в зависимости от гидротермических условий местообитаний и стадии сукцессии становятся 4 вида – *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Cirsium setosum* (Willd.) Besser ex M. Bieb., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. и *Poa pratensis* L. – нишу которых *S. canadensis* занимает на участках, подвергшихся нарушению верхнего почвенного горизонта. Посредством анализа геоботанических описаний было установлено, что конкурентоспособность этих видов по отношению к *S. canadensis* снижается в следующем порядке (Уфимцев, 2018):

1. *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (лабазник вязолистный) – доминант климаксовых сообществ гидроморфных местообитаний;
2. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (иван-чай узколистый), Syn.: *Epilobium angustifolium* L. – доминант послепожарных растительных группировок суходольных местообитаний северных и восточных экспозиций;
3. *Cirsium arvense* var. *integrifolium* Wimm. & Grab. = *Cirsium setosum* (Willd.) Besser ex M. Bieb. (бодяк щетинистый) – доминант раннесукцессионных группировок на залежах;
4. *Poa pratensis* L. (мятлик обыкновенный) – доминант поздне-сукцессионных группировок южных и юго-западных экспозиций.

Эти 4 вида были выбраны в качестве дополнительных объектов исследования для изучения их взаимовлияния друг с другом и *S. canadensis* и определения роли биологически активных веществ в конкурентных преимуществах *S. canadensis*.

Семена трех видов растений (*Poa pratensis*, *Cirsium setosum*, *Solidago canadensis*) проращивали в лабораторных условиях в ноябре 2018 – апреле 2019 года при обработке водными экстрактами надземной части пяти видов растений.

Варианты обработки:

1. К – контроль (дистиллированная вода),
2. S.c. – *Solidago canadensis*,
3. F.u. – *Filipendula ulmaria*,
4. Ch.a. – *Chamaenerion angustifolium*,
5. C.s. – *Cirsium setosum*,
6. P.p. – *Poa pratensis*.

Экстракты получали настаиванием сухой надземной вегетирующей части растений, собранной в конце сентября, холодной дистиллированной водой (1:10) при комнатной температуре в течение 24 часов. Варианты изучали в трех повторностях, размер выборок семян – 100 шт. Подсчет проросших семян проводили ежедневно, начиная с дня, следующего за постановкой эксперимента до прекращения регистрации изменений в течении 5 дней. По мере высыхания (впитывания) добавляли соответствующий настой, предварительно нагревая его до комнатной температуры.

Определяли всхожесть семян и скорость прорастания на разных сроках эксперимента (дружность прорастания) по ГОСТ 12038-84 (1976), а также рассчитывали суммарную энергию прорастания (ЭП) семян в сутках (Сельскохозяйственный..., 1934). Статистическую обработку результатов проводили в программе Microsoft Excel с использованием графического метода анализа (Box Plot).

Названия растений приводятся в соответствии с номенклатурой World Flora Online (WFO, 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальные показатели всхожести семян всех тест-культур отмечены в контроле, что свидетельствует об ингибировании процессов прорастания экстрактами из надземной части растений всех исследованных видов (табл. 1).

Период прорастания семян *Poa pratensis* варьировал от 5 (в контроле) до 15 дней в зависимости от варианта обработки. Наибольшее снижение жизнеспособности семян *P. pratensis* отмечено под воздействием настоев из надземной части *Solidago canadensis* (при этом всхожесть снижается в 7–8 раз) и *Filipendula ulmaria* (рис. 1). Действие извлечений из *F. ulmaria* отчетливо наблюдалось в начале эксперимента, но к 10 дню его влияние компенсировалось и всхожесть семян *P. pratensis* стала быстро увеличиваться, а эффект от обработки настоем *S. canadensis* оказался стабилен на протяжении всего периода наблюдений. Результаты воздействия *Ch. angustifolium*, *C. setosum* и *P. pratensis* на семена *P. pratensis* близки друг к другу и от контроля существенно не отличались.

Таблица 1

Энергия прорастания семян (сутки) при обработке экстрактами растений

Экстракт надземной части	Семена			
	<i>Lepidium sativum</i> *	<i>Poa pratensis</i>	<i>Cirsium setosum</i>	<i>Solidago canadensis</i>
Контроль	2	7	4	9
<i>Solidago canadensis</i>	3	9	5	5
<i>Filipendula ulmaria</i>	4	11	5	9
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	2	8	3	12
<i>Cirsium setosum</i>	2	8	3	6
<i>Poa pratensis</i>	2	7	4	10

Примечание к таблице. * – приводится по (Zagurskaya, Ufimtsev, 2021).

P. pratensis является одним из содоминантов естественных суходольных лугов, формирует, как правило, нижний подъярус травостоя и как эдификатор сообществ участвует в формировании почвенного горизонта A_0 на плодородных черноземовидных и серых лесных почвах. Такие почвы часто подвергаются распашке и использованию в качестве пахотных угодий в течение длительного времени, а также эксплуатации в качестве сенокосов и пастбищ. В первом случае естественный травостой уничтожается полностью, во втором – происходит значительное снижение долевого участия *P. pratensis* в фитоценозе и его замена на

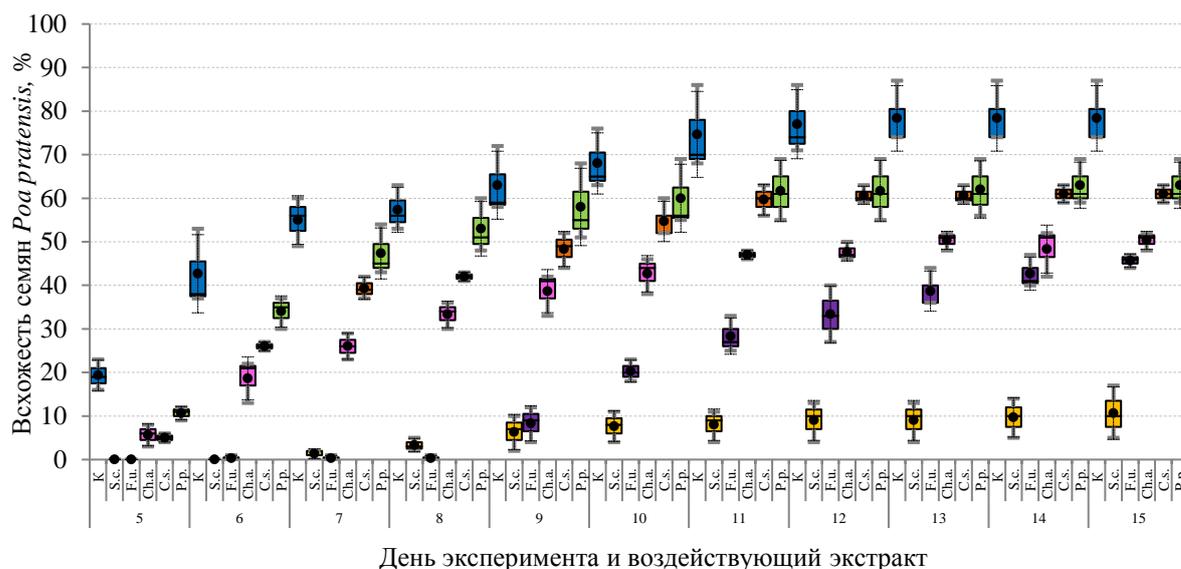


Рис. 1. Влияние водных экстрактов травянистых растений на всхожесть семян *Poa pratensis*

Коробка – 1 и 3 квартиль, переключатель – медиана, планки погрешностей (серая линия) – минимальное и максимальное значение, точка – среднее арифметическое, планки погрешностей (тонкая черная линия) – стандартное отклонение. К – контроль (дистиллированная вода), S.c. – *Solidago canadensis*, F.u. – *Filipendula ulmaria*, Ch.a. – *Chamaenerion angustifolium*, C.s. – *Cirsium setosum*, P.p. – *Poa pratensis*.

рудеральные компоненты. Поэтому участие и конкурентоспособность *P. pratensis* в сообществах на деградированных почвах можно рассматривать как индикатор самовосстановления экосистем по зональному типу, а его неустойчивость к подавлению агрессивными видами – как фактор торможения естественных сукцессионных процессов и, вероятно, дальнейшей деградации местообитаний.

Суммарная всхожесть семян *Cirsium setosum* слегка снижалась под действием экстрактов *F. ulmaria*, *Ch. angustifolium* и *S. canadensis*, что не отмечено при обработке настоями *C. setosum* и *P. pratensis*, однако существенных различий между вариантами не обнаружено.

Жизнеспособность семян потенциально инвазионного вида *Solidago canadensis* оказалась относительно низкой (менее 40 %) и уменьшалась под влиянием всех изученных экстрактов по сравнению с контролем (рис. 2). Наибольший эффект подавления на прорастание семян золотарника оказали настои из травы *C. setosum* и самого же *S. canadensis*, что не характерно для растений других исследованных видов (*C. setosum* и *P. pratensis*).

Ранее нами было установлено, что водные экстракты из надземной части *S. canadensis* и *F. ulmaria* статистически значимо подавляли развитие семян *Lepidium sativum* L. При этом добавление настоя *F. ulmaria* снижало всхожесть почти в 3 раза по сравнению с контролем, а воздействие *S. canadensis* только на 1/3. Настои *C. setosum*, *Ch. angustifolium* и *P. pratensis* не оказывали существенного влияния на всхожесть и энергию прорастания этой тест-культуры (Zagurskaya, Ufimtsev, 2021).

При изучении воздействия различных органов *S. canadensis* на семена некоторых тест-культур методом сэндвич-теста было установлено влияние измельченных сухих листьев и соцветий *S. canadensis* на развитие гипокотыля у проростков *L. sativum*, при этом воздействие корней и стеблей оказалось несущественным (Мишина и др., 2015). Такой же эффект отмечен при обработке семян *Triticum* L водными экстрактами (настаивание 60 минут горячей водой) из различных частей *S. canadensis*. Наибольший ингибирующий эффект на прорастание семян и развитие проростков наблюдали для водных извлечений соцветий и листьев *S. canadensis*.

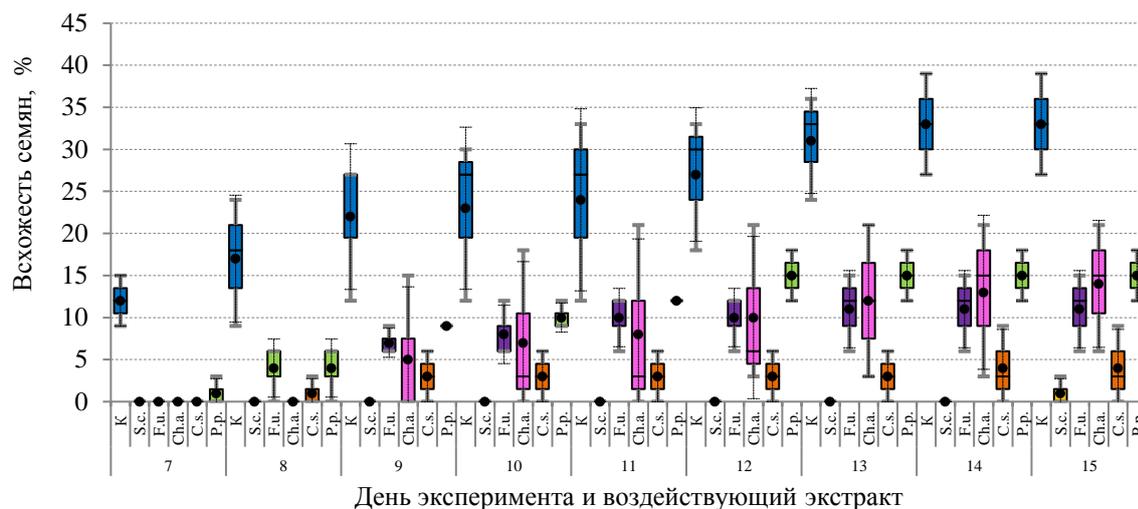


Рис. 2. Влияние водных экстрактов травянистых растений на всхожесть семян *Solidago canadensis*

Корни не оказывали заметного воздействия на всхожесть семян *Triticum* L. (Колдомова, Науменко, 2019), но 10 % водные вытяжки из почвы ризосферы *S. canadensis* подавляли развитие семян не только *Triticum*, но также *Cichorium intybus* L. и *Plantago media* L. (Колдомова, 2018).

Таким образом, при внедрении в самовосстанавливающиеся травянистые фитоценозы конкурентные преимущества *S. canadensis* сочетаются с ингибирующим воздействием его надземной массы и водных извлечений из неё на развитие семян и проростков видов – доминантов естественных травянистых сообществ. Конкурентные возможности травянистых представителей поздних стадий сукцессии по отношению к *S. canadensis* ниже, чем у раннесукцессионных видов, что определяет азональную направленность восстановительных сукцессий и упрощение структуры травостоев при его инвазии. Полученные результаты представляют интерес для выявления механизмов взаимодействий высших растений и прогнозирования возможных результатов сукцессии при восстановлении нарушенных территорий или естественных изменений экосистем в процессе саморазвития.

ВЫВОДЫ

1. Извлечения из растений *S. canadensis* обладают наибольшим ингибирующим действием на прорастание семян при самовосстановлении нарушенных фитоценозов в условиях Кемеровской области по сравнению с его вероятными конкурентами: *Filipendula ulmaria*, *Cirsium setosum*, *Chamaenerion angustifolium* и *Poa pratensis*.

2. Только *S. canadensis* подавлял жизнеспособность семян всех тест-объектов, включая собственный вид. Наиболее заметное влияние на прорастание семян и развитие проростков зональных травянистых видов оказывают измельченные листья и соцветия *S. canadensis*, а также их экстракты.

3. Максимальной восприимчивостью к воздействию *S. canadensis* обладают семена *Poa pratensis* – содоминанта луговых климаксовых сообществ.

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ УУХ СО РАН № 0286-2021-0010 (ЕГИСУ НИОКТР № АААА-А21-121011590010-5).

Список литературы

- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – 502 с.
- ГОСТ R 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. Введ. 01.07.1986. – М.: Министерство сельского хозяйства СССР, 1986. – 30 с. – (Межгосударственный стандарт).
- Загурская Ю. В. Основные аспекты изучения инвазивных видов рода *Solidago* // Трансформация экосистем. – 2022. – Т. 5, № 2. – С. 102–115. DOI: 10.23859/estr-211029.
- Колдомова Е. А. Аллелопатический эффект инвазионного вида *Solidago canadensis* L. (Asteraceae) // Зырянские чтения : Мат-лы Всерос. науч.-практич. конф. «XVI Зырянские чтения» (Курган, 06-07 декабря 2018). – Курган Курганский гос. ун-т, 2018. – С. 265–266.
- Колдомова Е. А., Науменко Н. И. Особенности проявления аллелопатической активности водных вытяжек *Solidago canadensis* L. // Актуальные проблемы биологии и экологии: мат-лы докл. XXVI Всерос. молодежн. науч. конф. (Сыктывкар, 18-22 марта 2019). – Сыктывкар: Ин-т биол. Коми НЦ Уральского отд. РАН, 2019. – С. 159–161.
- Мишина М. Ю., Ламан Н. А., Прохоров В. Н., Фудзий Ё. Оценка аллелопатической активности различных органов борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Maden) и золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.) с использованием сэндвич-теста // Регуляция роста, развития и продуктивности растений : мат-лы VIII Междунар. науч. конф. (Минск, 28-31 октября 2015). – Минск: ИЭБ им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси. – 2015. – С. 79.
- Сельскохозяйственный словарь-справочник / [Глав. ред. А. И. Гайстер]. – Москва–Ленинград: «Сельхозгиз», 1934. – 4124 с.
- Уфимцев В. И. Особенности распространения *Solidago canadensis* L. в нарушенных сообществах междуреченского городского округа // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Сб. мат-лов док. V Междунар. конф. (Кемерово, 02-03 октября 2018). – Кемерово: ФИЦ УУХ СО РАН, 2018. – С. 119–120.
- Черная Книга флоры Сибири / [Науч. ред. Ю. К. Виноградова, отв. ред. А. Н. Куприянов]. – Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2016. – 440 с.
- Шмелев В. М., Панкрушина А. Н. Особенности распространения инвазионных *Solidago* (Asteraceae) и их воздействие на природные виды // Вестник ТвГУ. Серия: Биология, экология. – 2019. – № 3 (55). – С. 130–135. DOI: 10.26456/vtbio1053.
- Bruckner A., Wright J., Kampichler C., Bauer R., Kandeler E. A. A method of preparing mesocosms for assessing complex biotic processes in soils // Biology and Fertility of Soils. – 1995. – Vol. 19. – P. 257–262. DOI: 10.1007/BF00336169.
- Chen G., Zhang Ch., Ma L., Qiang Sh., Silander J.A., Qi L.L. Biotic Homogenization Caused by the Invasion of *Solidago canadensis* in China // Journal of Integrative Agriculture. – 2013. – Vol. 12, N 5. – P. 835–845. DOI: 10.1016/S2095-3119(13)60302-0.
- Del Fabbro C., Prati D. The relative importance of immediate allelopathy and allelopathic legacy in invasive plant species // Basic and Applied Ecology. – 2015. – Vol. 16, iss. 1. – P. 28–35. DOI: 10.1016/j.baae.2014.10.007.
- Fenesi A., Vágási C. I., Beldean M., Földesi R., Kolcsár L.-P., Shapiro J. T., Török E., Kovács-Hostyánszkie A. *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields // Basic and Applied Ecology. – 2015. – Vol. 16. – P. 335–346. DOI: 10.1016/j.baae.2015.03.003.
- Gusev A. P. The Impact of Invasive Canadian Goldenrod (*Solidago canadensis* L.) on Regenerative Succession in Old Fields (the Southeast of Belarus) // Russian Journal of Biological Invasions. – 2015. – Vol. 6, N 2. – P. 74–77. DOI: 10.1134/S20751117150200345.
- Richardson D. M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distribution. – 2000. – Vol. 6, N 2. – P. 93–107. DOI: 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x.
- Scharfy D., Güsewell S., Gessner M. O., Venterink H. O. Invasion of *Solidago gigantea* in contrasting experimental plant communities: effects on soil microbes, nutrients and plant-soil feedbacks // Journal of Ecology. – 2010. – Vol. 98, iss. 6. – P. 1379–1388. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01722.x.
- Stefanowicz A. M., Stanek M., Majewska M. L., Nobis M., Zubek S. Invasive plant species identity affects soil microbial communities in a mesocosm experiment // Applied Soil Ecology. – 2019. – Vol. 136. – P. 168–177. DOI: 10.1016/j.apsoil.2019.01.004.
- Tokarska-Guzik B., Węgrzynek B., Urbisz A., Urbisz A., Nowak T., Bzdęga K. Alien vascular plants in the Silesian Upland of Poland: distribution, patterns, impacts and threats // Biodiversity Research and Conservation. – 2010. – Vol. 19. – P. 33–54. DOI: 10.2478/v10119-010-0019-x.
- Wang C., Wu B., Jiang K., Zhou J., Du D. Canada goldenrod invasion affect taxonomic and functional diversity of plant communities in heterogeneous landscapes in urban ecosystems in East China // Urban Forestry & Urban Greening. – 2019. – Vol. 38. – P. 145–156. DOI 10.1016/j.ufug.2018.12.006.
- WFO: World Flora Online. Published on the Internet [Электронный ресурс]. – 2022. – Режим доступа: <http://www.worldfloraonline.org/> (просмотрено 22.09.2022).
- Zagurskaya Y., Ufimtsev V. Response of biotester *Lepidium sativum* to the effects of native herb extracts and phytovinvader *Solidago canadensis* // BIO Web Conf. – 2021. – Vol. 31. – Art. no. 00033. DOI: 10.1051/bioconf/20213100033.

Zhang Sh., Jin Y., Tang J., Chen X. The invasive plant *Solidago canadensis* L. suppresses local soil pathogens through allelopathy // *Applied Soil Ecology*. – 2009. – Vol. 41, iss. 2. – P. 215–222. DOI: 10.1016/j.apsoil.2008.11.002.

Zagurskaya Y. V., Ufimtsev V. I. Effect of herbal infusions on *Solidago canadensis* seed germination and dominant plants of degraded forest soils // *Ekosistemy*. 2022. Iss. 31. P. 95–101.

The mutual influence of *S. canadensis* and the dominant species (*Filipendula ulmaria*, *Cirsium setosum*, *Chamaenerion angustifolium* and *Poa pratensis*) at the four main stages of succession in degraded forest soils of the Kemerovo region were studied at the stage of seed germination. Seeds of *P. pratensis*, *C. setosum* and *S. canadensis* were germinated by treatment with aqueous extracts of five above mentioned plants under laboratory conditions. Seed germination, germination rate, and total germination energy were determined. It was revealed that *S. canadensis* extracts have the most inhibitory properties compared to its competitors (*F. ulmaria*, *C. setosum*, *Ch. angustifolium* and *P. pratensis*) in the self-repair of disturbed phytocenoses in Kemerovo region. Germination of seeds and development of zonal herbaceous species are most significantly affected by the crushed leaves and inflorescences of *S. canadensis*, as well as their extracts. Seeds of *P. pratensis* which is the codominant of grassland climax communities have maximum susceptibility to *S. canadensis*. Only extracts from the above-ground part of *S. canadensis* suppressed the viability of the seeds of all test objects, including its own species.

Key words: degraded soils, seed germination, impact of herbal infusions, *Solidago canadensis*, *Filipendula ulmaria*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium setosum*, *Poa pratensis*.

Поступила в редакцию 07.07.22
Принята к печати 10.11.22

УДК 574 [574.5] [579] [262.5]

Численность и распределение гетеротрофных углеводородокисляющих бактерий в прибрежной акватории Чёрного и Азовского морей в летний период

Бурдиян Н. В.

*Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
burdiyan@mail.ru*

В статье представлены данные о численности и распределении гетеротрофных углеводородокисляющих бактерий – деструкторов нефти и дизельного топлива, в поверхностных водах и донных отложениях. Работы проводились во время 113 рейса НИС «Профессор Водяницкий» в прибрежной акватории Крыма и Кавказа и на двух станциях в Азовском море. Отбор проб и последующая обработка материала осуществлены на основе стандартных методов гидробиологии и общей микробиологии. Численность гетеротрофных бактерий в воде колебалась от 10^2 до 10^6 кл./мл, в донных отложениях – от 10^3 до 10^6 кл./г. Для углеводородокисляющих бактерий (УОБ), использующих в качестве единственного источника углерода и энергии нефть (УОБ(Н)) и дизельное топливо (УОБ(С)), характерно зональное распределение. УОБ(Н) являются постоянными компонентами микроценозов планктона и бентоса. Численность – УОБ(Н) в поверхностном слое воды колебалась от 1 до $4,5 \times 10^3$ кл./мл, в донных отложениях от 25 до $2,5 \times 10^3$ кл./г. Рост УОБ(С) выявлен не во всех пробах воды и донных отложений. Количественное содержание УОБ(С) в воде варьировало от 1 до $4,5 \times 10^2$ кл./мл, в донных отложениях – от 1 до $4,5 \times 10^3$ кл./г. УОБ, изолированные из воды и донных отложений, обильнее росли на среде с добавлением нефти, чем на дизельном топливе. Достоверная зависимость между показателем температуры воды и численностью наблюдаемых микроорганизмов отсутствует. Выявлена положительная корреляционная зависимость между содержанием УОБ(Н) в грунте и глубиной моря на станциях отбора проб ($R=0,95$; $\alpha < 0,05$), между численностью гетеротрофных бактерий и УОБ(Н) в поверхностном слое воды ($R=0,98$; $\alpha < 0,05$).

Ключевые слова: Чёрное море, Азовское море, гетеротрофные, углеводородокисляющие бактерии, донные отложения, нефть, дизельное топливо.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время прибрежная акватория Черного моря испытывает значительную антропогенную нагрузку. По осредненным международным оценкам, в Чёрное море поступают (в основном, с речным стоком) около 80 т ртути, 4500 т свинца, 2200 т фенола, 200000 т нефтепродуктов, 140000 т фосфатов, 570000 т нитратов, 9800000 т различных органических веществ в год (Зайцев, 2000). Нефть, являясь самым распространенным источником топлива в мире, относится к наиболее опасным загрязнителям биосферы. Попадая в окружающую среду, она оказывает негативное воздействие на все звенья биологической цепи. Нефтяные загрязнения подавляют развитие зоо- и фитопланктона, замедляют процессы минерализации органических веществ, повышают окисляемость воды, меняют ее солевой состав (Израэль, Цыбань, 2009). В связи с этим настоящим экологическим бедствием являются разливы нефти и нефтепродуктов на поверхности морей и океанов. Так, при транспортировке нефти в Мировом океане по разным данным ежегодно разливается от 5 до 16 млн. т нефти (Немировская, 2013). Поэтому все более актуальной становится проблема изменения морских экосистем под влиянием антропогенных факторов. Бактериопланктон и бактериобентос играют основную роль в реминерализации биогенных элементов и трансформации органического вещества аллохтонного и автохтонного происхождения. Отдельной группой гетеротрофных бактерий, представляющих интерес для оценки процесса самоочищения акватории, являются бактерии, способные использовать в качестве единственного источника углерода нефть и нефтепродукты. В силу высокой пластичности обменных процессов микробные популяции являются мощным фактором процессов

самоочищения морской среды от загрязнения нефтью и нефтепродуктами. Изучение углеводородокисляющих микроорганизмов в природных экосистемах обычно связывают с загрязнением их нефтью и нефтепродуктами. Однако известно, что углеводородокисляющие бактерии широко распространены в природе, их пищевые потребности разнообразны и среди них нет узкоспециализированных форм (Шлегель, 1987). Данная группа бактерий является постоянным компонентом микробиоценозов, независимым от уровня загрязнения нефтепродуктами. В морской среде окисление нефти протекает по следующим путям: прямое окисление до CO_2 , H_2O и органических веществ; превращение нефти в такие поверхностно-активные вещества, как жирные кислоты, эмульгирующие более устойчивые компоненты сырой нефти; окисление до промежуточных продуктов. Продукты неполного окисления углеводородов (гидроперекиси, спирты, кетоны, альдегиды, липиды, органические кислоты, аминокислоты, нуклеотиды, пигменты, сахара, полисахариды, фенол) в свою очередь являются субстратом для развития микроорганизмов (Коронелли, 1996; Миронов, 2003).

Цель работы – оценить численность и распределение гетеротрофных и углеводородокисляющих бактерий – деструкторов нефти и дизельного топлива, в поверхностных водах и донных отложениях, которые способны использовать в качестве единственного источника углерода и энергии – нефть и дизельное топливо в донных отложениях и поверхностном горизонте водного столба.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили пробы морской воды и донных отложений, отобранных в прибрежной акватории Кавказа и черноморского побережья Крыма, а также на двух станциях в Азовском море, в июне 2020 года во время 113 рейса НИС «Профессор Водяницкий» (рис. 1).

Глубина на станциях варьировала от 10 до 723 м, температура морской воды колебалась от 16,0 до 24,0 °С. Координаты микробиологических станций, глубина, а также температура воды и воздуха представлены в таблице 1. Всего для микробиологического анализа отобрано 17 проб воды с поверхностного горизонта и 11 проб донных отложений.

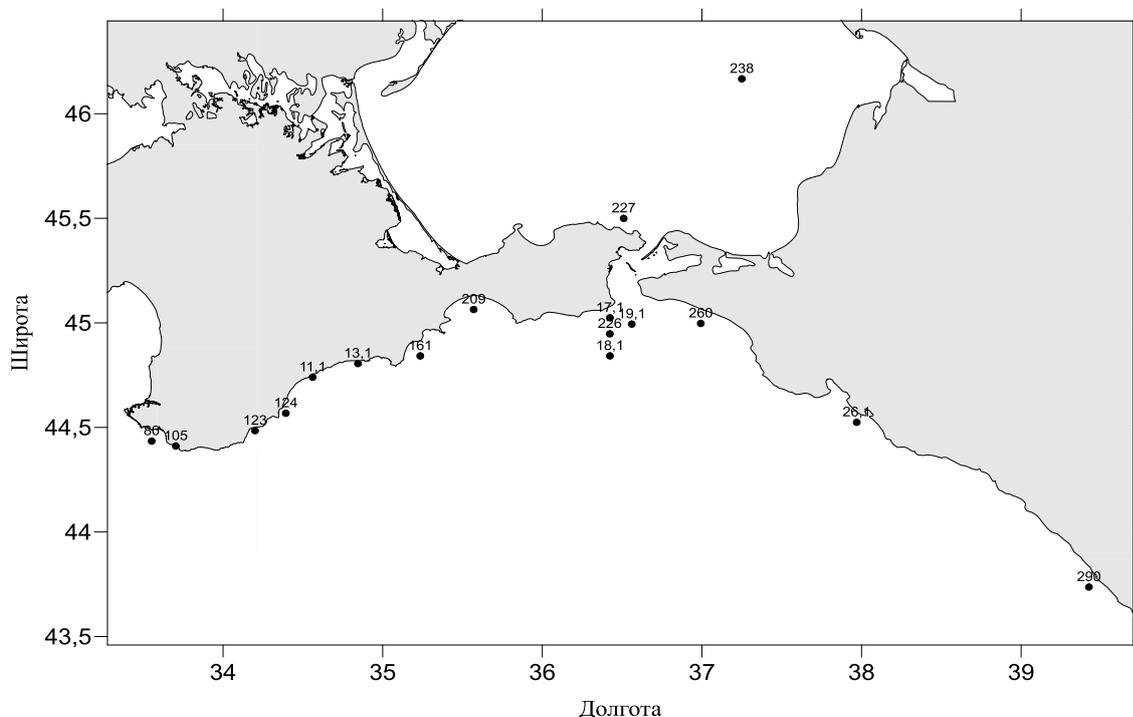


Рис. 1. Схема микробиологических станций в 113 рейсе НИС «Профессор Водяницкий»

Таблица 1

Координаты станций отбора проб, температура воды, воздуха, глубина

№ станции	Географическая широта (в градусах, минутах и долях минут)	Географическая долгота (в градусах, минутах и долях минут)	Глубина (м)	Температура	
				Воды (°С)	Воздуха (°С)
80	44°26,1481'	33°33,0484'	87	16,0	17,9
105	44°24,5241'	33°41,9750'	51	16,0	17,9
123	44°28,97'	34°10,94'	39	18,7	19,1
124	44°33,71'	34°23,86'	82	20,6	21,3
11.1	44°43,54'	34°34,21'	59	20,6	21,3
13.1	44°47,3512'	34°51,5634'	47	22,1	22,2
161	44°50,5731'	35°14,1577'	50	21,8	21,9
209	45°03,9037'	35°34,2462'	23	20,6	19,8
18.1	44°50,8167'	36°25,3356'	50	21,3	23,8
226	44°56,94'	36°25,49'	37	21,4	24,8
17.1	44°59,69'	36°25,20'	15	21,4	24,8
19.1	44°58,8896'	36°34,4653'	26	21,4	21,9
238	46°10,071'	37°15,053'	10	23,1	21,2
227	45°30,1318'	36°30,7150'	12	23,7	23,6
260	44°59,555'	36°59,515'	25	23,4	22,1
26.1	44°29,9242'	37°56,4770'	723	24,0	23,1
290	43°54,296'	39°09,925'	115	24,6	24,3

Микробиологические работы проводили в судовой лаборатории, сразу после взятия образцов воды и донных отложений. Пробы морской воды с поверхностного горизонта отбирали из батометра в стерильные стеклянные пробирки объемом 21 см³. Отбор проб донных отложений производили из дночерпателя «Океан-50» в стерильные банки. В исследуемых образцах определяли численность гетеротрофных и углеводородокисляющих бактерий.

Определение численности бактерий проводили методом предельных десятикратных разведений с использованием элективных сред. Для гетеротрофных бактерий использовали среду с пептоном (г): пептон – 10,0; дрожжевой экстракт – 1,0; вода морская – 1л (Миронов и др., 1988). Для углеводородокисляющих бактерий применяли среду Ворошиловой-Диановой (Ворошилова, Дианова, 1952), следующего состава (г): NaCl – 18,0; MgSO₄×7H₂O – 0,2; KCl – 0,7; KH₂PO₄ – 1,0; K₂HPO₄ – 1,0; CaCl₂ – 0,02; FeCl₃ – 2 капли; вода дистиллированная – 1,0 л. pH 7,2–7,4.

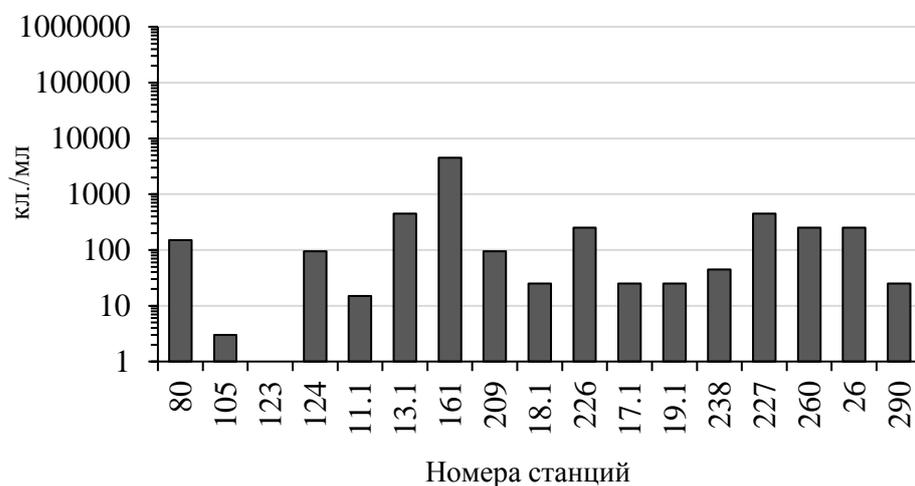
В качестве единственного источника углерода и энергии для углеводородокисляющих бактерий, в зависимости от поставленных задач, в каждую пробирку (1% от объема среды) вносили стерильные нефть или дизельное топливо. При приготовлении сред учитывали соленость морской воды. Наиболее вероятное число микроорганизмов в единице объема рассчитывали по таблице Мак-Креди (в трёх повторностях), основанной на методе вариационной статистики (Нетрусов, 2005). Инкубацию посевов осуществляли при комнатной температуре.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Поверхностные воды. Результаты микробиологических исследований показали, что численность гетеротрофных бактерий в поверхностном слое воды варьировала от 10² до 10⁶ кл./мл (рис. 2а).



a



б

Рис. 2. Численность (к.л./мл) гетеротрофных (*a*) и углеводородокисляющих бактерий (*б*) в поверхностном слое воды прибрежной акватории Чёрного и Азовского морей

Начиная от акватории мыса Херсонес до феодосийского залива, включительно, число гетеротрофных бактерий (ГБ) колебалось от 10^2 до 10^6 к.л./мл. Максимальная численность наблюдалась однократно – в акватории заповедника Карадаг (ст. 161). В феодосийском заливе число ГБ составляло 10^4 к.л./мл, на остальных станциях крымского побережья количественные показатели ГБ колебались в пределах 10^2 – 10^3 . В зоне активного судоходства, которым является район Керченского предпроливья, число ГБ варьировало в пределах 10^3 – 10^4 к.л./мл. В районе азовского предпроливья и таганрогском заливе (Азовское море) численность ГБ не превышала тысячи бактериальных клеток в мл воды. В прибрежной акватории побережья Кавказа наибольшее число ГБ (10^5) наблюдалось на ст. 260, на остальных станциях показатели ГБ были в пределах третьего и четвертого порядка.

Углеводородокисляющие бактерии, использующие в качестве единственного источника углерода и энергии сырую нефть УОБ(Н), высеяны из всех проб морской воды. Численность УОБ(Н) изменялась в довольно широком диапазоне: от 1 до $4,5 \times 10^3$ к.л./мл (рис. 2б). В 53 % проб показатели численности УОБ(Н) варьировали от 95 до $4,5 \times 10^3$ к.л./мл. Максимум зафиксирован в районе Карадага, высокие значения численности УОБ(Н) наблюдались, как

на ближайших перед Карадагом станциях, так и в феодосийском заливе. В Керченском предпроливье численность УОБ(Н) колебалась от 25 до 250 кл./мл. В свою очередь, в азовском предпроливье, содержание УОБ(Н) составляло 450 кл./мл, а в таганрогском заливе – 45 кл./мл. В акватории Кавказа наибольшая численность УОБ(Н) – 250 кл./мл отмечена на ст. 260 и 26.1. Единичные показатели (1–3 кл./мл) выявлены только в акватории бухты Ласпи и на траверзе Ялты. Следует отметить (Бурдиян, Дорошенко, 2021), что в апреле 2019 года, численность УОБ(Н) в поверхностном слое воды бухты Ласпи была наименьшей в прибрежной акватории крымского черноморского побережья, и не превышала одной бактериальной клетки в мл воды.

В 53 % от общего количества отобранных нами проб воды определена численность бактерий, использующих в качестве единственного источника углерода и энергии, дизельное топливо УОБ(С). Численность УОБ(С) в 55 % проб колебалась от 1 до 450 кл./мл, в остальных пробах зафиксированы нулевые значения. Максимальный показатель выделен однократно у входа в Балаклавскую бухту, где часто курсируют маломерные моторные суда. В остальных пробах число УОБ(С) колебалось от 1 до 25 кл./мл.

Тесная корреляционная связь выявлена между численностью ГБ и УОБ(Н) в поверхностном слое воды ($R=0,98$; $\alpha < 0,05$). Аналогичная взаимосвязь между численностью для данных групп бактерий в воде были отмечены в Кольском заливе (Литвинова и др., 2012).

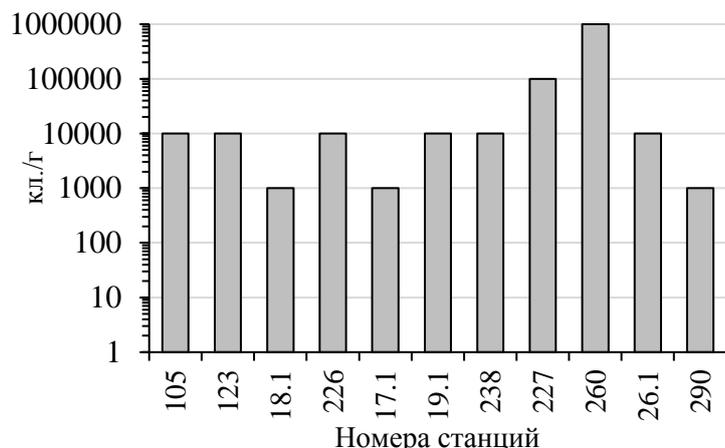
Достоверная зависимость между показателем температуры воды в диапазоне от 16,0 до 24,6 (°C) и численностью наблюдаемых групп бактерий отсутствует. Известно, что температура воды, как существенный физический фактор внешней среды, влияет на количественные показатели морских бактерий только в тех температурных пределах, которые благоприятствуют росту микроорганизмов в целом. Лишь низкие температуры ставят в линейную зависимость численность бактериального населения в море (Немировская, 2004; Теплинская, 2006).

Отсутствие корреляционной связи между количеством ГБ и температурой, по всей видимости, объясняется состоянием фитопланктонного сообщества. Как известно, вспышки в развитии бактериопланктона с некоторым опозданием следуют за вспышками в развитии фитопланктона. Как правило, сезонная сукцессия бактериопланктона Чёрного моря имеет два пика: ранне-весенний и осенний, вызванными развитием фитопланктона. Отмирание фитопланктона ведет к обогащению воды органическими веществами и, косвенно, к увеличению числа гетеротрофных микроорганизмов (Муравьева, Гапонюк, 2004).

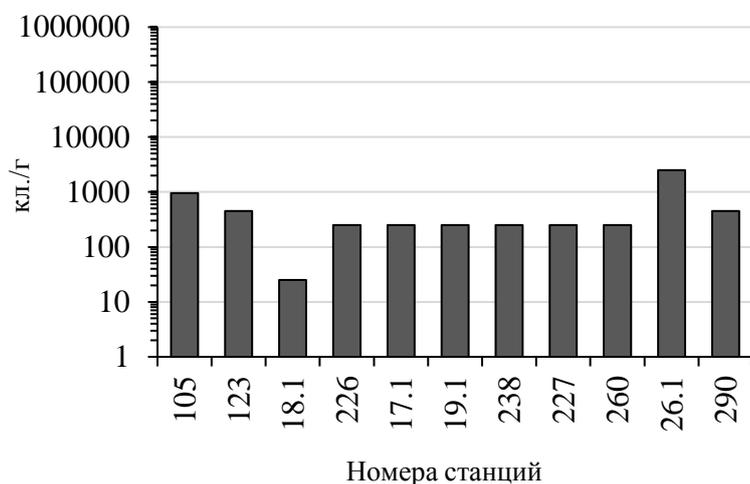
Донные отложения. Численность ГБ в донных отложениях варьировала от 10^3 до 10^6 кл./г (рис. 3а). В бухте Ласпи и на траверзе Ялты численность ГБ составляла 10^4 кл./г. Количественные показатели ГБ в Керченском предпроливье варьировали в пределах третьего-четвертого порядка, в азовском предпроливье – на порядок выше. На ст. 238 (Азовское море), численность ГБ не превышала 10^4 кл./г. Максимальная численность ГБ выделена однократно на ст. 260. На двух станциях в акватории Кавказского побережья число ГБ было равнозначным и составляло 10^3 кл./г.

УОБ(Н) были обнаружены в 100% проб, их численность изменялась в широком диапазоне: от 25 до $2,5 \times 10^3$ кл./г (рис. 3б). Максимальные величины УОБ(Н) – $2,5 \times 10^3$ кл./г выявлены на максимальной глубине (723 м), у Кавказского побережья. В донных отложениях Керченского предпроливья число УОБ(Н) варьировало от 25 до 250 кл./г. На остальных станциях численность УОБ(Н) колебалась от 250 до 950 кл./г.

В 53 % от общего количества отобранных нами проб донных отложений выявлены бактерии, использующие в качестве единственного источника углерода и энергии, дизельное топливо. Численность УОБ(С) варьировала от 1 до $2,5 \times 10^3$ кл./г. Содержание УОБ(С) в грунтах кавказского побережья выражалось нулевыми и единичными значениями. Число УОБ(С) в районе стоянки крупнотоннажных судов не превышало 25 кл./г. Для сравнения, на двух станциях в Азовском море, в том числе и азовском предпроливье, число УОБ(С)



a



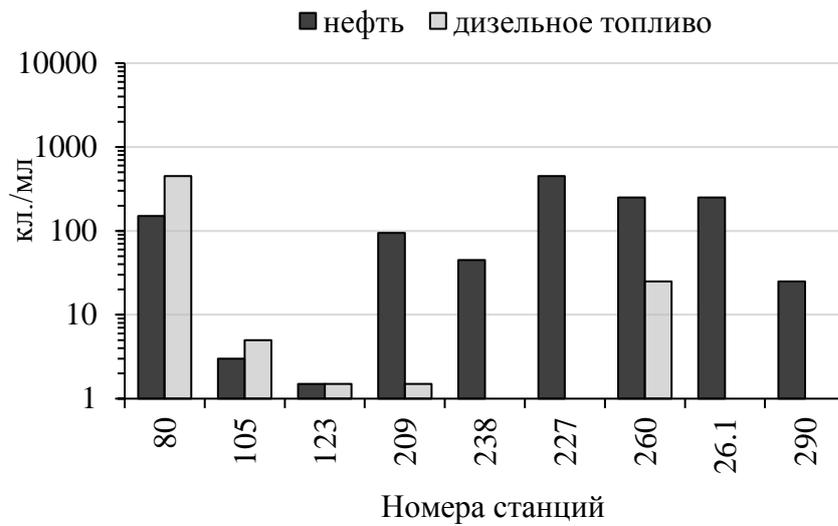
б

Рис. 3. Численность (к.л./г) гетеротрофных (a) и углеводородокисляющих (б) бактерий в донных отложениях прибрежной акватории Чёрного и Азовского морей

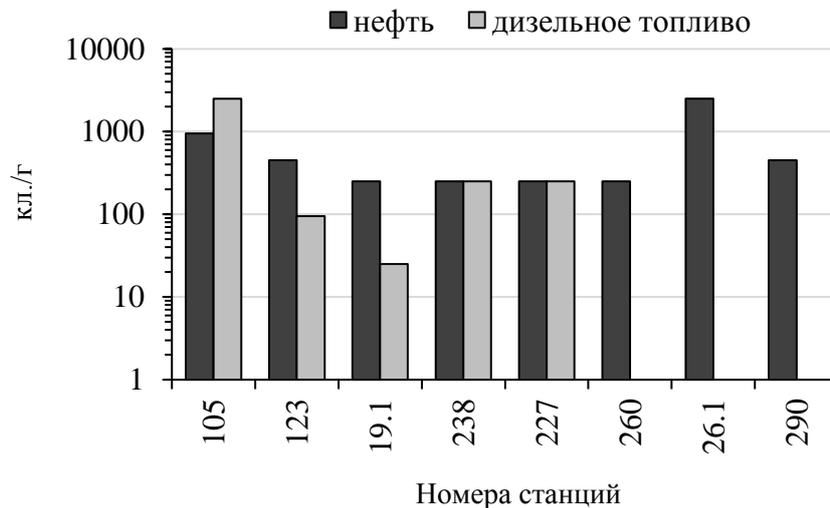
составляло 250 к.л./г. Наибольший показатель численности УОБ(С) – $2,5 \times 10^3$ к.л./г наблюдался в донных отложениях бухты Ласпи. На траверсе Ялты содержание данной группы бактерий было на два порядка меньше и не превышало 100 к.л./г.

Выявлена положительная корреляционная зависимость между численностью УОБ(Н) и глубиной на станциях отбора проб ($R=0,95$; $\alpha<0,05$), в то же время корреляционный анализ показал слабую взаимосвязь исходного параметра с численностью ГБ ($R= -0,13$; $\alpha<0,05$). В большинстве проб УОБ обильнее росли на среде с добавлением нефти, чем на дизельном топливе (рис. 4).

Отмечен широкий диапазон численности УОБ(Н) в воде и донных отложениях. Известно, что мезомасштабное распределение углеводородокисляющих бактерий в Черном море определяется перемешиванием вод, обусловленным циркуляцией, сгонно-нагонными явлениями, а также периодическими колебаниями течений и турбулентностью (Розман, Тархова, 1984). Мозаичный характер распределения численности УОБ, кроме того,



а



б

Рис. 4. Численность углеводородоокисляющих бактерий, выделенных из проб воды (а) и донных отложений (б), полученная при культивировании на среде с добавлением нефти и дизельного топлива

объясняется распределением самого загрязнителя, его пространственной неоднородностью, изменчивостью во времени и ярко выраженными сезонными вариациями концентраций (Немировская, 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты микробиологических исследований, проведенные в летний период в ходе 113 рейса НИС «Профессор Водяницкий», показали, что численность гетеротрофных бактерий в воде варьировала от 10^2 до 10^6 бактериальных клеток в мл воды, в донных отложениях – от 10^3 до 10^6 бактериальных клеток в грамме отложений. Наибольшие величины численности гетеротрофных бактерий в поверхностном слое воды выявлены в акватории заповедника Карадаг, в донных отложениях – в районе Таманского полуострова.

Полученные данные свидетельствуют о том, что углеводородокисляющие микроорганизмы, способные к трансформации нефтяных углеводородов, являются постоянными компонентами микроценозов планктона и бентоса, их доля в общей численности гетеротрофных бактерий варьирует от 2,5 до 45 %. Численность углеводородокисляющих бактерий, использующих в качестве источника питания нефть УОБ(Н), в поверхностном слое воды колебалась от 1 до $4,5 \times 10^3$ кл./мл, в донных отложениях от 25 до $2,5 \times 10^3$ кл./г. В поверхностном слое воды наибольшие показатели численности УОБ(Н) зафиксированы в акватории Карадага, в донных отложениях – в районе Кавказского побережья.

Количественные показатели бактерий, способных использовать в качестве источника питания дизельное топливо УОБ(С), в поверхностном слое воды варьировали от 1 до $4,5 \times 10^2$ кл./мл, в донных отложениях – от 1 до $4,5 \times 10^3$ кл./г. Рост УОБ(С) выявлен не во всех пробах воды и донных отложений. Высокие показатели численности УОБ(С) в поверхностном слое воды наблюдались на участке с активным судоходством маломерных судов (вход в Балаклавскую бухту). В донных отложениях наибольшая численность УОБ(С) выявлена в бухте Ласпи. Количественные показатели бактерий, окисляющих нефть, в большинстве случаев выше численности бактерий, выращенных на среде с добавлением дизельного топлива.

Для группы углеводородокисляющих бактерий отмечен широкий диапазон численности, обусловленный микрзоональным распределением, как правило, зависящим от гидрологических условий акваторий и от распределения самого субстрата – углеводородов. Концентрация бактерий в донных отложениях отличается от таковой в водной среде.

Достоверная зависимость между показателем температуры воды в диапазоне от 16,0 до 24,6 (°C) и численностью наблюдаемых групп бактерий отсутствует. Выявлена положительная корреляционная зависимость между количеством УОБ(Н) в грунте и глубиной моря на станциях отбора проб ($R=0,95$; $\alpha<0,05$), между численностью ГБ и УОБ(Н) в поверхностном слое воды ($R=0,98$; $\alpha<0,05$).

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ №121031500515-8 «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем». Исследования проведены в 113 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (ЦКП «НИС «Профессор Водяницкий»).

Список литературы

- Миронов О. Г., Миловидова Н. Ю., Щекатурина Т. Л. и др. Биологические аспекты нефтяного загрязнения морской среды / [Под ред. О. Г. Миронова]. – Киев: Наукова думка, 1988. – 248 с.
- Бурдиян Н. В., Дорошенко Ю. В. Численность и распространение гетеротрофных и углеводородокисляющих бактерий в прибрежной акватории Крыма и Кавказа в весенний период (по материалам 106-го рейса НИС «Профессор Водяницкий») // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность : тез. докл. Междунар. науч. конф., посвящ. 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий», 13–18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация. – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2021. – С. 500–501. <https://elibrary.ru/item.asp?id=>
- Ворошилова А. А., Дианова Е. В. Окисляющие нефть бактерии – показатели интенсивности биологического окисления нефти в природных условиях // Микробиология, 1952. – Т. 21, № 4. – С. 408–415.
- Зайцев Ю. П. Чёрное море: состояние экосистемы и пути его улучшения. – Молодежный экологический центр им. В. И. Вернадского, 2000. – 45 с.
- Израэль Ю. А., Цыбань А. В. Антропогенная экология океана. – Москва: Флинта, 2009. – 529 с.
- Коронелли Т. В. Принципы и методы интенсификации биологического разрушения углеводородов в окружающей среде // Прикладная биохимия и микробиология, 1996. – Вып. 32. – № 6. – С. 579–585.
- Литвинова М. Ю., Ильинский В. В., Семененко М. Н., Перетрухина И. В. Распространение и потенциальная активность углеводородокисляющих бактерий в воде среднего и северного колен Кольского залива // Труды Мурманского государственного технического университета «Вестник МГТУ» Мурманск: МГТУ, 2012. – Т. 15, № 3 – С. 533–540.

- Миронов О. Г. Потоки нефтяных углеводородов через морские организмы // Морской экологический журнал, 2006. – Т. 5, № 2. – С. 5–14.
- Муравьева И. П., Гапонюк Т. О. Некоторые факторы, влияющие на самоочищение морской воды // Экология моря, 2004. – Вып. 66. – С. 79–81.
- Немировская И. А. Углеводороды в океане (снег–лед–вода–взвеси–донные осадки). – Москва: Научный мир, 2004. – 328 с.
- Немировская И. А. Нефть в океане (загрязнение и природные потоки). – Москва: Научный мир, 2013. – 432 с.
- Практикум по микробиологии / [Под ред. А. И. Нетрусова]. – Москва: Издательский центр «Академия», 2005. – 608 с.
- Розман Л. Д., Тархова Э. П. Влияние перемешивания вод на распределение нефтеокисляющих микроорганизмов в поверхностном слое Черного моря // Экология моря, 1984. – Т. 16. – С. 60–64.
- Теплинская Н. Г. Бактерии пелагиали и бентали / Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – Киев: Наукова думка, 2006. – С. 146–174.
- Шлегель Г. Общая микробиология. – Москва: Мир, 1987. – 567 с.

Burdiyan N. V. The number and distribution of heterotrophic and hydrocarbon-oxidizing bacteria in the Black Sea and in the Sea of Azov offshore strip in summer // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 102–110.

The article covers the data on the number and distribution of heterotrophic and hydrocarbon-oxidizing bacteria – the destructors of oil and diesel fuel in surface waters and bottom sediments. The study was carried out during the 113th cruise of research vessel "Professor Vodyanitsky" in coastal water area of the Crimea and the Caucasus and at two stations in the Sea of Azov. Sampling and subsequent data processing were conducted using standard methods of hydrobiology and general microbiology. The number of heterotrophic bacteria (HB) in the water ranged from 10^2 to 10^6 cells/ml, in bottom sediments – from 10^3 до 10^6 cells/g. Hydrocarbon-oxidizing bacteria using oil (UOB(H)) and diesel fuel (UOB(C)) as the only source of carbon and energy are characterized by zonal distribution. HOB(O) are the constant components of microcenoses of plankton and benthos. The number of HOB(O) in the surface layer of water ranged from 1 to 4.5×10^3 cells/ml, in bottom sediments from 25 to 2.5×10^3 cells/g. The quantitative content of HOB(D) in water ranged from 1 to 4.5×10^2 cells/ml, in bottom sediments – from 1 to 4.5×10^3 cells/g. The ability of hydrocarbon-oxidizing bacteria to degrade diesel fuel was not observed in all the samples. The isolated from water and bottom sediments HOBs grew more abundantly on oil-added media than on the diesel fuel. There is no reliable correlation between the water temperature and the number of the observed microorganisms. A positive correlation was found between the content of HOB(O) in soil and the depth ($R=0.95$, $\alpha<0.05$) and between the number of HB and HOB(O) in the surface water layer ($R=0.98$, $\alpha<0.05$).

Key words: oil, the Black Sea, the Sea of Azov, heterotrophic bacteria, hydrocarbon-oxidizing bacteria, bottom sediments, diesel fuel.

*Поступила в редакцию 15.08.22
Принята к печати 25.10.22*

УДК 574:546.3(262.5)+(262.54)

Тяжёлые металлы в прибрежных водах российского сектора Чёрного и Азовского морей

Чужикова-Проскурнина О. Д.¹, Проскурнин В. Ю.¹, Терещенко Н. Н.¹, Кобечинская В. Г.²

¹ Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
olga88.chp@ya.ru

² Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
valekohome@mail.ru

Прибрежные районы морей и океанов более подвержены загрязнению различными веществами, чем открытые районы, поскольку расположены в непосредственной близости от источников загрязнения. Для своевременного выявления источников поступления загрязняющих веществ и предотвращения негативного воздействия на живые организмы необходим регулярный мониторинг морских акваторий в отношении тяжёлых металлов и других загрязнителей. Среди загрязняющих веществ тяжёлые металлы занимают второе место по токсикологическим оценкам, уступая только пестицидам. В данной работе термин «тяжёлые металлы» используется именно с биологической и природоохранной точки зрения. В эту категорию включены металлы и металлоиды, проявляющие биологическую активность и при достижении определённых концентраций оказывающие токсическое действие на живые организмы. В результате исследований, проведённых в прибрежных районах российского сектора Чёрного и Азовского морей в июне 2020 года, получены новые данные о концентрациях 15 токсичных элементов (металлов и металлоидов) в поверхностной и придонной воде на 15 станциях (12 станций в Чёрном море и 3 станции в Азовском море). Целесообразность мониторинга вблизи крупных населённых пунктов азово-черноморского побережья связана с тем, что, во-первых, эти районы могут испытывать повышенную антропогенную нагрузку в результате хозяйственной деятельности, а во-вторых, имеют важное рекреационное и культурно-бытовое значение. Кроме того, здесь развит рыбный промысел и аквакультура. На основе полученных данных выделена группа приоритетных загрязнителей, характерных для каждой станции и для региона в целом, а также произведена экологическая оценка качества морских вод в отношении тяжёлых металлов.

Ключевые слова: тяжёлые металлы, экологическое состояние вод, Чёрное море, Азовское море.

ВВЕДЕНИЕ

Тяжёлые металлы относятся к токсичным загрязняющим веществам, которые, присутствуя в экосистемах в микроконцентрациях, играют важную физиологическую роль в процессах жизнедеятельности организмов, а при достижении пороговых значений концентраций оказывают негативное воздействие.

Их поступление в морскую среду обусловлено как природными процессами, так и антропогенным воздействием. Основными природными явлениями, приводящими к поступлению тяжёлых металлов в морские акватории, служат поверхностный и речной сток, ветровой перенос с суши, атмосферные выпадения и сообщение с сопредельными акваториями через проливы (Митропольский, 2006). Поступление загрязнителей антропогенного характера может быть как хроническим, связанным со сбросом сточных вод с объектов хозяйственной деятельности бытового и промышленного комплекса, активным судоходством, особенно в районах расположения портов, так и эпизодическим, вызванным аварийными сбросами технических жидкостей с предприятий и судов и разливами транспортируемых веществ.

Как известно, прибрежные районы морей и океанов более подвержены загрязнению различными веществами, чем открытые районы, поскольку, с одной стороны, расположены в непосредственной близости от источников загрязнения, а, с другой стороны, из-за малых глубин обладают меньшей разбавительной способностью и в большей степени подвержены

ремобилизации загрязняющих веществ из донных отложений в результате волновой активности.

Исследования, проводившиеся в Азово-Черноморском регионе в современный период, в основном имели локальный характер: Азовское море (Буфетова, 2015; Кораблина и др., 2018;), Таганрогский залив (Конн, Забалуева, 2018; Буфетова, 2019), Керченский пролив (Жугайло, 2015; Буфетова и др., 2018), северо-восточная часть (Евсеева и др., 2020; Миронюк, 2020) и северо-западный шельф Чёрного моря (Геоэкология..., 2004). Опубликованы также фундаментальные работы, обобщающие исследования по региону в целом, однако они опираются на данные, полученные в начале 2000-х годов (Митропольский, 2006; Клёнкин и др., 2007; Петренко и др., 2015). Кроме того, в большинстве работ применялся наиболее распространённый метод измерения тяжёлых металлов – атомно-абсорбционная спектрометрия, позволяющий определять в пробах морской воды концентрации 6-8 элементов. Используемый в настоящем исследовании метод масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ИСП-МС) позволяет определять в пробах морской воды 15 элементов и имеет более низкие пределы их обнаружения.

В данной работе термин «тяжелые металлы» используется с биологической и природоохранной точки зрения. В эту категорию включены металлы и металлоиды, проявляющие биологическую активность и при достижении определённых концентраций оказывающие токсическое действие на живые организмы.

Целью работы было исследовать распределение 15 тяжёлых металлов в поверхностной и придонной воде прибрежных районов российского сектора Чёрного и Азовского морей и оценить экологическое состояние вод в отношении этих элементов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследований были выбраны 15 станций (рис. 1): в Чёрном море – 4 станции у западного побережья Крыма (ст. 1 – в Каркинитском заливе, ст. 2 – у мыса Тарханкут, ст. 3 – у города Евпатория, ст. 4 – у города Севастополь); 4 станции в акватории южного берега Крыма (ЮБК) (ст. 5 – в бухте Ласпи, ст. 6 – у города Ялта, ст. 7 – у города Судак, ст. 8 – в Феодосийском заливе); 2 станции в предпроливье Керченского пролива: ст. 9 – со стороны Чёрного моря, ст. 10 – со стороны Азовского моря; в Азовском море: ст. 11 – в Арабатском заливе и ст. 12 – в северо-восточной части Азовского моря; 3 станции у черноморского побережья материковой части России (ст. 13 – у города Анапа, ст. 14 – у города Новороссийск, ст. 15 – у города Туапсе).

Целесообразность проведения исследований вблизи крупных населённых пунктов азово-черноморского побережья связана с тем, что, во-первых, эти районы могут испытывать повышенную антропогенную нагрузку в результате хозяйственной деятельности, а во-вторых, имеют важное рекреационное и культурно-бытовое значение. Кроме того, здесь развит рыбный промысел и аквакультура.

Отбор проб осуществлялся в 113-ом рейсе НИС «Профессор Водяницкий» (ЦКП «Профессор Водяницкий»), проводимом ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» 4–29 июня 2020 года. Координаты станций и их глубины приведены в таблице 1.

Пробы воды отбирались с поверхностного и придонного горизонтов пластиковым батометром и обрабатывались в соответствии с установленной методикой (РД 52.10.243-92) непосредственно после отбора в бортовой лаборатории научно-исследовательского судна. Суть метода состоит в экстракционном отделении и концентрировании тяжёлых металлов с использованием четырёххлористого углерода и комплексообразователя – диэтилдитиокарбамата натрия (Na-ДДК), после предварительной фильтрации проб воды через мембранные фильтры с диаметром пор 0,45 мкм. Данный метод позволяет выполнять количественное экстрагирование растворённых лабильных форм Cu, Zn, Cd и Pb, а также Be, V, Fe, Co, Ni, As, Se, Mo, Ag, Sb, Tl (Золотов, Кузьмин, 1971).

Тяжёлые металлы в прибрежных водах
 российского сектора Чёрного и Азовского морей

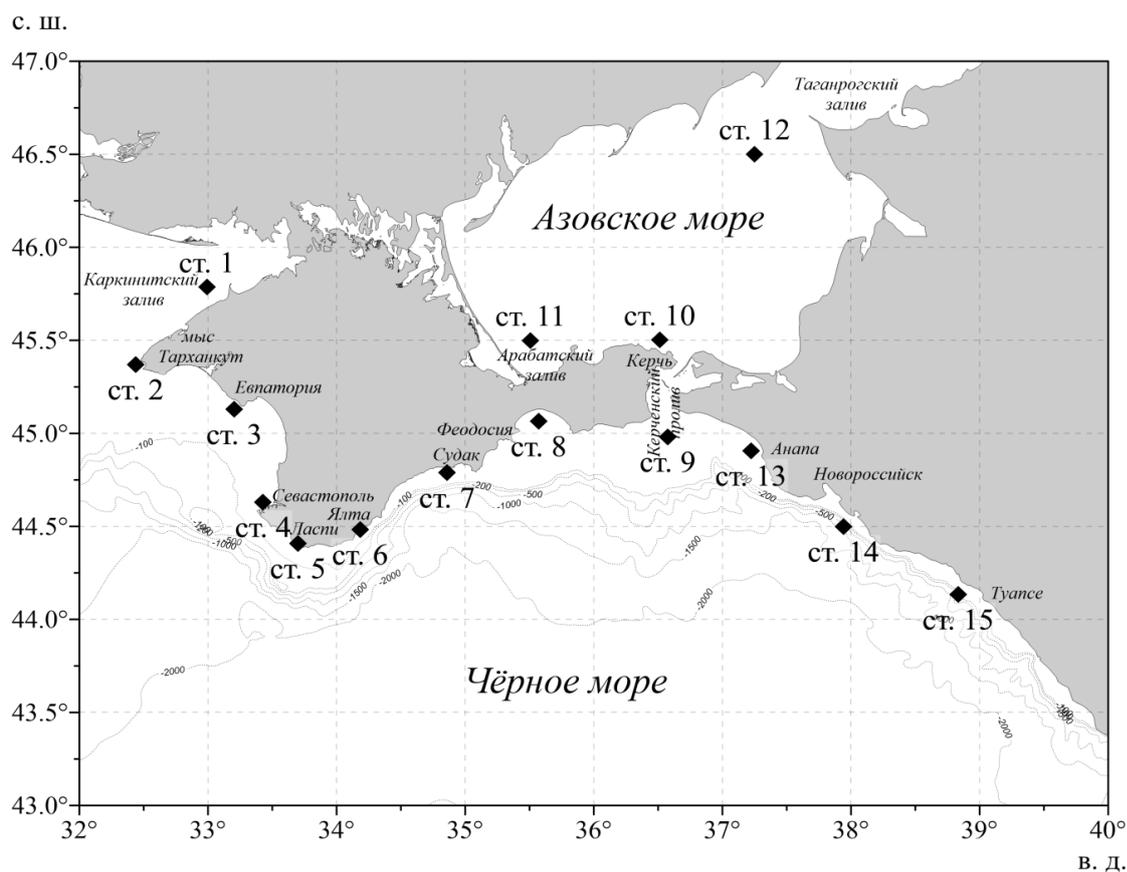


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб

Таблица 1

Координаты станций и их глубины

№ станции	Акватория отбора проб	Координаты		Глубина, м
		° с. ш.	° в. д.	
1	Каркинитский залив	45,78648	32,99127	20
2	м. Тарханкут	45,37008	32,43788	45
3	г. Евпатория	45,12983	33,20450	24
4	г. Севастополь	44,63065	33,42785	75
5	б. Ласпи	44,40873	33,69965	51
6	г. Ялта	44,48283	34,18233	39
7	г. Судак	44,78918	34,85938	51
8	Феодосийский залив	45,06505	35,57077	23
9	Керченское предпроливье	44,98148	36,57442	30
10	г. Керчь	45,50218	36,51192	12
11	Арабатский залив	45,49933	35,50773	10
12	Северо-восток Азовского моря	46,50107	37,25050	10
13	г. Анапа	44,90680	37,22180	35
14	г. Новоросийск	44,49873	37,94128	727
15	г. Туапсе	44,13353	38,83380	280

Измерения проводились методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ГОСТ Р 56219-2014) на масс-спектрометре «PlasmaQuant MS Elite» фирмы «Analytik Jena AG» в ЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ.

Для оценки уровня загрязнённости морских вод использовались предельно допустимые концентрации (ПДК) вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения (Приказ Министерства сельского хозяйства..., 2016). Для серебра, сурьмы и таллия использовались ПДК в воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования (СанПиН 1.2.3685-21).

Оценка качества морских вод проводилась аналогично расчёту индекса загрязнённости вод (ИЗВ) (Временные методические рекомендации..., 1986) в отношении только тяжёлых металлов. Учитывая этот факт, применяется обозначение ИЗВ с индексом ТМ (ИЗВ_{ТМ}).

ИЗВ_{ТМ} рассчитывали по формуле:

$$ИЗВ_{ТМ} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{C_i}{ПДК_i},$$

где: C_i – фактическая концентрация i -го металла-загрязнителя; $ПДК_i$ – предельно-допустимая концентрация i -го металла-загрязнителя; n – количество приоритетных металлов-загрязнителей. Параметр n в формуле принимается равным 3÷6.

Приоритетными загрязнителями считаются те элементы, концентрации которых превышают ПДК больше других, или максимально приближены к своим ПДК по сравнению с другими определяемыми показателями, если ПДК не превышены.

Ранжирование качества морских вод в зависимости от полученных значений ИЗВ_{ТМ}:

- Очень чистые воды, класс I (ИЗВ_{ТМ} ≤ 0,25);
- Чистые воды, класс II (0,25 < ИЗВ_{ТМ} ≤ 0,75);
- Умеренно загрязнённые воды, класс III (0,75 < ИЗВ_{ТМ} ≤ 1,25);
- Загрязнённые воды, класс IV (1,25 < ИЗВ_{ТМ} ≤ 1,75);
- Грязные воды, класс V (1,75 < ИЗВ_{ТМ} ≤ 3,00);
- Очень грязные воды, класс VI (3,00 < ИЗВ_{ТМ} ≤ 5,00);
- Чрезвычайно грязные воды, класс VII (ИЗВ_{ТМ} > 5,00).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ПДК, интервалы значений и средние концентрации тяжёлых металлов в поверхностной и придонной воде, а также отношения средней концентрации к ПДК в процентах приведены в таблице 2.

Для расчёта ИЗВ_{ТМ} были определены приоритетные загрязнители (рис. 2 *a-d*) – те элементы, которые имели наибольшие отношения концентраций к их ПДК. Учитывая, что их количество должно быть не более 6, к данной группе были отнесены загрязнители, концентрации которых превысили 10 % ПДК.

В целом по региону исследования приоритетными загрязнителями определены Zn, Cu и V, а для Азовского моря – еще и Ni.

Концентрации меди (рис. 2*a*) находились в пределах 0,12–2,37 мкг/л и на девяти станциях (1, 5–12) превысили 10 % ПДК как в поверхностной, так и в придонной воде. На остальных шести станциях 10 % ПДК превысили концентрации только в поверхностной воде. Максимальное значение зафиксировано на станции 6 – около 47 % ПДК.

Концентрации цинка составили величины порядка 2,1–32,5 мкг/л (рис. 2*b*) и были выше 10 % ПДК для поверхностных горизонтов на всех станциях, кроме станции 1, а для придонных горизонтов – кроме станций 2–4, 8 и 9. Максимальные значения концентраций достигли 60 % ПДК на станциях 12 (придонный горизонт) и 13 (поверхностный горизонт).

Таблица 2

Результаты определения концентраций тяжелых металлов в пробах морской воды

Элемент	ПДК, мкг/л	Концентрация токсичных элементов в пробах морской воды				Отношение средней концентрации к ПДК, %	
		Интервал значений, мкг/л		Средняя концентрация, мкг/л		Поверхностная вода	Придонная вода
		Поверхностная вода	Придонная вода	Поверхностная вода	Придонная вода		
Pb	10	$\frac{0,041-0,110}{0,054-0,222}$	$\frac{0,002-0,059}{0,025-0,168}$	$\frac{0,081\pm 0,005}{0,111\pm 0,007}$	$\frac{0,029\pm 0,002}{0,066\pm 0,005}$	$\frac{0,8}{1,1}$	$\frac{0,3}{0,7}$
Cd	10	$\frac{0,025-0,029}{0,007-0,157}$	$\frac{0,006-0,007}{0,004-0,114}$	$\frac{0,027\pm 0,001}{0,050\pm 0,002}$	$\frac{0,007\pm 0,001}{0,027\pm 0,001}$	$\frac{0,3}{0,5}$	$\frac{0,1}{0,3}$
Zn	50	$\frac{7,14-12,08}{4,03-32,53}$	$\frac{5,29-29,84}{2,05-22,55}$	$\frac{8,79\pm 0,22}{12,03\pm 0,39}$	$\frac{13,91\pm 0,53}{7,24\pm 0,31}$	$\frac{17,6}{24,1}$	$\frac{27,8}{14,5}$
Cu	5	$\frac{1,07-1,73}{0,57-2,37}$	$\frac{0,98-1,22}{0,12-0,72}$	$\frac{1,42\pm 0,03}{1,08\pm 0,04}$	$\frac{1,09\pm 0,03}{0,46\pm 0,02}$	$\frac{28,4}{21,6}$	$\frac{21,8}{9,2}$
Fe	50	$\frac{0,66-1,51}{0,41-3,09}$	$\frac{1,05-2,78}{0,87-21,05}$	$\frac{1,22\pm 0,04}{1,2\pm 0,08}$	$\frac{1,95\pm 0,08}{3,31\pm 0,13}$	$\frac{2,4}{2,6}$	$\frac{3,9}{6,6}$
Co	5	$\frac{0,005-0,132}{0,002-0,018}$	$\frac{0,006-0,546}{0,001-0,221}$	$\frac{0,068\pm 0,002}{0,012\pm 0,001}$	$\frac{0,276\pm 0,008}{0,036\pm 0,001}$	$\frac{1,4}{0,2}$	$\frac{5,5}{0,7}$
Ni	10	$\frac{1,26-1,59}{0,23-0,58}$	$\frac{1,53-1,77}{0,36-0,88}$	$\frac{1,40\pm 0,03}{0,44\pm 0,02}$	$\frac{1,67\pm 0,04}{0,48\pm 0,02}$	$\frac{14,0}{4,4}$	$\frac{16,7}{4,8}$
Mo	1	$\frac{1,06-1,82}{1,41-2,10}$	$\frac{1,01-1,70}{0,46-1,90}$	$\frac{1,47\pm 0,04}{1,73\pm 0,05}$	$\frac{1,45\pm 0,05}{1,41\pm 0,05}$	$\frac{147}{173}$	$\frac{145}{141}$
Sb* нг/л	5	$\frac{1,77-2,26^*}{5,33-7,97^*}$	$\frac{0,42-2,36^*}{5,72-92,43^*}$	$\frac{2,02\pm 0,34^*}{6,86\pm 0,43^*}$	$\frac{1,61\pm 0,29^*}{26,68\pm 1,00^*}$	$\frac{0}{0,1}$	$\frac{0}{0,5}$
As	10	$\frac{0,022-0,138}{0,014-0,098}$	$\frac{0,035-0,127}{0,020-1,335}$	$\frac{0,080\pm 0,006}{0,053\pm 0,005}$	$\frac{0,081\pm 0,005}{0,318\pm 0,013}$	$\frac{0,8}{0,5}$	$\frac{0,8}{3,2}$
V	1	$\frac{0,40-0,49}{0,15-0,44}$	$\frac{0,45-0,60}{0,34-0,58}$	$\frac{0,45\pm 0,01}{0,28\pm 0,01}$	$\frac{0,52\pm 0,02}{0,45\pm 0,02}$	$\frac{45}{28}$	$\frac{52}{45}$
Tl* нг/л	0,1	$\frac{<0,10}{0,20-2,67^*}$	$\frac{<0,10}{0,90-0,95^*}$	$\frac{-}{1,21\pm 0,18^*}$	$\frac{-}{0,92\pm 0,14^*}$	$\frac{0}{1,2}$	$\frac{0}{0,9}$
Se	2	$\frac{<0,010}{0,021}$	$\frac{<0,010}{0,124}$	$\frac{-}{0,021\pm 0,005}$	$\frac{-}{0,124\pm 0,028}$	$\frac{0}{1,1}$	$\frac{0}{6,2}$
Ag* нг/л	50	$\frac{<0,10}{0,28-0,74^*}$	$\frac{<0,10}{0,53-3,91^*}$	$\frac{-}{0,50\pm 0,14^*}$	$\frac{-}{1,67\pm 0,18^*}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
Be	0,3	<0,0001	<0,0001	-	-	-	-

Примечание к таблице. В числителе приведены значения для Азовского моря, в знаменателе – для Чёрного моря;
* – все концентрации (кроме ПДК) Sb, Tl и Ag приведены в нг/л.

Содержание ванадия (0,15–0,60 мкг/л) на всех станциях и горизонтах превысило 10 % ПДК, достигая в ряде случаев значений порядка 50 % ПДК, преимущественно в придонных горизонтах (рис. 2с).

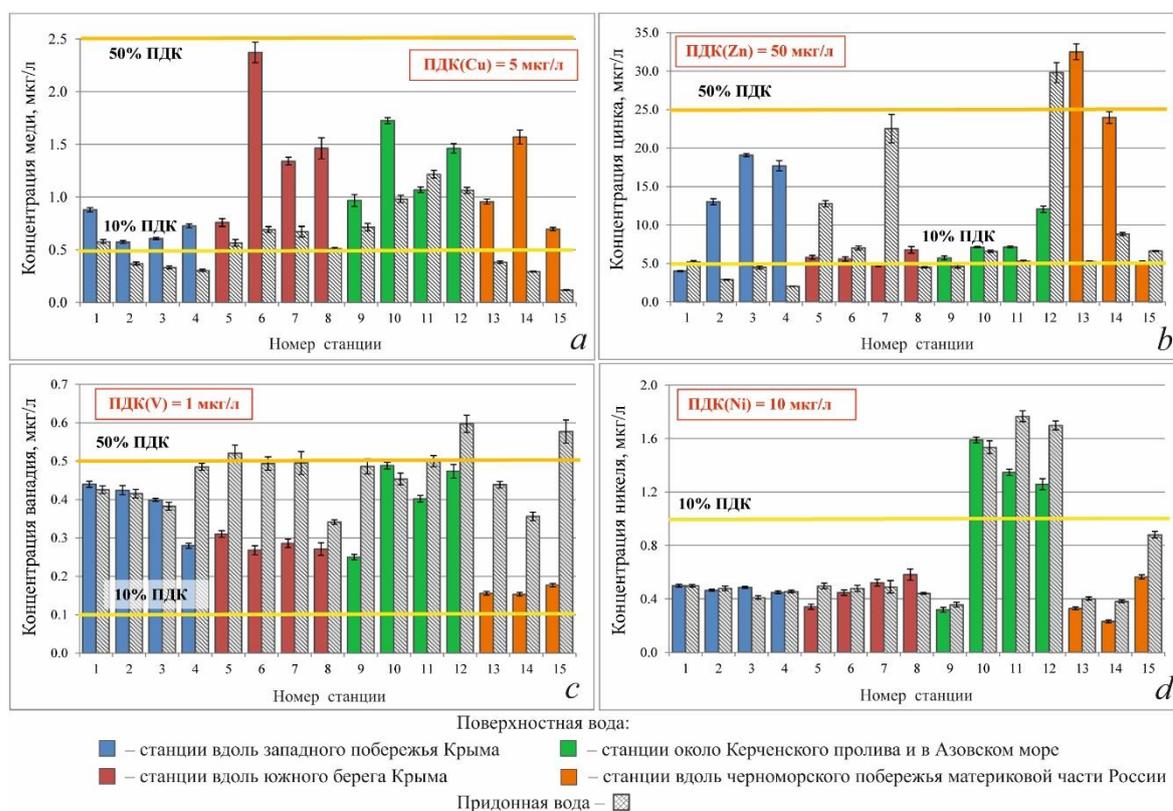


Рис. 2. Концентрации приоритетных загрязнителей в воде исследуемых акваторий:
a – Cu; b – Zn; c – V; d – Ni

Концентрации никеля (0,23–1,77 мкг/л) превысили 10 % ПДК только в Азовском море на станциях 10–12, как в придонных, так и в поверхностных горизонтах (рис. 2d).

Кроме того, 10 % ПДК превысили концентрации в придонной воде: на станции 10 – кобальта, на станциях 14 и 15 – мышьяка, на станции 15 – железа (рис. 3 a–c).

Концентрация железа в придонной воде станции 15 достигла 40 % ПДК (21,1 мкг/л), значительно превысив показатели на других станциях – 0,4–4,4 мкг/л (рис. 3a).

Концентрации кобальта определены в интервале 0,001–0,546 мкг/л (рис. 3b) и были менее 5 % ПДК в Азовском море (кроме придонного горизонта станции 10), а в Чёрном море – менее 1 % ПДК (кроме придонного горизонта станции 15, где концентрация превысила 4 % ПДК).

Максимальные концентрации мышьяка (рис. 3c) и сурьмы (рис. 3d) обнаружены в придонных горизонтах на станциях 14 (1,17 мкг/л и 0,09 мкг/л) и 15 (1,34 мкг/л и 0,06 мкг/л). При этом для сурьмы эти значения соответствуют 1–2 % ПДК, в то время как для мышьяка достигают 10–14 % ПДК.

Максимальная концентрация кадмия 0,16 мкг/л определена на станции 1 в поверхностном горизонте, однако, это всего около 1,5 % ПДК (рис. 3e).

Наибольшая концентрация свинца 0,22 мкг/л получена в поверхностной воде на станции 9, что составляет около 2 % ПДК (рис. 3f).

В отношении бериллия концентрации оказались ниже предела детектирования на всех станциях отбора проб, а селен удалось определить только на станции 15, где его концентрации составили 0,02 и 0,12 мкг/л в поверхностной и придонной воде соответственно, что соответствует уровню 1–6 % ПДК.

Тяжёлые металлы в прибрежных водах
российского сектора Чёрного и Азовского морей



Рис. 3. Концентрации некоторых токсичных элементов в воде исследуемых акваторий:
a – Fe; b – Co; c – As; d – Sb; e – Cd; f – Pb; g – Tl; h – Ag

Подобная ситуация была характерна для таллия (рис. 3г) и серебра (рис. 3h), определить концентрации которых удалось только на шести станциях (Tl: 0,0002–0,0027 мкг/л; Ag: 0,0003–0,0039 мкг/л), а полученные значения не превышают 3 % ПДК по таллию и значительно меньше 1 % ПДК по серебру.

Превышения ПДК в 1–2 раза зафиксированы для молибдена на всех станциях, как в поверхностных, так и в придонных горизонтах (кроме придонного горизонта станции 14), а концентрации при этом находились в диапазоне 0,46–2,10 мкг/л (рис. 4).

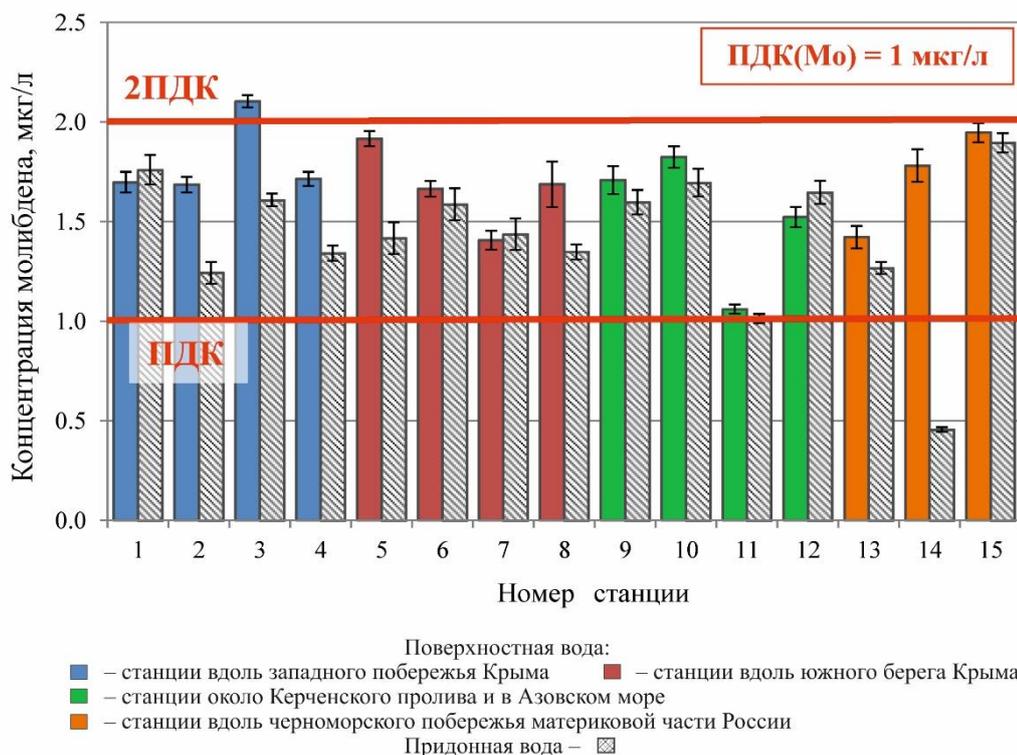


Рис. 4. Концентрации молибдена в воде исследуемых акваторий

Следует отметить, что в пробах морской воды регулярно отмечается повышенное содержание молибдена на уровне 1–2 значений ПДК. Поскольку ПДК для молибдена в морской воде не указано в нормативном документе (Приказ Министерства сельского хозяйства..., 2016), то в расчетах использовано единственное приведённое значение 1 мкг/л. Однако целесообразно сравнить это значение ПДК с другими нормативными документами, в том числе зарубежными, и результатами исследований в сфере экологии водных объектов. К примеру, «Голландские листы» определяют норму содержания молибдена в морской воде до 300 мкг/л (Warmer, van Dokkum, 2002), а средняя концентрация молибдена в океанической воде в ряде источников определена на уровне 10 мкг/л (Поликарпов, Егоров, 1986; Справочник..., 1990). Учитывая вышеизложенное, полученные концентрации молибдена были приняты фоновыми и в качестве приоритетного загрязнителя он не рассматривался.

Для большинства исследуемых элементов более высокие концентрации определены в поверхностной воде, нежели в придонной, что, скорее всего, свидетельствует о внешних источниках поступления загрязнителей, а не об их ремобилизации из донных отложений. Исключением является ванадий, для которого на всех станциях концентрация элемента в придонном горизонте была не ниже его концентрации в поверхностной воде, а на отдельных станциях (4–7, 9, 13–15) превышала таковую в 2–3 раза. Также значительные превышения концентраций в придонных горизонтах относительно поверхностных определены на

отдельных станциях в отношении следующих элементов: железа – на станции 15 (в 20 раз выше), кобальта – на станции 10 (в 4 раза выше), цинка – на станциях 5, 7 и 12 (в 2–3 раза выше), сурьмы и мышьяка – на станциях 14 и 15 (в 10–40 раз выше).

На рисунке 5 приведена карта распределения приоритетных загрязнителей в поверхностной и придонной воде на станциях отбора проб.

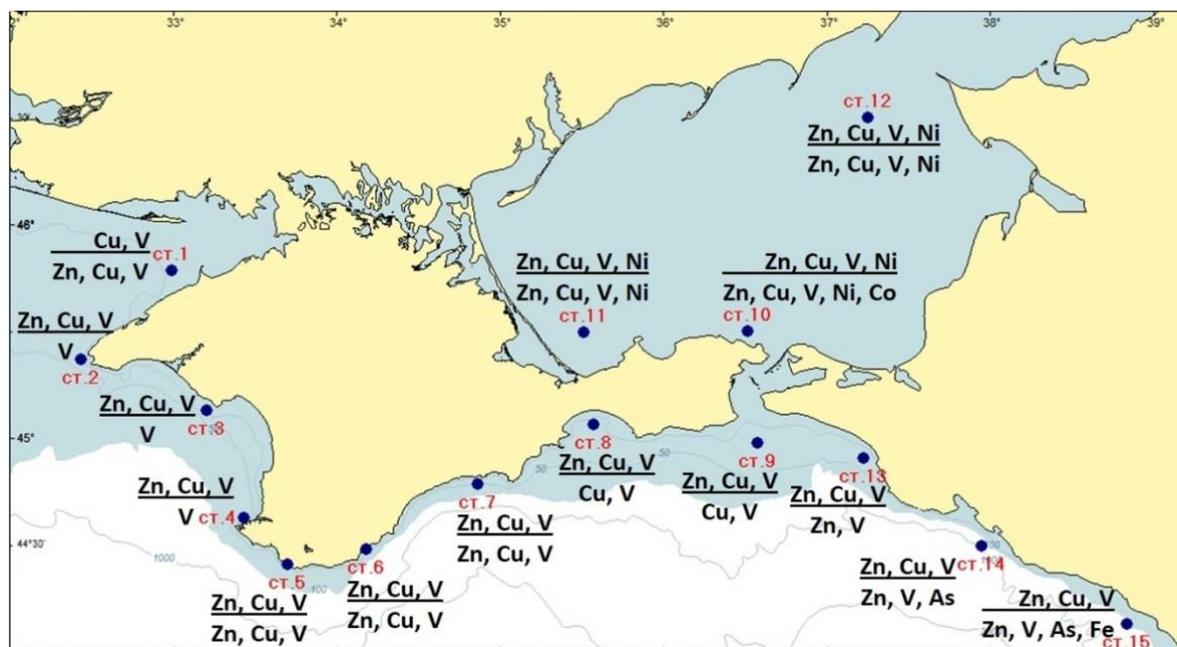


Рис. 5. Приоритетные загрязнители в поверхностной (в числителе) и в придонной (в знаменателе) воде на станциях отбора проб

Для поверхностных вод перечень приоритетных загрязнителей практически не отличался на различных станциях: цинк, медь, ванадий – в Чёрном море; цинк, медь, ванадий и никель – в Азовском море. Исключением является станция 1 в Каркинитском заливе, где цинк не вошёл в список приоритетных загрязнителей.

В придонной воде распределение загрязнителей было неоднородным. На станциях 2–4 в придонной воде 10 % ПДК превысил только ванадий, на станциях 8 и 9 – медь и ванадий, а на станциях 13–15 – цинк и ванадий. Кроме того, в нескольких случаях список приоритетных загрязнителей придонной воды пополнили дополнительные элементы: на станции 10 – кобальт, на станции 14 – мышьяк, на станции 15 – мышьяк и железо.

Для каждой станции был рассчитан ИЗВ_{ТМ} и определён экологический класс качества морских вод в отношении тяжёлых металлов. Расчёты проводили отдельно для поверхностного и придонного горизонтов (рис. 6).

На всех станциях качество вод, как с поверхностных, так и с придонных горизонтов, по комплексу загрязнителей V, Zn и Cu (а для Азовского моря еще и Ni) в соответствии с классификацией, приведённой ранее, определено как «очень чистая» (I класс) и «чистая» (II класс) вода. При этом на 10 из 15 станций к классу II оказались отнесены либо поверхностные, либо придонные воды. Одновременное снижение качества вод поверхностного и придонного горизонтов определено на станции 6 (около г. Ялта) и на станции 12 (северо-восточная часть Азовского моря). И лишь на станциях 1, 8 и 9 оба исследуемых горизонта вод были отнесены к классу I.

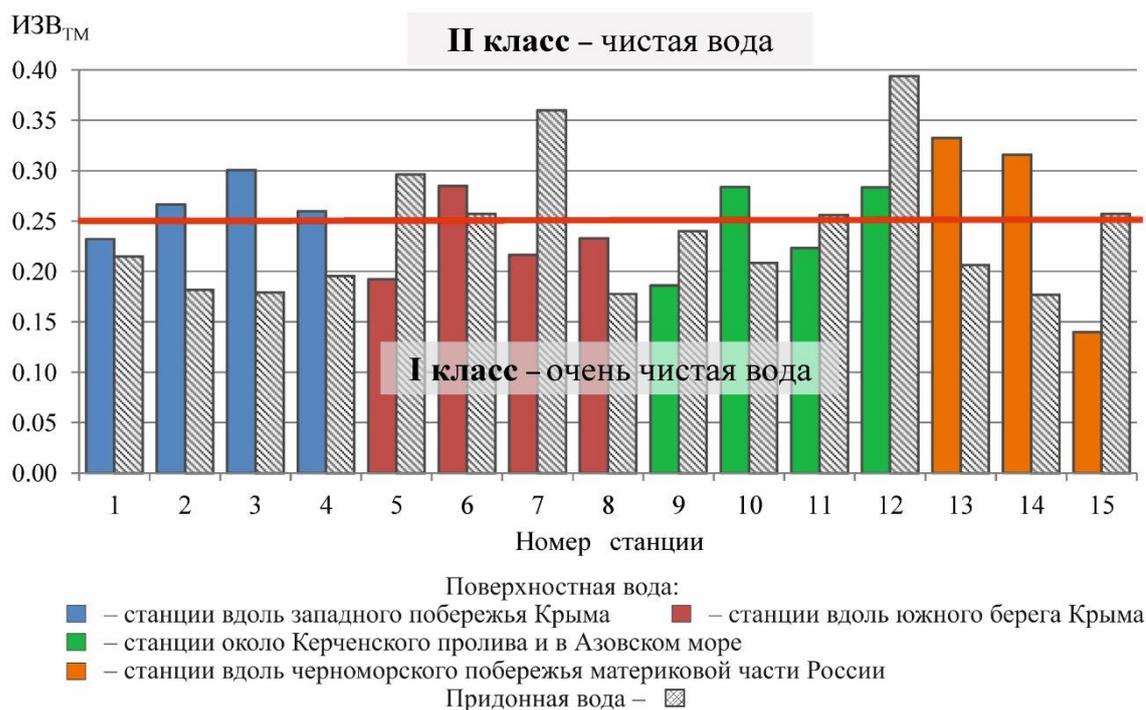


Рис. 6. Экологическая оценка качества морских вод в отношении тяжёлых металлов на станциях отбора проб

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологическое состояние прибрежных вод российского сектора Чёрного и Азовского морей в отношении тяжёлых металлов на момент исследований (июнь 2020 года) было оценено как благополучное. Анализ проводился по комплексу из 15 элементов, среди которых в качестве приоритетных загрязнителей в Чёрном море выделены медь, цинк и ванадий, а в Азовском море – еще и никель. При этом значимых превышений ПДК зафиксировано не было.

Для поверхностных вод перечень приоритетных загрязнителей практически не отличался на различных станциях. В придонных горизонтах распределение загрязнителей было неоднородным: у западного побережья Крыма (станции 2–4) и около Керченского пролива в Чёрном море (станции 8, 9 и 13) 10 % ПДК превысили концентрации 1–2 элементов, а в нескольких других случаях в список приоритетных загрязнителей попали дополнительные элементы: на станции 10 – кобальт, на станции 14 – мышьяк, на станции 15 – мышьяк и железо.

Для большинства исследуемых элементов более высокие концентрации определены в поверхностной воде, нежели в придонной, что, скорее всего, свидетельствует о внешних источниках поступления загрязнителей, а не об их ремобилизации из донных отложений.

Максимальные концентрации исследуемых элементов составили: цинка – 65 % ПДК, ванадия – 60 % ПДК, меди – 48 % ПДК, железа – 42 % ПДК, никеля – 18 % ПДК, мышьяка – 13 % ПДК, кобальта – 11 % ПДК, серебра – 8 % ПДК, селена – 6 % ПДК, таллия – 3 % ПДК, свинца, кадмия и сурьмы – 2 % ПДК. Концентрации бериллия во всех пробах оказались ниже предела обнаружения – менее 0,0001 мкг/л, что соответствует 0,03 % ПДК.

Для своевременного обнаружения источников поступления тяжёлых металлов в морскую среду и принятия мер для предотвращения негативного воздействия на живые организмы необходим систематический мониторинг содержания этих загрязнителей в морской воде.

Работа выполнена в рамках темы НИР ФИЦ ИнБЮМ «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ 121031500515-8).

Список литературы

- Буфетова М. В. Загрязнение вод Азовского моря тяжелыми металлами // Юг России: экология, развитие. – 2015. – Т. 10, № 3. – С. 112–120.
- Буфетова М. В., Егоров В. Н., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю., Бобко Н. И. Миграция тяжелых металлов и бора через Керченский пролив // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2018. – № 3. – С. 77–83.
- Буфетова М. В. Оценка поступления и элиминации тяжелых металлов в Таганрогский залив Азовского моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2019. – № 2. – С. 78–85.
- Временные методические рекомендации по формализованной оценке качества поверхностных и морских вод по гидрохимическим показателям. – М.: Госкомгидромет СССР, 1986. – 8 с. [Электронный ресурс]. – Электронная онлайн библиотека «Нормативная документация». – Режим доступа: <http://libnorm.ru/Files2/1/4293742/4293742635.pdf> (просмотрено 30.05.2022).
- Геоэкология черноморского шельфа Украины / Емельянов В. А., Митропольский А. Ю., Наседкин Е. И. и др. – К.: Академперіодика, 2004. – 296 с.
- ГОСТ Р 56219-2014. Вода. Определение содержания 62 элементов методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой. – М.: Стандартинформ, 2015. – 36 с. [Электронный ресурс]. – Электронный фонд правовых и нормативно-технических документов. – Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/1200115431> (просмотрено 30.05.2022).
- Евсеева А. И., Кораблина И. В., Геворкян Ж. В., Каталевский Н. И., Горгола Л. Г. Оценка загрязнения воды и донных отложений кавказского района Черного моря тяжелыми металлами и мышьяком в современный период // Водные биоресурсы и среда обитания. – 2020. – Т. 3, № 3. – С. 7–16.
- Жугайло С. С. Мониторинг качества вод Керченского пролива и предпроливной зоны Черного моря в современных условиях // Системы контроля окружающей среды. – 2015. – № 1 (21). – С. 63–66.
- Золотов Ю. А., Кузьмин Н. М. Экстракционное концентрирование. – М.: Химия, 1971. – 272 с.
- Конн В. Ю., Забалуева А. И. Исследование состояния качества вод Таганрогского залива Азовского моря на количество тяжелых металлов // Техносфера XXI века. Матер. 3-й всерос. конф. (Севастополь, 18–21 сентября 2018 г.). – Севастополь, 2018. – С. 39–41.
- Кораблина И. В., Севостьянова М. В., Барабашин Т. О., Геворкян Ж. В., Каталевский Н. И., Евсеева А. И. Тяжелые металлы в экосистеме Азовского моря // Вопросы рыболовства. – 2018. – Т. 19, № 4. – С. 509–521.
- Миронюк С. Г. Особенности распределения тяжелых металлов в шельфовой зоне Черного моря (район размещения газопровода Джубга–Лазаревское–Сочи) // Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология. – 2020. – № 1. – С. 37–41.
- Митропольский О. Ю., Наседкин Е. И., Осокина Н. П. Екогеохімія Чорного моря. – К.: Академперіодика, 2006. – 279 с.
- Петренко О. А., Жугайло С. С., Авдеева Т. М. Результаты многолетних исследований уровня загрязнения морской среды Азово-Черноморского рыбохозяйственного бассейна // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – 2015. – Т. 53. – С. 4–18.
- Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. Морская динамическая радиохомоэкология. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 176 с.
- Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения» от 13 декабря 2016 года № 552 [Электронный ресурс]. – Электронный фонд правовых и нормативно-технических документов. – Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/420389120> (просмотрено 30.05.2022).
- РД 52.10.243-92. Руководство по химическому анализу морских вод / Федеральная служба России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. – СПб.: Гидрометеоздат, 1993. – 264 с.
- СанПиН 1.2.3685-21 «Гигиенические нормативы и требования к обеспечению безопасности и (или) безвредности для человека факторов среды обитания» от 28 января 2021 года. [Электронный ресурс]. – Электронный фонд правовых и нормативно-технических документов. – Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/573500115> (просмотрено 30.05.2022).
- Справочник по геохимическим поискам полезных ископаемых / [Ред. А. П. Соловов]. – М.: Недра, 1990. – 335 с.
- Клёнкин А. Л., Корпакова И. Г., Павленко Л. Ф., Темердашев З. А. Экосистема Азовского моря: антропогенное загрязнение. – Краснодар: АзНИИРХ, 2007. – 324 с.
- Warmer H., van Dokkum R. Water pollution control in the Netherlands. Policy and practice 2001. – RIZA, Netherlands, 2002. – 76 p.

Chuzhikova-Proskurnina O. D., Proskurnin V. Yu., Tereshchenko N. N., Kobechinskaya V. G. Heavy metals in the coastal waters of Russian sector of the Black Sea and the Sea of Azov // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 111–122.

Coastal areas of the seas and oceans are more susceptible to pollution by various substances than open areas, since they are located in close proximity to pollution sources. Regular monitoring of marine areas for heavy metals and other pollutants is necessary for timely identification of sources of pollutants and prevention of negative impact on living organisms. Heavy metals rank second to pesticides in toxicological assessments among all pollutants. In this paper, the term "heavy metals" is used specifically from a biological and environmental perspective. This category includes metals and metalloids with biological significance having toxic effects on living organisms under certain concentrations. New data on concentrations of 15 toxic elements (metals and metalloids) in the surface and bottom water at 15 monitoring stations (12 stations in the Black Sea and 3 stations in the Azov Sea) were received as a result of researches carried out in the coastal areas of the Russian sector of the Black Sea and the Sea of Azov in June, 2020. The monitoring of water near large settlements of the Azov-Black Sea coastal areas is relevant because, firstly, these areas may suffer from increased anthropogenic pressure resulting from economic activity, and secondly, these areas are of great recreational and cultural significance. Moreover, fisheries and aquaculture are developed in this region. On the basis of the obtained data the group of the priority pollutants typical for each station and for the region as a whole was identified. Furthermore, seawater environment quality was evaluated for heavy metals.

Key words: heavy metals, environmental state of water, Black Sea, Sea of Azov.

Поступила в редакцию 22.09.22

Принята к печати 24.10.22

УДК 577.1:591.134:594.12

Результаты исследований соматического роста двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) в бухте Казачья (Севастополь)

Щербань С. А., Мельник А. В.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
Shcherbansa@yandex.ru, melnikalexsand@gmail.com

Представлены результаты морфо-физиологических и биохимических показателей соматического роста черноморского двустворчатого моллюска – сердцевидки *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) (Cardiidae), обитающего в кутовой части бухты Казачья (Севастополь) На примере трех размерных популяционных групп, с линейными размерами 12–16, 17–22 и 23–27 мм, исследованы особенности тканевого биосинтеза (соматического роста) мягких тканей. По значениям содержания суммарных РНК и индекса РНК/ДНК было показано, что у двух групп (17–22 и 23–27 мм), уровень синтеза белковых структур тканей в 1,3–1,7 раза выше, чем у более мелких особей. Дана оценка морфо-физиологических показателей (относительные величины массы раковины (МР), массы мягких тканей (ММТ) и межстворочной жидкости (МЖ). Установлены корреляционные зависимости весовых и линейных параметров. Связь между признаками оценивалась по шкале Чеддока. Линейно-весовая зависимость показала высокую связь между исследуемыми признаками, с коэффициентами корреляции ($r=0,88$, $r=0,79$ и $r=0,92$). Для двух популяционных групп моллюска, с длиной раковины 12–16 и 23–27 мм, получены прямые корреляционные зависимости между весовыми параметрами с высокими коэффициентами корреляции ($r=0,98$, и $r=0,94$), что свидетельствует о положительной аллометрии соматического роста. Для группы, с размерами 17–22 мм, связь оценивается как заметная

Ключевые слова: *Cerastoderma glaucum*, общая сырая масса, масса мягких тканей, суммарные рибонуклеиновые кислоты (сум.РНК), расчетный индекс РНК/ДНК, скорость роста, двустворчатые моллюски, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Cerastoderma glaucum (Bruguiere, 1789) (сердцевидка) – двустворчатый моллюск средиземноморского происхождения. Он является одним из коренных представителей черноморской малакофауны, обитающих на рыхлых грунтах крымского побережья (Михайлова, 1987; Ревков, 2003; Савикин, Набоженко, 2010; Ревков и др., 2014 и др.). Некоторые исследователи относят его к эврибионтным видам. Однако вопрос об адаптации вида, прежде всего, к содержанию кислорода, остается открытым. По одним данным (Самышев, Золотарев, 2018), вид относили к пелофильным, не переносящим дефицит кислорода, по другим – к более толерантным, способным переживать локальные заморные явления и органические загрязнения, в частности, нефтяное (Алемов, 1999, 2021; Миронов и др., 2003; Савикин, Набоженко, 2010). Относится к эвригалинным видам – выдерживает соленость до 30 ‰ (Анистратенко и др., 2011).

В донных биоценозах Черного моря встречается на илистых грунтах и ракушечниках с такими видами как мидия, абра, мия, спикула и полититапес, крайне редко образуя собственные локальные ценозы. На твердых естественных и искусственных субстратах у берегов Крыма данный вид не отмечен, однако, найден в единичных экземплярах на валунах в районе Утриша (Кавказское побережье) (Макаров, Ковалева, 2017). Отмечено, что *C. glaucum* больше характерна для бухтовых акваторий с пониженным водообменом и заиленными грунтами (Ревков, 2003, 2006, 2014; Макаров, 2020а, 2020б; и др.). Для районов Севастополя *C. glaucum* неоднократно встречена на таких грунтах по всей части Севастопольской бухты, в устье реки Черная и на мелководье (Алемов, 1999, 2021; Тимофеев,

2016; Болтачева и др., 2018; Бородина, 2019; Бородина, Задорожный, 2020; Макаров, 2020а, 2020б).

По своим размерным параметрам моллюск скорее близок к видам рода *Abra* и *Chamelea* (Скарлатто, 1972; Анистратенко и др., 2011). Длина *C. glaucum* не превышает 35 мм (Скарлатто, 1972). В черноморских пробах обычно встречаются экземпляры, не достигающие таких длин (Михайлова, 1987; Петров, Алемов 1993; Киселева и др., 1997). Особи, размером до 12 мм, относили к сеголеткам и годовикам (Михайлова, 1987). Скорее всего, продолжительность жизни близка к другим видам двустворок, таким как абра, анадара и гребешок, и составляет, в среднем, до 7 лет и более.

Несмотря на довольно значительный список работ, в которых упоминается вид, он, по-прежнему, остается слабоизученным как в вопросах популяционных характеристик, так и по показателям функциональности его жизнедеятельности, прежде всего роста. В последние несколько лет интерес к виду возрос и стали появляться работы по аллометрии створок (Бородина, 2019), особенностям структуры жаберного аппарата (Тимофеев, 2016) и адаптации к некоторым стрессовым факторам (Бородина, Задорожный, 2020; Гостюхина, Андреев, 2020). Но они единичны. Особенности тканевого соматического роста для вида не исследованы вообще.

Цель данной работы – оценить морфо-физиологические параметры и биохимические показатели роста тканей двустворчатого моллюска – сердцевидки *Cerastoderma glaucum* в весенние месяцы в условиях естественного обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Моллюсков для исследований отбирали на мелководье в бухте Казачья (район Севастополя) на илистых грунтах в конце апреля – начале мая 2022 года. После отбора их содержали в аквариуме с проточной системой в течении одних суток – период краткой адаптации. Анализ проводили на трех размерно-возрастных группах: моллюсках, длиной 12–16, 17–22 и 23–27 мм. Выбор групп именно с такими размерами был связан с возможностью сравнения полученных результатов с ростовыми параметрами аналогичных групп анадары и черноморского гребешка, работы на которых уже проведены ранее (Ревков, Щербань, 2017; Щербань, 2018; Щербань, Мельник, 2020; Shcherban, Melnik, 2020). К тому же мы столкнулись с отсутствием особей более крупных размеров в районе исследований.



Рис. 1. Внешний вид раковины *Cerastoderma glaucum* (фото с сайта <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=image&tid=138999&pic=82464>)

Объем выборочных совокупностей составлял разное количество экземпляров для групп: 12, 16 и 10 соответственно. Длину и ширину каждой особи определяли с точностью до 0,1 см. Далее, индивидуально, осуществляли измерения общей сырой массы каждого моллюска, сырой массы выделенных мягких тканей и вес раковины. Расчетным образом получали величины (количество) межстворочной жидкости. Корреляционную зависимость между линейно-весовыми параметрами оценивали по шкале Чеддока (Сысоев, 2003).

Линейный коэффициент корреляции рассчитывался по формуле:

$$r = \frac{\overline{xy} - \bar{x} \cdot \bar{y}}{S(x) \cdot S(y)}$$

где: \overline{xy} , \bar{x} , \bar{y} – выборочные средние; $S(x)$ и $S(y)$ – среднеквадратическое отклонение.

Связи между признаками оценивались по шкале Чеддока. Их критерии:

0,1 < r < 0,3: слабая;

0,3 < r < 0,5: умеренная;

0,5 < r < 0,7: заметная;

0,7 < r < 0,9: высокая;

0,9 < r < 1: весьма высокая.

Сырые ткани гомогенизировали. Навески тканей (гомогенаты, без учета гепатопанкреаса), массой от 70 до 90 мг, промывали трижды 4 мл смеси Фолча (хлороформ (2) – метанол (1)) для устранения пигментных и липидных компонентов. Далее, в обезжиренных пробах тканей определяли содержание суммарных РНК (сум.РНК) и ДНК видоизмененным методом А. С. Спирина (Дивавин, 1984). Исследуемые показатели измеряли спектрофотометрически на приборе (СФ-2000) методом разностей инстинкций, при длинах волн 270 и 290 нм. Результаты измерений выражали в мкг/мг сухой ткани. На основе полученных величин рассчитывали ростовой индекс – РНК/ДНК. Статистическая обработка и графическое оформление данных выполнены с применением стандартного пакета Excel 97.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные результаты характеризуют состояние весовых параметров и уровень «мгновенных скоростей роста» мягких тканей моллюска в данный период его жизненного цикла (весенние месяцы, при низких для вида температурах морской воды – 13–15 °С, период относительно стабильного роста). При вскрытии особей не отмечалось наличие у них половых продуктов.

Морфо-физиологические характеристики разных групп моллюсков. Основные морфо-физиологические показатели моллюска приведены в таблице 1.

Исходя из табличных данных, имеем цифровой диапазон общих масс, который для размерной категории 12–16 мм составил от 1,05 до 2,65 г, категории 17–22 мм – от 2,20 до 4,10 г и для категории 23–27 мм – от 4,15 до 7,34 г. Для черноморского гребешка близких размеров диапазон масс составлял соответственно от 0,42 до 0,82 г, от 1,52 до 2,8 г и от 2,8 до 4,61 г, что значительно меньше (Shcherban, Melnik, 2020). Такие значительные различия общих масс при предельно одинаковых линейных размерах частично объясняются массивными, тяжелыми раковинами церастодермы, доля которых, в отличие от черноморского гребешка, выше и составляет, с учетом значений для всего диапазона длин, в среднем, от 48 до 56 % (рис.2). Можно констатировать, что вес моллюска увеличивается в ряду гребешок → церастодерма → анадара.

Процентное содержание мягких тканей от общей массы моллюска в первой размерной группе составляло от 9,8 до 11,9 % (среднее 10,6 %); во второй от 9,0 до 19,5 % (среднее 13,3 %) и в третьей – от 11,5 % до 17,0 % (среднее 13,9 %), незначительно увеличиваясь с

Таблица 1

Линейные размеры (длина/ширина), общая сырая масса и доля мягких тканей черноморской церастодермы *Cerastoderma glaucum* (бухта Казачья, весна 2022 г.)

Размерная группа								
12–16 мм			17–22 мм			23–27 мм		
L/B, мм	W общий, г	Доля мягких тканей, %	L/B, мм	W общий, г	Доля мягких тканей, %	L/B, мм	W общий, г	Доля мягких тканей, %
12/14	1,05	10,3	17/19	2,95	12,8	23/24	4,30	11,5
13/16	1,26	10,1	17/18	2,44	12,4	23/24	4,80	11,9
13/15	1,21	9,8	18/19	2,30	10,2	23/25	4,15	12,0
13/16	1,62	10,8	18/18	2,90	13,1	25/26	6,65	15,2
14/16	1,75	10,6	18/20	2,20	14,4	25/28	5,90	13,3
14/16	1,88	11,0	19/20	2,68	19,5	26/27	6,97	12,1
15/17	1,50	10,3	19/20	2,90	10,0	26/28	6,20	14,9
16/18	2,22	11,9	19/20	2,45	12,2	26/28	7,34	17,0
16/17	2,10	10,9	19/21	2,90	9,0	27/29	7,20	16,2
16/18	2,10	10,9	19/21	2,90	13,0	27/29	6,8 2	15,5
16/18	2,25	10,1	20/22	3,56	14,4			
16/19	2,65	11,8	20/22	3,10	16,9			
			20/23	4,10	12,5			
			20/22	3,22	12,9			
			21/23	4,04	14,0			
			22/24	4,00	16,1			

Примечание к таблице. L/B – длина/ширина; W – общая сырая масса.

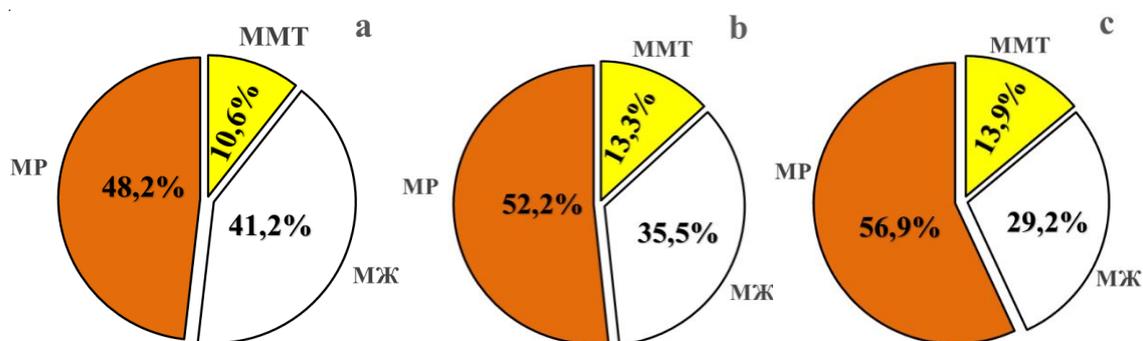


Рис. 2. Относительные величины массы раковины (MP), мягких тканей (ММТ) и межстворочной жидкости (МЖ) от общей массы моллюска *Cerastoderma glaucum*. Размерные группы: а – длина 12–16 мм; б – длина – 17–22 мм; с – длина 23–27 мм.

размерами и общей массой особей. У размерно-возрастных групп анадары, близкой по длине (23+ мм) к сердцевидке, доля тканей в общей массе выше, в 1,3 раза, и находится в пределах от 17,5 до 20,8%; у черноморского гребешка еще выше (16,7–23,0%). Ранее установлено, что у этих видов эта величина практически одинакова (18,5 и 19,0%) (Щербань, Мельник, 2020) (рис. 2).

Для понимания особенностей и числовых значений аллометрии роста рассчитаны:

1. Зависимость соотношения длина – ширина раковины (рис. 3).
2. Корреляционные зависимости линейно-весовых показателей, масс тканей от общей массы моллюска (рис. 4, 5). Для выборок рассчитан Критерий Стьюдента.

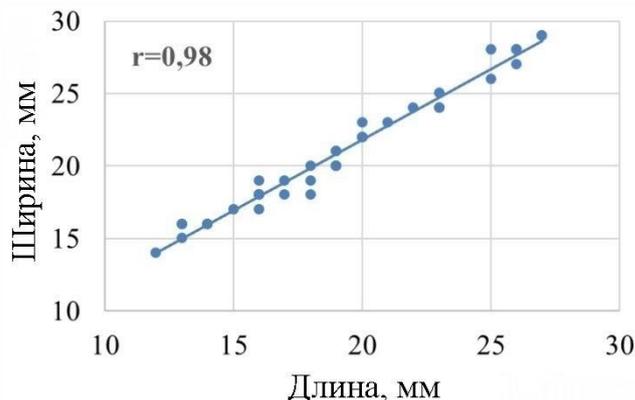


Рис. 3. Характер зависимости между длиной и шириной раковины у моллюска *Cerastoderma glaucum*

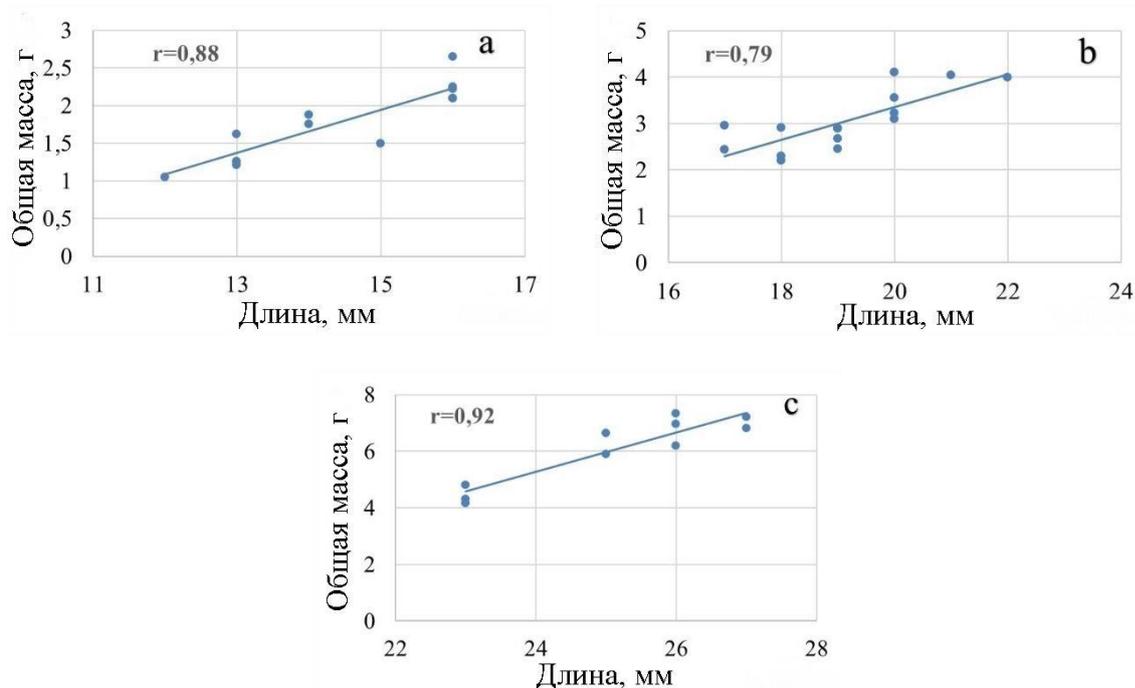


Рис. 4. Характер зависимости между длиной раковины и общей массой у моллюска *Cerastoderma glaucum*

Размерные группы: а – 12–16 мм; б – 17–22 мм; с – 23–27 мм.

Зависимость между длиной и шириной раковины весьма высокая – $r=0,98$. Коэффициент Стьюдента $t_{эмп}=2$ и находится в зоне значимости $p=0,05$.

Зависимость длины раковины от общей массы для трех групп (а, б и с) оценена как – $r=0,88$, $r=0,79$, $r=0,92$, соответственно. Связь между исследуемыми признаками у групп а и б высокая, у группы с – весьма высокая. Полученные значения $t_{эмп}$ для групп а, б и с равны 28,2, 43,5 и 30,3 соответственно и также находятся в зоне значимости $p=0,05$.

Аллометрическая зависимость количественных величин масс мягких тканей и общих масс у церастодермы, представленная на рис. 5, свидетельствует о том, что для двух групп (а

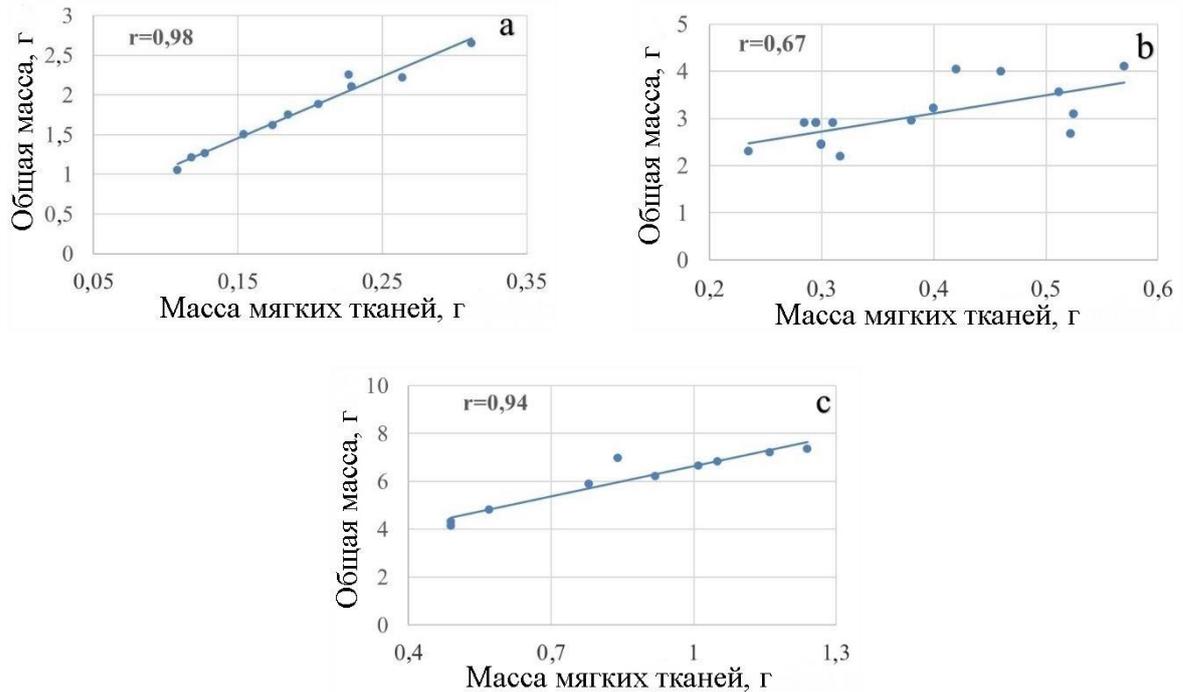


Рис. 5. Характер зависимости между массой мягких тканей и общей массой у моллюска *Cerastoderma glaucum*

Размерные группы: а – 12–16 мм; б – 17–22 мм; с – 23–27 мм.

и с) связь оценивается как весьма высокая, с коэффициентами корреляции 0,98 и 0,94. Для средней размерной категории моллюсков – как заметная, коэффициент корреляции $r=0,67$. Полученные значения $t_{эмп}$ для групп а, б и с равны 11,5, 17,7 и 13,6 и находится в зоне значимости $p=0,05$.

Ранее была установлена подобная корреляция весовых параметров для черноморского гребешка с диапазонами длин раковины от 13 до 30 мм. Самый высокий коэффициент получен для сеголеток этого вида – 13–17 мм ($r=0,97$, Критерий Стьюдента 11,2). У моллюсков с диапазоном длин от 21 до 30 мм коэффициенты были несколько ниже ($r=0,82$ и $r=0,8$), связь оценивалась как высокая, критерии Стьюдента 3,6 и 3,5 соответственно.

Биохимические характеристики роста мягких тканей разных групп моллюска. Для каждой из выбранных трех групп моллюска рассчитывали значения двух показателей – содержание суммарных РНК и индекса РНК/ДНК (рис. 6).

У особей церастодермы, с размерами раковин 17–22 и 23–27 мм, уровень синтеза в 1,5–1,7 раза выше, чем у более мелких особей. Так, значения сум.РНК составляют у этих групп соответственно $1,69 \pm 0,61$ и $1,45 \pm 0,34$ мкг/мг ткани. У группы 1 – $0,95 \pm 0,29$ мкг/мг ткани. Статистическая обработка данных (стандартные отклонения) не показала достоверных отличий значений у 2 и 3 групп. При сравнении показателя сум.РНК у аналогичных размерных групп анадары (длины 25–30 мм, также природные условия обитания) было установлено, что уровень тканевого биосинтеза по этому показателю очень близок и составляет величину 1,65, а у черноморского гребешка в 2 раза ниже – 0,78 мкг/мг ткани. Также, к примеру, у двух групп гребешка, в диапазоне длин от 13 до 24 мм, уровень синтеза белковых структур был в 1,2–1,5 раза выше чем у особей, с длиной раковины 25–30 мм (Shcherban, Melnik, 2020). У церастодермы таких различий нами не получено.

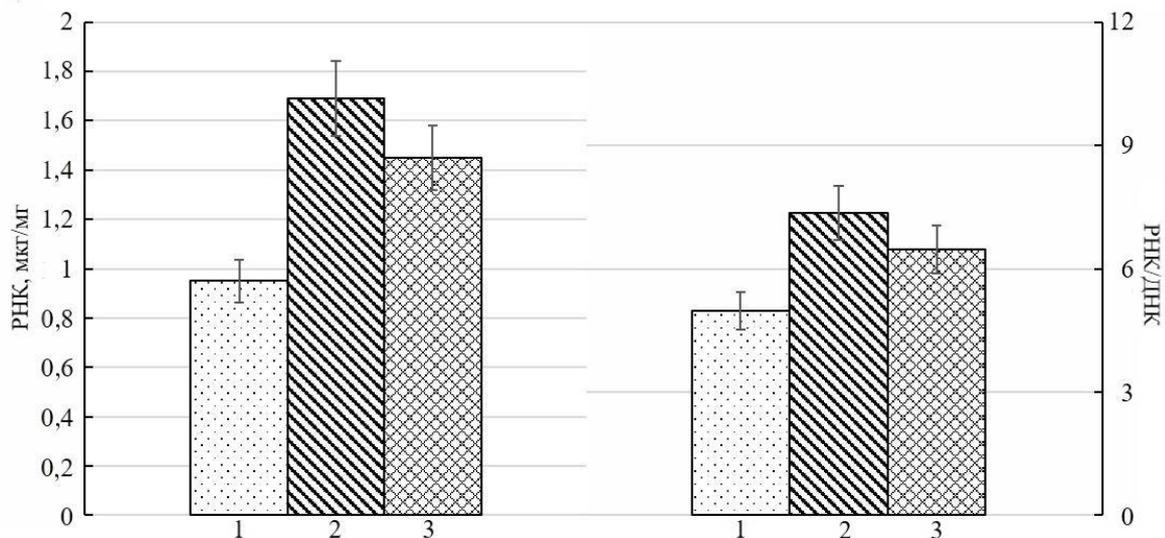


Рис. 6. Содержание суммарных РНК и значения индекса РНК/ДНК для тканевых гомогенатов особей моллюска *Cerastoderma glaucum*
Размерные группы: 1 – 12–16 мм, 2 – 17–22 мм, 3 – 23–27 мм.

Другой ростовой параметр – расчетный индекс РНК/ДНК. Анализ диапазона его значений, используемых для характеристики особенностей ростовых процессов в тканях других двустворчатых моллюсков, в частности черноморских, показал, что он достаточно широк и варьирует в пределах от 3 до 16 у. е. (Щербань, 2018 и др.). По величинам индекса, полученного для разных групп церастодермы, имеем значения: $4,97 \pm 1,30$ для группы 1; $7,35 \pm 3,16$ и $6,5 \pm 1,18$ для 2 и 3 групп соответственно. У двух последних групп, как и по показателю содержания сум.РНК, различия недостоверны. Уровень соматического роста по данному параметру у них выше, в среднем в 1,3–1,5 раза, в сравнении с особями более мелкого размера (13–16 мм), однако, в целом, он оценивается как средний. Все три значения также сопоставимы с данными для близких по размерам групп черноморского гребешка – 6,3 у. е. (Shcherban, Melnik, 2020). Для этого вида были получены значения от 5,1 до 6,4 у. е., что свидетельствует о «близком» уровне тканевого соматического роста у обоих видов.

Ранее проведенные исследования на молоди устриц *Crassostrea gigas*, мидий *Mytilus galloprovincialis* и анадары *Anadara kagoshimensis* из естественных поселений свидетельствовали о более высоком уровне и интенсивности процессов соматического роста у этих видов по сравнению с гребешком и церастодермой (Shcherban, 2012; Щербань, 2018 и др.).

ВЫВОДЫ

Линейно-весовая зависимость показала высокую связь между исследуемыми признаками, с коэффициентами корреляции ($r=0,88$, $r=0,79$ и $r=0,92$).

Для двух популяционных групп моллюска, с длиной раковины 12–16 и 23–27 мм, корреляционная связь между весовыми параметрами (общая масса-масса мягких тканей) оценивается как весьма высокая ($r=0,98$, и $r=0,94$), что свидетельствует о положительной аллометрии соматического роста. Для группы, с размерами 17–22 мм, связь оценивается как заметная ($r=0,67$).

Доля мягких тканей у церастодермы составляет от 10,6 до 13,9 % от общей массы моллюска, что, в среднем, в 1,3 раза ниже, по сравнению с близкими по длинам двустворкам анадаре и черноморскому гребешку (23+ мм).

По показателям содержания суммарных РНК в тканях было показано, что у двух групп церастодермы, с линейными размерами 17–22 и 23–27 мм, уровень синтеза белковых структур приблизительно одинаков, и в 1,5–1,7 раза выше, чем у более мелких особей. Процесс соматического роста характеризуется, в среднем, как высокий.

По значениям индекса РНК/ДНК ростовые процессы в тканях у данного вида оцениваются как средне-высокого уровня и сопоставимы с ростовыми показателями, полученными для таких черноморских двустворок, как анадара и грешешок.

Благодарности. Автор выражает благодарность с н. с. отдела физиологии животных и биохимии ФГБУН ИнБИОМ им. А. О. Ковалевского РАН Бородиной А. В. за помощь в предоставлении исходного живого материала.

Работа подготовлена по теме госзадания ФГБУН ИнБИОМ № госрегистрации 121041400077-1 «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» и № госрегистрации 121040600178-6 «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем».

Список литературы

- Алемов С. В. Современное состояние макрозообентоса Севастопольской бухты по данным бентосной съемки 1997 г. // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 73–75.
- Алемов С. В. Межгодовая и сезонная динамика сообществ макрозообентоса Севастопольской бухты (Черное море) в начале XXI века на участках с различным уровнем загрязнения // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2021. – № 1 (17). – С. 3–16.
- Анистратенко В. В., Халиман И. А., Анистратенко О. Ю. Моллюски Азовского моря. – Киев: Наукова думка, 2011. – 172 с.
- Бородина А. В. Накопление каротиноидов и аллометрический рост моллюска *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) // Биологические науки. – 2019. – 9 (49). – С. 4–8.
- Бородина А. В., Задорожный П. А. Динамика каротиноидов в тканях моллюска-фильтратора *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) в годовом цикле // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2020. – Т. 56, № 1. – С. 3–12.
- Болтачева Н. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В., Ковалева М. А. Макрозообентос рыхлых грунтов под мидийно-устричной фермой (Черное море, район Севастополя) // Морской биологический журнал. – 2018. – Т. 3, № 1. – С. 9–22.
- Гостюхина О. Л., Андреев Т. И. Активность супероксиддисмутазы и каталазы в тканях трех видов черноморских двустворчатых моллюсков: *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789), *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) и *Mytilus galloprovincialis* Lam. в связи с адаптацией к условиям их обитания // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2020. – Т. 56, № 2. – С. 108–118.
- Дивавин И. А. Нуклеиновый обмен черноморских гидробионтов в различных бухтах юго-западного побережья Крыма // Экология моря. – 1984. – Вып. 2. – С. 48–51.
- Киселева М. И., Ревков Н. К., Копытов Ю. П. Современное состояние и многолетние изменения зообентоса Стрелецкой бухты (район Севастополя) // Гидробиологический журнал. – 1997. – 33 (1). – С. 3–13.
- Макаров М. В. Сезонная изменчивость таксоцены Mollusca рыхлых грунтов контактной зоны реки Черной и Севастопольской бухты (юго-западный Крым) // Экосистемы. – 2020а. – Вып. 21 (51). – С. 109–118.
- Макаров М. В. Современное состояние малакофауны рыхлых грунтов в вершинной части бухты Казачьей (Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2020б. – № 1. – С. 119–130.
- Макаров М. В., Ковалева М. А. Структура таксоцены Mollusca на естественных твердых субстратах в акваториях охраняемых районов Крыма // Экосистемы. – 2017. – Вып. 9. – С. 20–24.
- Мионов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. В. Комплексные экологические исследования Балаклавской бухты // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 16–20.
- Михайлова Т. В. Структура популяции *Cerastoderma glaucum* в некоторых районах северо-западной части Черного моря // Экология моря. – 1987. – № 25. – С. 50–53.
- Петров А. Н., Алемов С. В. Распределение, количественные характеристики и показатели состояния зообентоса в бухтах, различающихся по степени загрязнения // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – Киев: Наукова думка. 1993. – С. 25–45.
- Ревков Н. К. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Черного моря // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма. – Севастополь, 2003. – С. 209–218.

Ревков Н. К. Таксоцен моллюсков биотопа рыхлых грунтов Балаклавской бухты (Крым, Черное море) // Экология моря. – 2006. – Вып. 72. – С. 38–46.

Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Бондаренко Л. В. Многолетние изменения зообентоса в акватории Ялтинского залива (Южный берег Крыма, Черное море) // Морской экологический журнал. – 2014. – Т. XIII, № 2. – С. 49–62.

Ревков Н. К., Щербань С. А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Черном море // Экосистемы. – 2017. – Вып. 9 (39). – С. 47–57.

Савикин А. И., Набоженко М. В. Распространение двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* (Piret, 1789) (Bivalvia: Cardiidae) в Таганрогском заливе Азовского моря // Вестник Южного научного Центра РАН. – 2010. – Т. 6 (4). – С. 105–107.

Самышев Э. З., Золотарев П. Н. Механизмы антропогенного воздействия на бенталь и структуру донных биоценозов северо-западной части Черного моря // Под ред. А.П. Золотницкого, О.Г. Миронова. Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН. – Севастополь: 000 Колорит. – 2018. – 208 с.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски // Определитель фауны Черного и Азовского морей – Киев. Наук. думка. 1972. – Т. 3. – С. 178–249.

Сысоев В. В. Парная линейная регрессия. – Изд-во Воронежская государственная технологическая академия. 2003. – 324 с.

Спирин А. С. Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот // Биохимия. – 1958. – Т. 23, № 5. – С. 656–662.

Тимофеев В. А. Морфологические изменения жаберного аппарата двустворчатых моллюсков в связи с условиями обитания // Системы контроля окружающей среды. – 2016. – № 4 (24). – С. 118–126.

Щербань С. А. Особенности соматического и генеративного роста у некоторых цветовых морф мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 77–82.

Щербань С. А. Биохимические индикаторы пластического роста у представителей морских Bivalvia (Черное море) // Экосистемы. – 2018. – Вып. 14 (44). – С. 110–119.

Щербань С. А., Мельник А. В. Размерно-весовые и биохимические характеристики соматического роста молодежи черноморских видов двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* и *Flexopecten glaber ponticus* // Экосистемы. – 2020. – Вып. 22 (52). – С. 97–104.

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

S. A. Shcherban, A.V. Melnik. Size and Age Characteristics and Phenotypic Peculiarities of Somatic Growth of the Black Sea Mollusk *Flexopecten Glaber Ponticus* (Bivalvia, Pectinidae) // Biology Bulletin. – 2020. – Vol. 47, N 8 – P. 33–42.

Shcherban S. A., Melnic A. V. The results of investigations of somatic growth of the mollusks *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) in Kazachya bay (Sevastopol) // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 123–131.

The results of morpho-physiological and biochemical indexes of somatic growth of the Black Sea type of bivalve mollusk – the clam *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere, 1789) (Cardiidae) inhabiting the Kazachya bay (Sevastopol) are presented. The features of tissue biosynthesis (somatic growth) of soft tissues were studied using three population groups with linear sizes of 12–16, 17–22 and 23–27 mm. The values of total RNA content and RNA/DNA index show that the level of synthesis of protein structures of tissues in these two groups (17–22 and 23–27 mm) was 1.3–1.7 times higher than that of smaller individuals. Morpho-physiological indices (relative values of shell mass (SM), soft tissue mass (STM) and interstitial fluid (IF)) were evaluated. The correlation dependences of weight and linear parameters were calculated. The correlation between the features was assessed with the Cheddock scale. The linear-weight relationship showed a high correlation between the studied traits, with correlation coefficients ($r=0.88$, $r=0.79$ and $r=0.92$). Direct correlation between weight parameters with high coefficients ($r=0.98$ and $r=0.94$) were obtained for groups of mollusks (12–16 and 23–27 mm), indicating positive allometry of somatic growth. For the group of mollusks with sizes of 17-22 mm, the relationship is rated as significant.

Key words: *Cerastoderma glaucum*, total wet mass, weight of tissues, total RNA, RNA/DNA index, growth rates, bivalvia mussels, Black Sea.

Поступила в редакцию 12.07.22

Принята к печати 15.08.22

УДК 595.796:[591.9+591.5](470.53-924.85)

Фауна и экология муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) Кунгурской лесостепи

Поспелова А. Д.¹, Гилев А. В.^{2,3}

¹ Пермский государственный национальный исследовательский университет
Пермь, Россия

² Институт экологии растений и животных УрО РАН
Екатеринбург, Россия
gilev@ipae.uran.ru

³ Уральский федеральный университет имени Б. Н. Ельцина
Екатеринбург, Россия

Распределение видов муравьёв по элементам мезорельефа и влияние абиотических факторов на сообщества муравьёв изучалось мало и обычно не привлекало внимание мирмекологов. Для Кунгурской лесостепи такие исследования практически не проводились. При этом Кунгурская лесостепь является уникальным природным образованием, где отмечено обитание редких и реликтовых видов. В связи с этим было проведено изучение фауны и экологии муравьёв Кунгурской лесостепи. Материал был собран в 2019 году в окрестностях города Кунгур, на двух участках: историко-природный комплекс регионального значения «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» (участок 1) и в окрестностях деревни Песчанка (участок 2). Сбор муравьёв проводился по методу Огаты во всех фитоценозах, представленных на участке. В ходе нашего исследования на двух участках Кунгурской лесостепи было обнаружено 18 видов муравьёв из 6 родов и 2 подсемейств, с учётом нового вида – *Lasius longiceps* (Поспелова, 2020, 2022). Виды муравьёв распределены между изученными участками и учётными площадками неравномерно. Самыми бедными сообществами оказываются те, где доминируют рыжие лесные муравьи. Наиболее богатыми видами оказываются луговые сообщества. Виды муравьёв неслучайно распространены по высоте и по растительным условиям. Ряд видов муравьёв встречается преимущественно в нижней части склона. Это *Formica pratensis*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *Tetramorium caespitum*. Несколько выше, в средней части склона, предпочитает селиться *L. longiceps*. *L. niger*, наоборот, предпочитает верхнюю часть склона. *M. rubra* отдаёт явное предпочтение лесным местообитаниям, не встречаясь на открытых участках.

Ключевые слова: муравьи, многовидовые сообщества, Средний Урал, Пермский край, Кунгурская лесостепь.

ВВЕДЕНИЕ

Островная Кунгурская лесостепь – уникальное ландшафтное образование востока Европейской части России. Это самый северный участок ковыльных лесостепей в Евразии. Он размещён в полосе хвойно-широколиственных лесов, располагаясь в междуречье рек Сылва и Ирень. В целом территория Кунгурской лесостепи занимает площадь 12 тыс. км² и располагается в пределах Октябрьского, Уинского, Суксунского, Ординского, Кунгурского и Берёзовского районов Пермской области (Овёснoв, 1997).

Биота Кунгурской лесостепи во многом носит реликтовый характер. Ее территория не покрывалась плейстоценовыми оледенениями и входила в перигляциальную зону, благодаря чему сохранила свою уникальную флору и фауну (Камелин, Овёснoв, 1999; Овёснoв, 2009). Считается, что остепненные фитоценозы появились на данной территории в начале плейстоцена (Крашенинников, 1951), или даже в конце плиоцена (Камелин, 1998), в сухие эпохи плейстоцена и голоцена происходило обогащение их новыми элементами (преимущественно степного генезиса).

Степные участки встречаются как на плакорах, так и на склонах. Леса главным образом берёзовые, сосновые и осиновые, чередуются с лугово-степными и степными участками. В основном степная флора представлена такими реликтовыми видами, как ковыль перистый, типчак, дрок красильный, гвоздика разноцветная, солнцезвезд обыкновенный, мордовник обыкновенный, таволга шестилепестная, шалфей степной, эспарцет песчаный, степными

полянками и астрагалами. Преобладают дерново-подзолистые и серые лесные почвы (Овёснoв, 1997; Гридина, 2000).

Первые сведения о муравьях Пермского края, и в том числе Кунгурской лесостепи, приведены в работе М.Д. Рузского (1905). В последующем мирмекофауна этого района была детально изучена пермскими мирмекологами (Сейма, 1969, 2008; Гридина, 2003, 2006). Всего в работах Ф. А. Сеймы (1969, 2008) приведено 26 видов, а Т. И. Гридиной (2003, 2006) – 30 видов муравьёв. Можно считать, что мирмекофауна данного района изучена достаточно полно. Гораздо меньше сведений имеется о характере распространения разных видов муравьёв, об их экологических предпочтениях. Практически не изученным остаётся вопрос о разнообразии сообществ муравьёв.

Цель работы – провести изучение фауны муравьёв Кунгурской лесостепи с рассмотрением некоторых вопросов их экологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в 2019 году в окрестностях города Кунгур, на двух участках: историко-природный комплекс регионального значения «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» (участок 1) и в окрестностях деревни Песчанка (участок 2) (рис. 1). Участки для обследования выбирались таким образом, чтобы охватить максимальное количество фитоценозов. Участок 1 представляет собой склон южной экспозиции, правый борт каньона реки Сылва, с преобладанием остепненных лугов. Вблизи верхней части склона имеется участок соснового леса. Учетные площадки заложены от нижней части склона к верхней, 4 в луговых биоценозах, 2 – в сосняках (рис. 2). Различия в количестве площадок на лугу и в сосняке обусловлено различием по высоте и типу растительности. Площадка 1.1 расположена у основания склона в лугово-степной растительности. Площадка 1.2 заложена на 20 метров выше от предыдущей площадки в густых зарослях ковыля, 1.3 – на 40 метров выше от площадки 1.2 в низкой луговой растительности, 1.4 – опушка соснового леса со стороны луга. Участок 2 расположен на плакоре, где представлены как остепненные луга, так и участки березовых лесов. Учетные площадки расположены нерегулярно, 1 – на опушке березового леса, 3 – в глубине березовых колков разного размера (рис. 3). Площадки внутри березняка так же выбраны из-за различия по типу растительности. Площадка 2.2 – березняк с приростом липы и сосны, 2.3 – тот же березняк, но с более густым и высоким подлеском, 2.4 – лиственный-берёзовый лес с почти полным отсутствием травяного покрова.

Сбор муравьёв проводился по методу Огата (Ogata, 1996). На каждом участке в течение 30 минут собирались все встреченные фуражиры. Если на пути попадалось гнездо, с него бралось 15 особей для более точного определения вида (Захаров и др., 2013), при этом фуражиры вокруг гнезда уже не учитывались. Все собранные экземпляры были определены до вида (Арнольди, Длусский, 1978, Радченко, 1994). Материал хранится в коллекциях кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ПГНИУ.

Для оценки степени сходства площадок по видовому составу и относительному обилию видов муравьёв использовался индекс Чекановского в количественной форме (Песенко, 1982). Индексы сходства были преобразованы в дистанции (единица минус индекс сходства), матрица дистанций обрабатывалась методами многомерного неметрического шкалирования для визуализации различий и выявления наиболее общих закономерностей. Все расчеты проводились в программах Microsoft Excel 2010 и Statistica 8.0 (StatSoft Ink., 1984-2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав. В ходе нашего исследования на двух участках Кунгурской лесостепи было обнаружено 18 видов муравьёв из 6 родов 2 подсемейств (табл. 1). Это составляет 62 % известного по литературным данным (Сейма, 1969; Гридина, 2000, 2003, 2006) списка видов Кунгурской лесостепи. Один вид – *L. longiceps* –, является новым для фауны Пермского края (Поспелова, 2020, 2022).

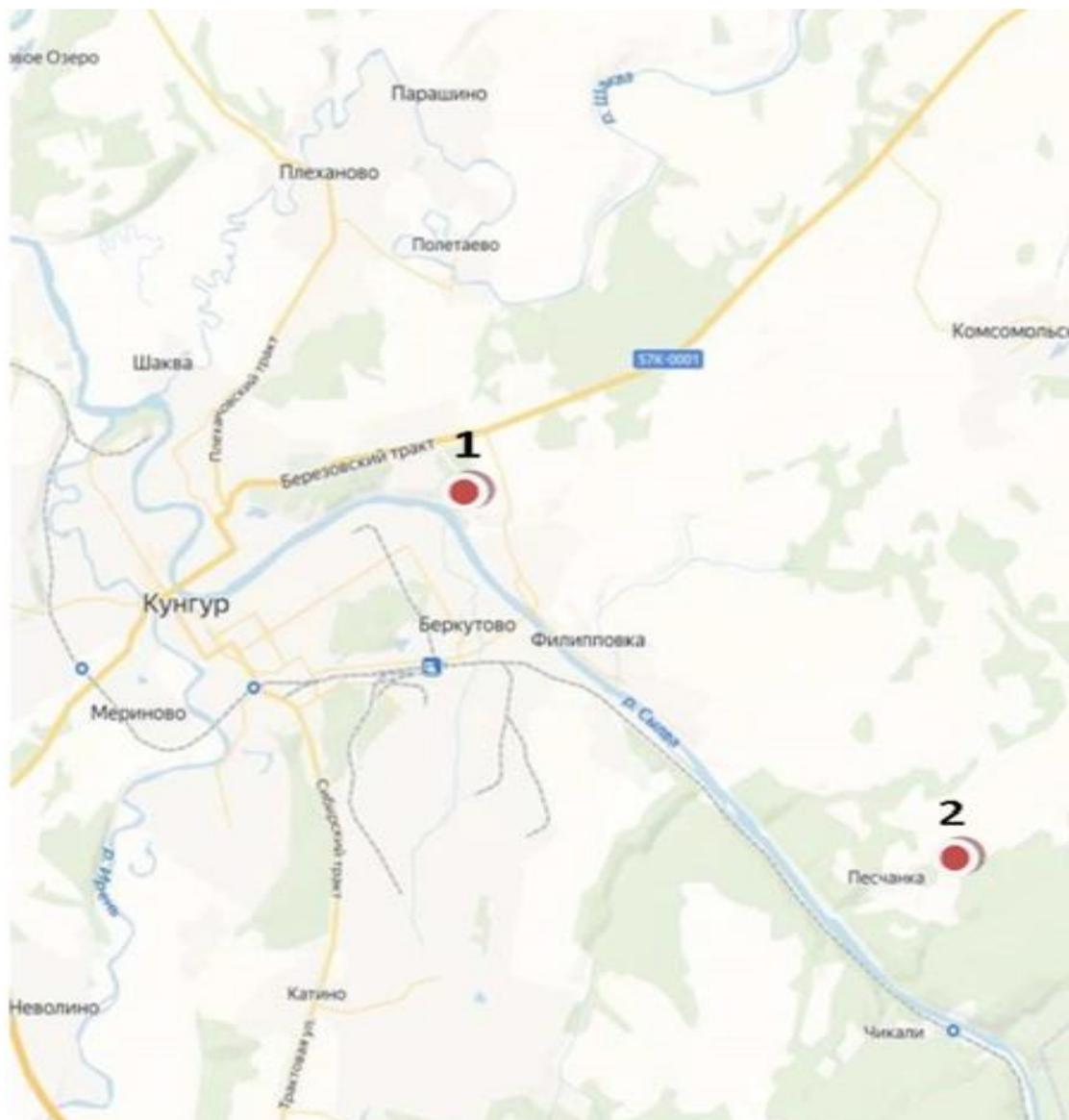


Рис. 1. Расположение участков исследования на территории Кунгурской лесостепи

Таким образом, общий список муравьёв Кунгурской лесостепи по нашим и литературным данным включает 30 видов из 8 родов 2 подсемейств.

Разнообразие сообществ. Виды муравьёв неравномерно распределены между изученными участками и учетными площадками (табл. 2). Число видов муравьёв, встреченных на одной площадке, колебалось от 2 до 11, обычно же составляя 4–5. Самыми бедными сообществами оказываются те, где доминируют рыжие лесные муравьи. Это неслучайно, поскольку рыжие лесные муравьи являются облигатными поведенческими доминантами, существенно влияя на другие виды муравьёв, зачастую подавляя их и снижая их численность (Резникова, 1983; Захаров, 2015). Наиболее богатыми видами оказываются луговые сообщества (табл. 2).

Различия между изученными площадками, полученные в результате преобразования матрицы дистанций методом многомерного шкалирования, представлены на рисунке 4. Хорошо видно два вектора изменений видового состава муравьёв на площадках, практически полностью совпадающие с первыми двумя измерениями (dimensions).



Рис. 2. Расположение учётных площадок на первом (а) и втором (б) участках исследований

Вдоль первой оси проявляются различия между площадками участков 1 и 2. Интересно отметить, что площадки 1.3 – 1.5, и площадки участка 2, которые и формируют первый вектор изменений, расположены на верхних, плоских участках склонов, где луговые сообщества чередуются с березовыми колками и широко представлены опушечные местообитания. Можно сказать, что первая ось отражает изменения видового разнообразия муравьиных сообществ на плакорях. Основные различия в этой группе участков связаны с наличием рыжих лесных муравьев. На площадках 2.2 и 2.3 присутствует *F. rufa*, облигатный доминант, и в целом эти площадки оказываются наиболее бедными видами. Площадка 2.4 также несколько обособляется от остальных, вследствие наличия *F. sanguinea* и повышенной численности *M. ruginodis*. Площадки 1.3 – 1.5 и 2.1, где нет рыжих лесных муравьев, оказываются более сходны между собой, несмотря на то, что на площадке 2.1 отмечено вдвое больше видов, чем на площадках участка 1 (табл. 2).

Вдоль второй оси проявляются различия между площадками, расположенными на склоне Ледяной горы (участок 1). Последовательность участков на рисунке 4 практически совпадает с их расположением на склоне. Площадка 1.1 расположена ниже всех, площадка 1.5 – вблизи вершины. Можно утверждать, что вторая ось отражает изменение видового состава сообществ муравьев в градиенте высоты. Это означает, что виды муравьев, входящие в эти сообщества, распределены в градиенте высоты неслучайно.

Особенности распределения видов. Как уже упоминалось выше, участок 1 представляет собой довольно крутой склон южной экспозиции, с заметным перепадом высот над уровнем моря. Большая часть склона представляет собой остепненный луг, верхнюю часть занимает сосняк. Обнаружено, что на этом участке виды муравьев неслучайно распространены по высоте и по растительным условиям. Для примера на рисунке 5 приведено распространение массовых видов муравьев. Так, ряд видов муравьев встречается преимущественно в нижней части склона (рис. 5а). Это *F. pratensis*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *T. caespitum*. Несколько выше, в средней части склона, предпочитает селиться *L. longiceps* (рис. 5б). Черный садовый муравей *L. niger*, наоборот, предпочитает верхнюю часть склона

Список видов муравьев Кунгурской лесостепи

Вид	Наши данные	Сейма, 1969	Гридина, 2003, 2006
п/сем. Myrmicinae			
<i>Myrmica rubra</i> L.	+	+	+
<i>M. ruginodis</i> Nyl.	+	+	+
<i>M. sulcinodis</i> Nyl.		+	+
<i>M. lobicornis</i> Nyl.		+	+
<i>M. schencki</i> Emery	+	+	+
<i>M. rugulosa</i> Nyl.	+	+	+
<i>M. scabrinodis</i> Nyl.		+	+
<i>Leptothorax acervorum</i> F.	+	+	+
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	+	+	+
<i>Formicoxenus nitidulus</i> Nyl.	+	+	+
п/сем. Formicinae			
<i>Camponotus herculeanus</i> L.		+	+
<i>C. saxatilis</i> Ruzs.		+	+
<i>C. vagus</i> Scop.		+	+
<i>Formica rufa</i> L.	+	+	+
<i>F. polycтена</i> Forst.		+	+
<i>F. pratensis</i> Retz.	+	+	+
<i>F. uralensis</i> Ruzs.			+
<i>F. fusca</i> L.	+	+	+
<i>F. gagatoides</i> Ruzs.			+
<i>F. cinerea</i> Mayr.		+	+
<i>F. cunicularia</i> Latr.	+	+	+
<i>F. rufibarbis</i> Fabr.	+	+	+
<i>F. exsecta</i> Nyl.	+	+	+
<i>F. pressilabris</i> Nyl.		+	+
<i>F. sanguinea</i> Latr.	+	+	+
<i>Lasius fuliginosus</i> Latr.			+
<i>L. niger</i> L.	+	+	+
<i>L. alienus</i> Forst.	+	+	+
<i>L. flavus</i> Fabr.	+	+	+
<i>L. longiceps</i> Seifert	+		
Всего	18	26	29

(рис. 5б). Наконец, *M. rubra* встречается только на части склона, предпочитая опушечные местообитания (рис. 5г). Можно предположить, что схожее распределение видов по высоте склонов будет обнаружено и на других участках Кунгурской лесостепи. Это хорошо согласуется с данными Ж. И. Резниковой (1983), показавшей, что разные виды муравьев предпочитают разные участки рельефа, и сообщества террас и склонов речных долин могут существенно отличаться от сообществ плакора.

ОБСУЖДЕНИЕ

Многовидовые сообщества муравьев не являются случайным набором видов, но всегда сложно организованы и характеризуются тесными межвидовыми взаимодействиями (Резникова, 1983; Сейма, 2008; Захаров, 2015 и др.). Вопросы организации многовидовых сообществ муравьев являются одним из основных направлений исследований в современной мирмекологии, однако внимание исследователей всегда привлекали поведенческие

Таблица 2

Встречаемость рабочих особей муравьёв (количество экз.) на изученных участках в окрестностях города Кунгур

Вид	Площадки									
	Участок 1						Участок 2			
	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	2.1	2.2	2.3	2.4
п/сем. Myrmicinae										
<i>Myrmica rubra</i>					12	1				
<i>M. ruginodis</i>							4	5	4	16
<i>M. schencki</i>	2			1	3		9			
<i>M. rugulosa</i>	2									
<i>Leptothorax acervorum</i>							4			2
<i>Tetramorium caespitum</i>	17	8				23				
<i>Formicoxenus nitidulus</i>							3			
п/сем. Formicinae										
<i>Formica rufa</i>								21	13	
<i>F. pratensis</i>	17						3			
<i>F. cunicularia</i>		1					2			
<i>F. rufibarbis</i>	31	1	3	2	1	6	5			
<i>F. fusca</i>				1			2	6		3
<i>F. exsecta</i>							19			
<i>F. sanguinea</i>	1									6
<i>Lasius niger</i>	4		12	18	19	11	20			10
<i>L. alienus</i>	12									
<i>L. longiceps</i>		61	29	7	18	8	9			5
<i>L. flavus</i>			7							
Всего экз.	86	71	51	29	53	49	80	32	17	42
Всего видов	8	4	4	5	5	5	11	3	2	6

механизмы, иерархическая организация сообществ (Резникова, 1983; Захаров, 2015). Влияние абиотических факторов изучалось лишь в самых общих чертах, чаще всего в связи с природной зональностью (Арнольди, 1968; Сейма, 2008 и др.). Очевидно, однако, что сообщество муравьёв образуют виды со сходными экологическими предпочтениями, и этот фактор может существенно влиять на видовой состав сообщества.

Распределение видов муравьёв по элементам мезорельефа обычно не привлекало внимания мирмекологов. Одной из немногих работ, затрагивающих эти вопросы, является монография Ж. И. Резниковой (1983). Однако для муравьёв, как и практически для всех насекомых, важны условия микроместообитания (Чернышев, 1996). При наличии выраженного мезорельефа абиотические условия могут существенно изменяться. Даже в пределах одного склона могут быть выражены значительные градиенты увлажнения и инсоляции, что может существенно влиять на муравьёв как непосредственно, так и опосредованно, через характер растительности.

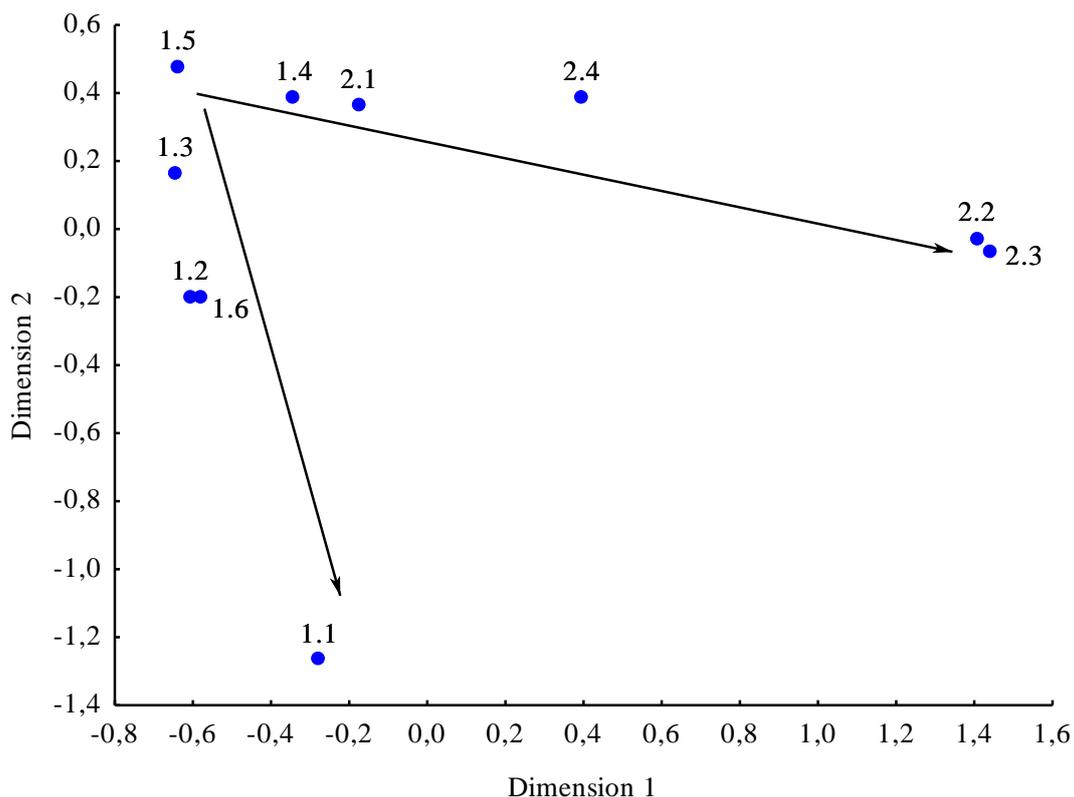


Рис. 4. Дифференциация изученных сообществ муравьев в пространстве первых двух измерений

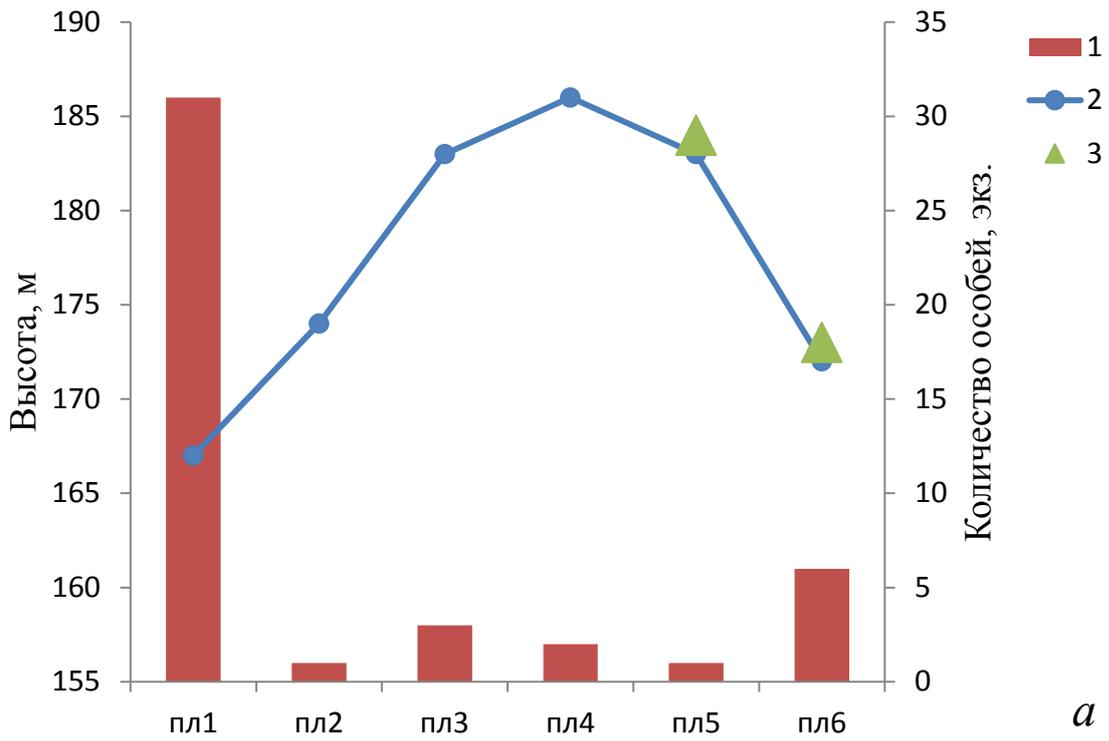
1.1 – 1.6 – площадки участка 1; 2.1 – 2.4 – площадки участка 2. Нумерация площадок соответствует таковой в таблице 2.

Обнаруженные нами особенности распространения видов муравьев на склоне Ледяной горы могут быть как раз связаны с такими градиентами абиотических условий. Весьма вероятно, что сходные закономерности будут выявлены и в других районах Кунгурской лесостепи. Дальнейшее изучение этого вопроса позволит лучше понять основные факторы, влияющие на биоразнообразие видов и сообществ муравьев Пермского края.

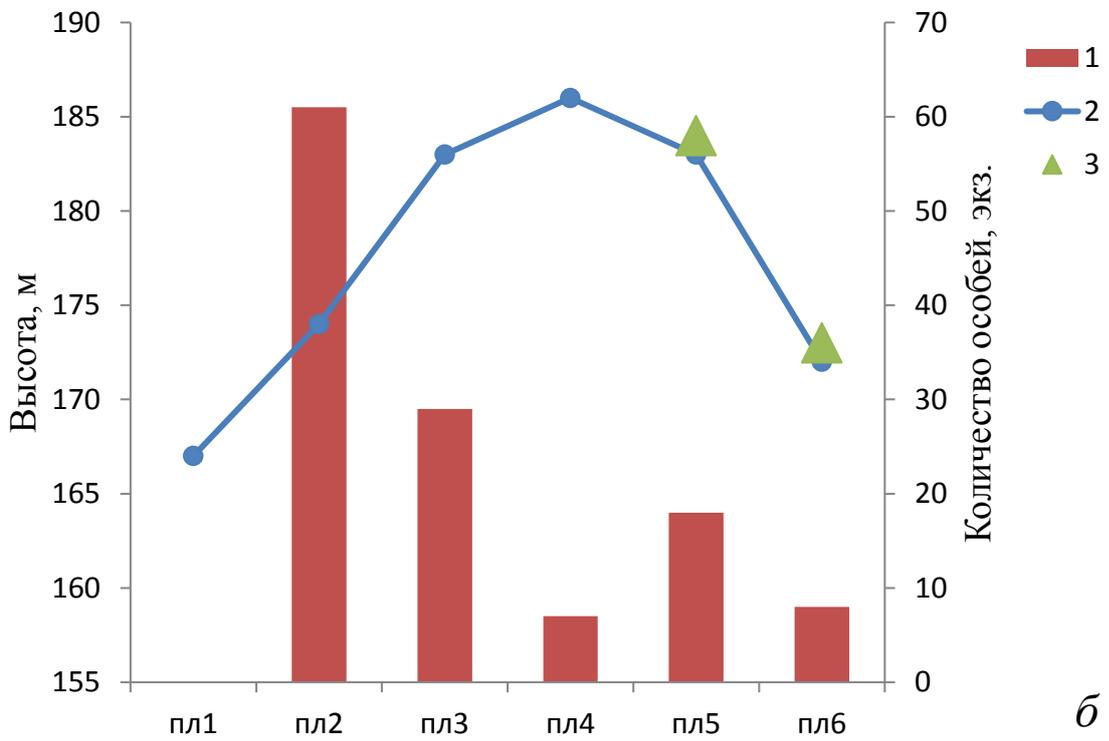
ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ходе нашего исследования было обнаружено 18 видов муравьев из 6 родов и 2 подсемейств. Один из которых – *Lasius longiceps*, является новым для фауны Пермского края. Таким образом, с учетом предыдущих исследований (Сейма, 1969; Гридина 2003, 2006), общее число видов Кунгурской лесостепи составляет 31 вид.

Виды муравьев распределены не равномерно в различных биотопах. Наибольшее видовое богатство муравьев представлено в луговых сообществах. Так же неравномерно представлены виды муравьев на различных высотах. Ряд видов встречается преимущественно в нижней части склона. Это *F. pratensis*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *T. caespitum*. Несколько выше, в средней части склона, предпочитает селиться *L. longiceps*. *L. niger* предпочитает верхнюю часть склона. *M. rubra* отдает явное предпочтение лесным местообитаниям, не встречаясь на открытых участках.



a



б

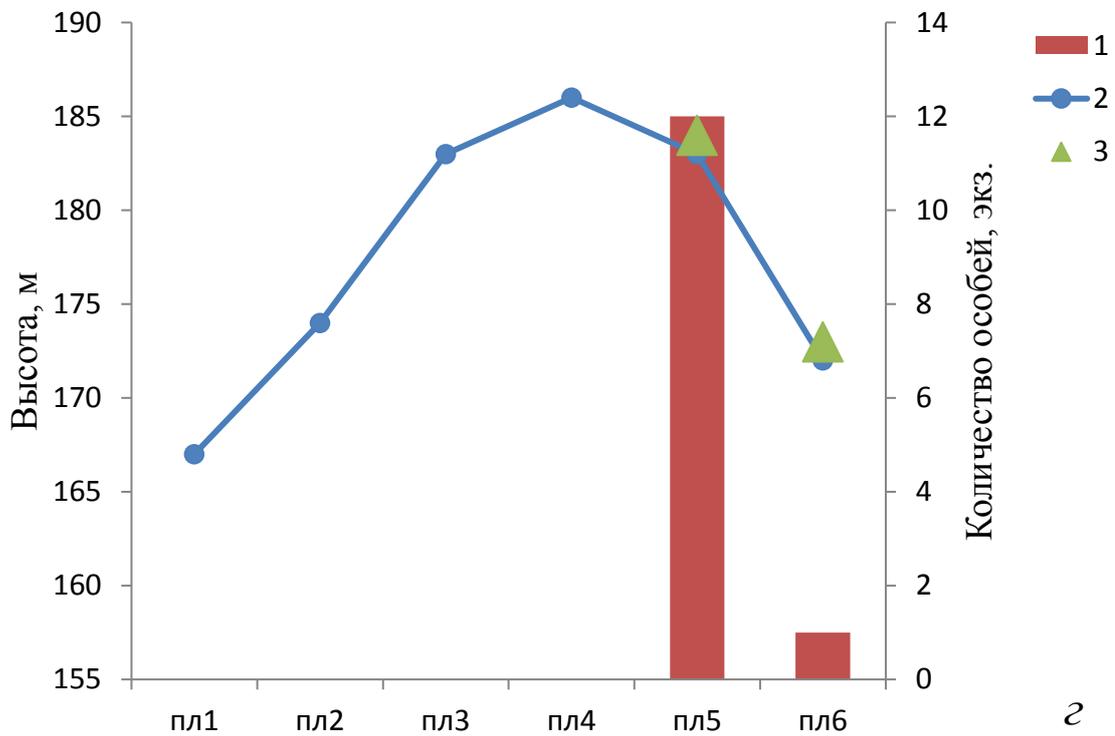
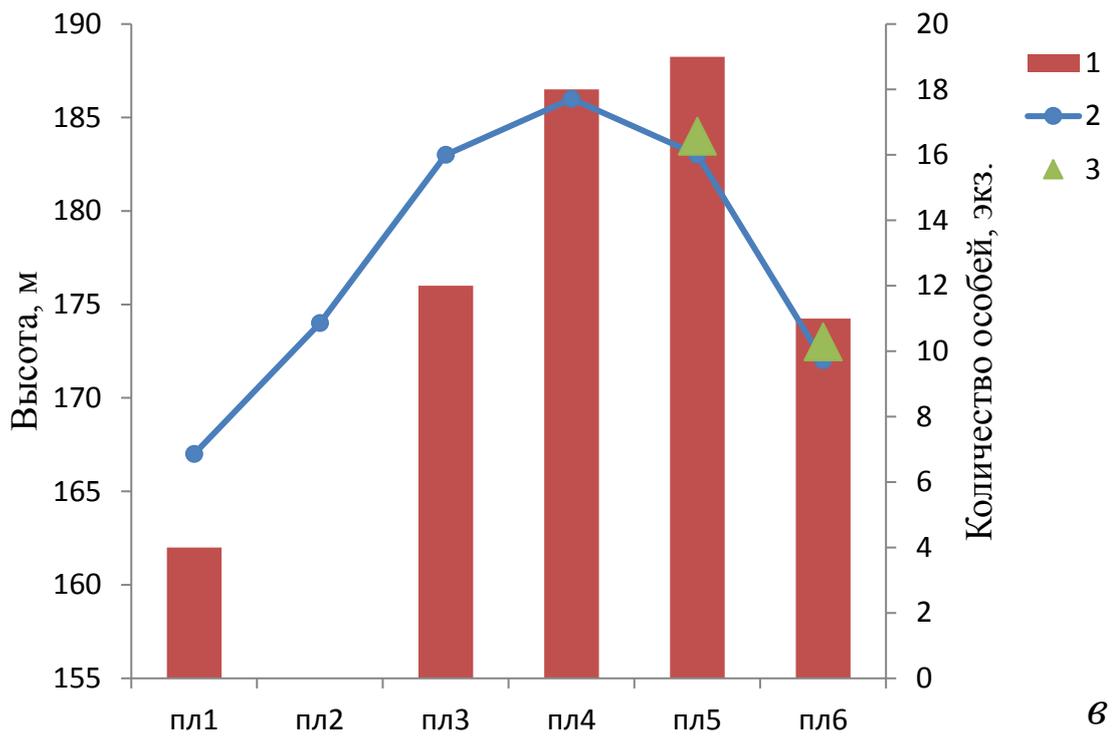


Рис. 5. Распределение некоторых видов муравьев по высоте склона
 1 – численность рабочих, 2 – профиль высоты, 3 – лесные местообитания; а – *Formica rufibarbis*,
 б – *Lasius longiceps*, в – *L. niger*, з – *Myrmica rubra*.

Благодарности. Авторы выражают благодарность доктору биологических наук, профессору С. Л. Есюнину за помощь в написании статьи.

Список литературы

- Арнольди К. В. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьёв Русской равнины // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 8. – С. 1155–1178.
- Арнольди К. В., Длусский Г. М. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – Муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. – 1978. – Т. 3, Ч. 1. – С. 519–556.
- Гридина Т. И. Обзор фауны муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) заказника «Предуралье» // Заказник «Предуралье». Вестник ПГУ. – Пермь, 2000. – С. 64.
- Гридина Т. И. Муравьи Урала и их географическое распределение // Успехи современной биологии. – 2003. – Т. 123, № 3. – С. 289–298.
- Гридина Т. И. Географический анализ фауны муравьёв Пермской области // Географический вестник. – 2006. – № 1. – С. 145–148.
- Захаров А. А., Длусский Г. М., Горюнов Д. Н., Гилёв А. В., Зрянин В. А., Федосеева Е. Б., Гороховская Е. А., Радченко А. Г. Мониторинг муравьёв Формика. – М.: КМК, 2013. – 99 с.
- Захаров А. А. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 404 с.
- Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии: (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. – 239 с.
- Камелин Р. В., Овёснов С. А. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1999. – 83 с.
- Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Географические работы. М.: Географгиз, 1951. – С. 214–262.
- Овёснов С. А. Конспект флоры Пермской области. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. – 252 с.
- Овёснов С. А. Кунгурская лесостепь: феномен или фантом? // Ботанические исследования на Урале: материалы регион. с междунар. участием науч. конф., посв. памяти П. Л. Горчаковского. Пермь, 2009. – С. 270–275.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М., Наука, 1982. – 287 с.
- Пospelova A. D. Муравьи Кунгурской лесостепи. Симбиоз-Россия 2020: сборник статей XII Всероссийского конгресса молодых учёных-биологов с международным участием (Пермь, 28–30 сентября 2020 г.) // Пермский государственный национальный исследовательский университет. Пермь, 2020. – С. 217–219.
- Пospelova A. D. Состав сообществ муравьёв Кунгурской лесостепи: предварительные данные. Муравьи и защита леса // Материалы XVI Всероссийского мирмекологического симпозиума (Москва, 27–31 августа 2022 г.). Москва, 2022. – С. 152–156.
- Радченко А. Г. Определительная таблица муравьёв рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) Центральной и Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. – 1994. – Т. 73 (7, 8). – С. 130–145.
- Резникова Ж. И. Межвидовые отношения муравьёв. – Новосибирск: Наука, 1983. – 207 с.
- Русский М. Д. Муравьи России. Т. 1 // Труды Казанского общества естествоиспытателей. – 1905. – Т. 38, № 5–7. – С. 3–798.
- Сейма Ф. А. Муравьи центральной и южной части Пермской области // Ученые записки Пермского педагогического института. – Пермь, 1969. – С. 117–132.
- Сейма Ф. А. Структура населения муравьёв тайги. – Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 2008. – 166 с.
- Чернышев В. Б. Экология насекомых. – М.: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
- Ogata K. Measuring biodiversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) // 20 International Congress of Entomology, Firenze, Aug. 25-31, 1996. – Proc. Firenze, 1996. – P. 96.
- Seifert V. A revision of the European species of the ant subgenus *Chthonolasius* // Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden. – 1988. – Vol. 51, N 8. – P. 143–180.

Pospelova A. D., Gilev A. V. Fauna and ecology of ants (Hymenoptera, Formicidae) in the surroundings of Kungur forest-steppe // *Ekosistemy*. 2022. Iss. 31. P. 132–142.

The distribution of ant species over mesorelief elements and the influence of abiotic factors on ant communities have been little studied and usually did not attract the attention of myrmecologists. Such studies were practically not carried out for the Kungur forest-steppe. However, the Kungur forest-steppe is a unique formation inhabited by rare and relict species. For this reason, the purpose of the research was to study the fauna and ecology of ants in the Kungur forest-steppe. The material was collected in 2019 in the vicinity of Kungur, at two sites: historical and natural complex "Ice Mountain and Kungur Ice Cave" (section 1) and in the vicinity of the village of Peschanka (section 2). Ants were collected using the Ogata method in all the phytocenoses represented at the site. During the research, 18 species of ants from 6 genera of 2 subfamilies, taking into account the new species – *Lasius longiceps*, were found in two sections of the Kungur forest-steppe. Ant species were not evenly distributed among the study sections and survey sites. The poorest communities are those dominated by ants of the *Formica* subgenus (*Formica* s. str.). Meadow communities are the most abundant in species. Ant species are not randomly distributed by elevation and by vegetation zones. A number of ant species are found predominantly in the lower part of the slope. These are *Formica pratensis*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *Tetramorium caespitum*. In the middle part of the slope, *L. longiceps* prefers to settle. *L. niger*, on the contrary, prefers the upper part of the slope. *M. rubra* has a clear preference for forest habitats, not occurring in open areas.

Key words: ants, multispecies communities, Middle Ural, Perm region, Kungur forest-steppe.

Поступила в редакцию 01.10.22

Принята к печати 18.10.22

УДК 582.59:581.162.3 (477.75)

Некоторые антропоэкологические особенности орхидеи *Neotinea tridentata* в Крыму: пространственное размещение, параметры и цветовая гамма соцветий

Курамова В. В., Иванов С. П., Свольинский А. Д.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
viktoriya.bekirova@ya.ru; spi2006@list.ru; svolinskiy@gmail.com

Приводятся сведения о характере распространения *Neotinea tridentata* на Крымском полуострове в целом, пространственном размещении в отдельных местообитаниях, строении и структуре соцветий, разнообразии окраски цветков, а также о некоторых других антропоэкологических особенностях, обеспечивающих необходимый уровень опыления и, соответственно, воспроизводство данного вида. Отмечается приуроченность вида к лугово-степным сообществам и избегание типично степных. Показана неравномерность распределения *Neotinea tridentata*, как по территории Крыма, так и в отдельных местообитаниях. Мозаичное распространение вида в локальных местообитаниях приобретает характер крайней неравномерности – от плотных скоплений, в которых расстояние между цветущими особями измеряется 1–3 см, до разреженных, с расстоянием между особями в несколько десятков метров. Размещение особей в пределах отдельных местообитаний сильно отклоняется от нормального, представляя собой другой вид распределения – распределение «разломанного стержня» МакАртура. Численность и плотность особей в отдельных ценопопуляциях, как и параметры соцветий, сильно варьирует по годам. Представлены сведения о высоте и ширине соцветий, вариативности и соотношении величин этих параметров, высоте цветоносов и количестве цветков в соцветиях. Представлены данные о последовательном изменении формы соцветия в период цветения и разнообразии соцветий в отношении плотности цветков. Показано, что увеличение плотности цветков на одной из сторон рыхлых соцветий может достигаться за счет нарушения радиальной симметрии в расположении цветков относительно вертикальной оси соцветия. Цветовая гамма цветков варьирует в широких пределах. Доминируют соцветия светло-фиолетово-розоватых оттенков. Реже встречаются темные фиолетово-розоватые формы и светлые – почти белые, кремовые или желтоватые. В некоторых случаях отмечено изменение насыщенности окраски цветков в процессе цветения соцветия.

Ключевые слова: орхидные, *Neotinea tridentata*, распространение вида, пространственное размещение особей, форма и структура соцветий, цветовая гамма цветков, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

Неотиния трехзубчатая – *Neotinea tridentata* (Scop.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase относится к одной из распространенных орхидей Крыма. В составе лугово-степной растительности она произрастает повсеместно в Горном и Предгорном Крыму, на части Южного берега Крыма (ЮБК), отмечена в Степной зоне (Каралларская и Осовинская степи на Керченском полуострове). Распространена локально в виде отдельных ценопопуляций, чаще состоящих из небольшого числа генеративных особей, но в некоторых местообитаниях образует скопления до 1000 генеративных особей (Красная книга..., 2015). Внесена в Красный список МСОП как вид, находящихся под угрозой исчезновения, в Красную книгу Российской Федерации (2008) со статусом «редкий вид», в Красную книгу Республики Крым (2015) с таким же статусом и в Красную книгу города Севастополя (2018) со статусом «сокращающиеся в численности».

Ареал вида охватывает юг и центр Европы, северную Африку, Малую Азию, Кавказ и Закавказье. Несмотря на широкое распространение и относительную многочисленность, о биологических особенностях этого вида известно немного. В частности, данные по антропоэкологии вида ограничиваются сведениями о безнектарности цветков, опылителях и предположениями в отношении способа их привлечения (Müller, 1878; Voth, 1999a, 1992c; Salkowski, 2000; Berger, 2004, 2006a; Cozzolino et al., 2005; Claessens & Kleynen, 2011). Некоторые особенности биологии и экологии *Neotinea tridentata* в Крыму приводятся в

работах В. Назарова (1995) и С. Иванова с соавторами (Иванов и др. 2008, 2009а, 2009б), а также в монографиях (Kreutz et al., 2018; Фатерыга и др., 2019).

Цель работы – изучить особенности анэкологии орхидеи *N. tridentata* в Крыму, отражающие пространственное размещение вида в целом по Крыму и в пределах отдельных местообитаний, получить качественные и количественные характеристики пространственного распределения особей в пределах отдельных локалитетов, выявить особенности строения и структуры соцветий на разных стадиях цветения, оценить цветовую гамму цветков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве материала для изучения характера распространения *N. tridentata* в Крыму использованы данные, полученные в ходе экскурсий и экспедиционных выездов по Крыму, а также изучения литературных источников (Красная книга Республики Крым, 2015; Красная книга города Севастополя, 2018; Kreutz et al., 2018; Фатерыга и др., 2019).

Сбор материала по изучению характера пространственного распределения *N. tridentata* в локальных местообитаниях, а также по выявлению количественных и качественных характеристик соцветий и другим вопросам анэкологии проводили, начиная с 2000 года, в Предгорной зоне Крыма: в урочищах Бакла (рис. 1а), Аян (рис. 1б) и Мендер Крут-Ай (рис. 2а).

Выявление общего характера распределения генеративных особей в пространстве (тип дисперсии) проводили по Одуму (1975, стр. 265–267) в интерпретации Дайса (Dice, 1952). Количественную оценку степени сгруппированности особей осуществляли с использованием метрического классификатора, известного как «метод ближайшего соседа» (Харитонов, 2005), выявляя показатели, предложенные Кларком и Эвансом (Clark, Evans 1954), при этом сбор данных проводили по оригинальной методике. Наблюдатель приближался к группе цветущих особей и начинал измерять расстояние от первой попавшейся на его пути крайней особи до ближайшей в этой группе второй особи. Следующее измерение проводили от второй особи опять до ближайшей, разумеется, исключая предыдущую. Далее следовало измерение от третьей особи до ближайшей, исключая все предыдущие, и так далее. Измерения заканчивали, когда все особи группы были охарактеризованы на предмет оценки расстояния до ближайшей цветущей особи. Таким образом, сбор данных имитировал полет идеального опылителя, посещающего все соцветия в группе и выбирающего ближайшее соцветие каждый раз при очередном перелете от одного соцветия к другому. Нельзя не отметить, что, осуществляя такой «полет шмеля», наблюдатель имитировал идеальную ситуацию – неутомимость опылителя, его максимальную мотивированность на сбор провизии и достаточную наполненность цветков нектаром. В реальных условиях такая ситуация бывает крайне редко, но, на наш взгляд, такой метод сбора информации позволяет наиболее адекватно интерпретировать полученные данные, как в отношении стратегии растений по привлечению опылителей, так и стратегии опылителей в ходе сбора провизии.

Сбор дополнительных данных по выявлению пространственной структуры субпопуляций *N. tridentata* в отдельных местообитаниях проводили также на основе закладки трансект или картирования расположения цветущих особей.

Линейные параметры соцветий выявляли в полевых условиях, измеряя высоту и ширину соцветий линейкой. В условиях дефицита времени сбор материала проводили, фотографируя соцветия с приставленной к ним линейкой. Изменение формы соцветий по ходу их цветения, отклонения от симметрии в расположении цветков относительно оси соцветия и другие особенности антоаксиса фиксировали с помощью фотокамеры Canon EOS Rebel T2i с объективами Canon Zoom Lens EF-S 18-55 mm и Tamron SP Di AF 90 mm Macro 1:1.

Цветовую гамму цветков в соцветиях оценивали по Таблице HTML-цветов (<https://vmirekraski.ru/prochee/tsveta-html>).



Рис. 1. Местообитания *Neotinea tridentata* в Предгорьях Крыма
Остепенённые склоны массива Бакла (*a*) и склоны нижнего плато Чатыр-Дага в урочище Аян (*b*) –
типичные варианты лугово-степной растительности в Крымских предгорьях.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Пространственная структура популяции и отдельных ценопопуляций *Neotinea tridentata* в Крыму. На территории Крыма *N. tridentata* отмечена в 120-ти отдельных местообитаниях (Фатерыга и др., 2019). Распространение вида на Южном берегу Крыма ограничено – вид не отмечен на значительном протяжении Крымского Южного берега от Алушты до Судака, которое отличается относительной сухостью климата. Его



Рис. 2. Цветение *Neotinea tridentata* в урочище Мендер Крут-Ай
Две группы цветущих растений (*a*, *b*) и растение, цветущее одиночно (*c*); *a* – 14.05.21, *b* – 21.05.22,
c – 23.05.21.

распространение в предгорьях Крыма, так же, видимо, определяется в основном режимом влагообеспечения – *N. tridentata* входит в состав исключительно лугово-степных фитоценозов, избегая типично степных склонов (рис. 1, 2). Видимо, по этой же причине вид отсутствует в степной зоне Крыма. Исключение составляет единственное местообитание на Керченском полуострове, где вид встречается в небольшом числе локально на спускающихся к Азовскому морю северных прибрежных склонах Керченского мелкогогорья к западу от села Осовины и в районе Генеральских пляжей (Караларская и Осовинская степи).

В отдельных местообитаниях *N. tridentata* также встречается в виде локальных группировок, число особей в которых может насчитывать от нескольких единиц до нескольких десятков, сотен и более цветущих особей. Наши многолетние наблюдения за изменением численности цветущих особей в отдельных локалитетах в Крыму показали, что количество и плотность особей в отдельных местообитаниях может существенно отличаться по годам, увеличиваясь в разы или снижаясь до единичных особей. В отдельные особенно засушливые сезоны, как например сезоны 2019 и 2020 годов в урочище Аян, нами было отмечены либо единичные, либо полное отсутствие цветущих особей *N. tridentata*.

Пространственное распределение цветущих особей *N. tridentata* наиболее полно исследовано нами в урочище Мендер Крут-Ай. Здесь на северо-западном склоне горы, давшей название урочищу, нами обнаружена ценопопуляция *N. tridentata*, включающая более сотни цветущих особей. Наибольшее скопление особей было обнаружено на участке целинного луга, протянувшегося полосой длиной около 100 и шириной 15–25 м, расположенного между полем (многолетняя залежь) и кустарниковыми зарослями. В юго-западном направлении этот участок лугово-степной растительности продолжался на расстояние еще 150 м, расширяясь местами до ширины 45 м. В этой части участка цветущие особи орхидеи встречались либо отдельными группами по 2–7 особей, либо одиночно (рис. 2).

В целом на территории, занятой данной ценопопуляцией *N. tridentata*, нами выделено три типа размещения цветущих особей: единичные особи на расстоянии 1–5 м друг от друга, единичные тесные группы по 2–7 особей на расстоянии 5–10 м друг от друга (и 1–7 см между особями в группе), а также большое скопление единичных особей в количестве более 400, расстояние между которыми варьировало от 5 до 230 см (рис. 3 и 4).

Характер распределения генеративных особей в пределах описанного скопления отражает рисунок 3.

Гистограмма распределения цветущих особей *N. tridentata* по расстоянию до ближайшего соседа на участке наибольшего скопления показывает, что более половины особей (51) находятся в среднем на расстоянии 32 см друг от друга. Одна четверть особей (19) – в среднем на расстоянии 86 см и только 1/10 особей – на расстоянии от 140 до 240 см. Среднее расстояние в скоплении – 57 см. Характер распределения особей по классам свидетельствует о том, что данное распределение не соответствует параметрам нормального. Уменьшение числа классов до 6 и сужение классового интервала до 40 см приводит это распределение к виду типичного распределения «разломанного стержня» МакАртура (MacArthur, 1957) (рис. 4a).

Неравномерность пространственного размещения цветущих особей *N. tridentata* ярко демонстрирует и рисунок 4b, из данных которого следует, что на отдельных 10-ти метровых отрезках вдоль трансекты, их число колеблется от 1 до 86.

Строение и структура соцветий, цветовая гамма цветков. Основные метрические показатели соцветий в двух ценопопуляциях Крыма (урочища Аян и Мендер Крут-Ай) в разные годы представлены в таблице 1. Из данных таблицы следует, что в одной и той же ценопопуляции показатели разных лет могут существенно отличаться. В 2014 году по сравнению с 2010 в ценопопуляции в урочище Аян все показатели численно превосходили показатели 2010 года и были сравнимы с показателями субпопуляции Мендер Крут-Ай 2022 года, за исключением высоты цветоноса.

Форма соцветия *N. tridentata* зависит от стадии цветения и количества цветков. На стадии зацветания первых цветков соцветие имеет четко выраженную пирамидальную форму (рис.

2a, 5a, 5b), независимо от общего количества цветков в соцветии (большая часть которых в обоих случаях пока находится в состоянии бутонов). В дальнейшем соцветие с небольшим числом цветков (не более 15–17) последовательно приобретает куполообразную форму (5f, 7d) и форму нечетко выраженного невысокого цилиндра, у которого высота может быть равна или даже быть меньше диаметра (рис. 5i, 7h).

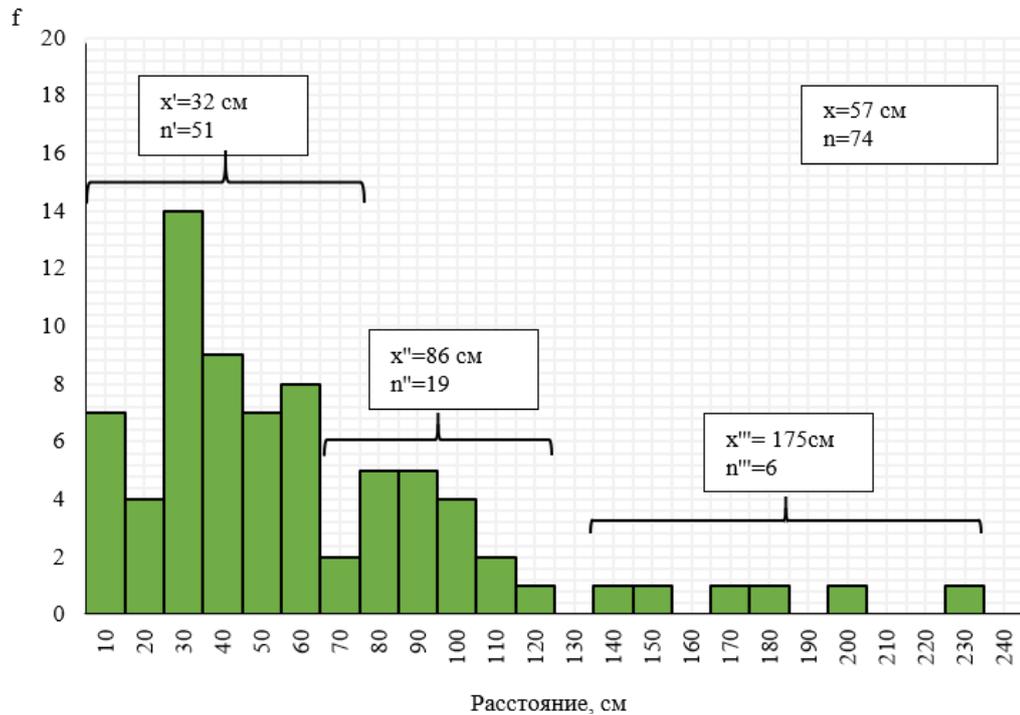


Рис 3. Гистограмма распределения цветущих особей *Neotinea tridentata* по расстоянию до ближайшего соседа на участке наибольшего их скопления (Мендер Крут-Ай, 2021 г.) Классовый интервал 10 см. Средние величины расстояния подсчитаны отдельно для трех групп особей, находящихся друг от друга на расстоянии до 70 см, от 60 до 120 см и от 120 до 230 см.

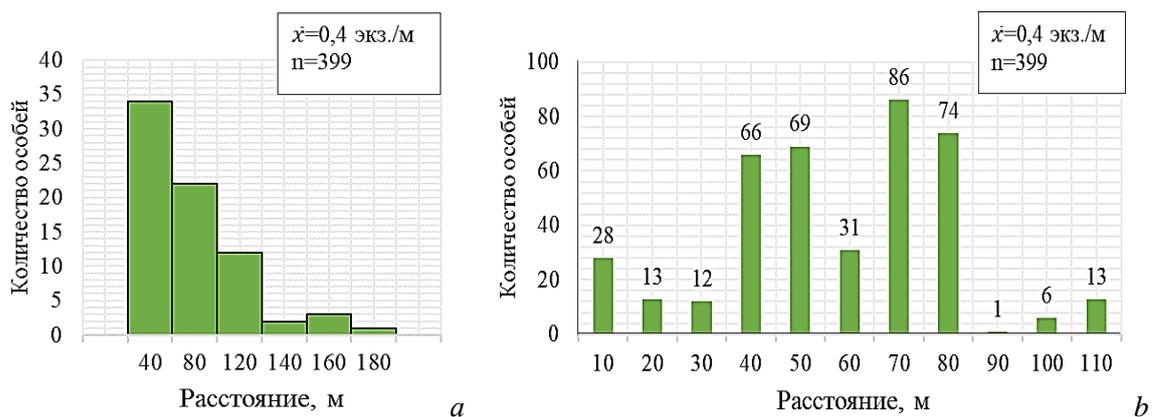


Рис. 4. Характер размещения цветущих особей *Neotinea tridentata* в скоплении (Мендер Крут-Ай, 2021 г.)

a – гистограмма распределения цветущих особей по расстоянию до ближайшего соседа, классовый интервал 40 см; b – распределение особей вдоль линейной трансекты длиной 110 м.

Таблица 1

Параметры генеративных побегов *Neotinea tridentata* в двух субпопуляциях
Предгорного Крыма

Пункт, год	N	Параметры цветочного побега и соцветия, $\bar{x} \pm \sigma$				
		Высота цветущего растения, см	Число цветков в соцветии	Высота соцветия, мм (h)	Диаметр соцветия, мм (d)	Соотношение h/d
Аян, 2010	25	135,3 ± 20,9	19,0 ± 6,3	23,9 ± 4,7	23,8 ± 4,5	0,89
Аян, 2014	25	-	28,0 ± 7,4	31,4 ± 7,5	26,8 ± 4,2	1,17
Мендер Крут-Ай, 2021	30	155,7 ± 37,6	19 ± 6,4	38,2 ± 10,5	24,8 ± 5,1	1,54
Мендер Крут-Ай, 2022	27	160,1 ± 30,3	27,3 ± 7,4	30,7 ± 9,2	26,7 ± 2,8	1,15

Примечание к таблице. N – число исследованных соцветий; $\bar{x} \pm \sigma$ – среднее значение и стандартное отклонение.

При большем числе цветков вначале также наблюдается пирамидальная (2a) и куполообразная форма, но последняя далее переходит в форму цилиндра с куполом (5c и 7a). Эта форма сохраняется, пока не расцветут все цветки, когда соцветие приобретает форму высокого цилиндра, высота которого определяется числом цветков (2b).

Нами отмечены различия соцветий по плотности размещения цветков в соцветии. В наиболее плотных соцветиях цветки максимально прижаты друг к другу, при этом, между цветками иногда нет даже небольшого свободного пространства (рис. 5 b, g; 7 a, d). Из-за этого некоторые цветки вынуждено меняют положение на наклонное (рис. 5 b и др.).

Иногда максимальная плотность цветков может достигаться и за счет нарушения радиальной симметрии цветков – смещением цветков в одну сторону (рис. 5 h, j, k, l).

Более детальный разбор особенностей антоаксиса *N. tridentata* будет представлен в следующей публикации.

Каждый цветок в соцветии цветет в течение 12–15 дней, после чего начинается процесс его увядания, а затем и высыхания (рис. 6 a, b, c).

Поскольку зацветание цветков в соцветии происходит не одновременно, а последовательно (начиная с нижних цветков), то и отцветание их происходит не одновременно. После нескольких дней нахождения соцветия в состоянии цветения всех цветков у нижних цветков начинают появляться первые признаки увядания (рис. 6a).

Процесс увядания цветка начинается раньше указанного выше срока, если произойдет его опыление. Уже через 1–2 дня после опыления начинается увядание цветка, и на 4–5 день цветок засыхает. В этом случае первые отцветшие цветки могут появиться в середине полностью цветущего соцветия (рис. 6b).

Плоды по мере созревания изменяют положение по отношению к оси соцветия, прижимаясь к оси и сближаясь друг с другом (рис. 6d и e в сравнении). Неопыленные цветки не меняют своего положения относительно оси соцветия (рис. 6f).

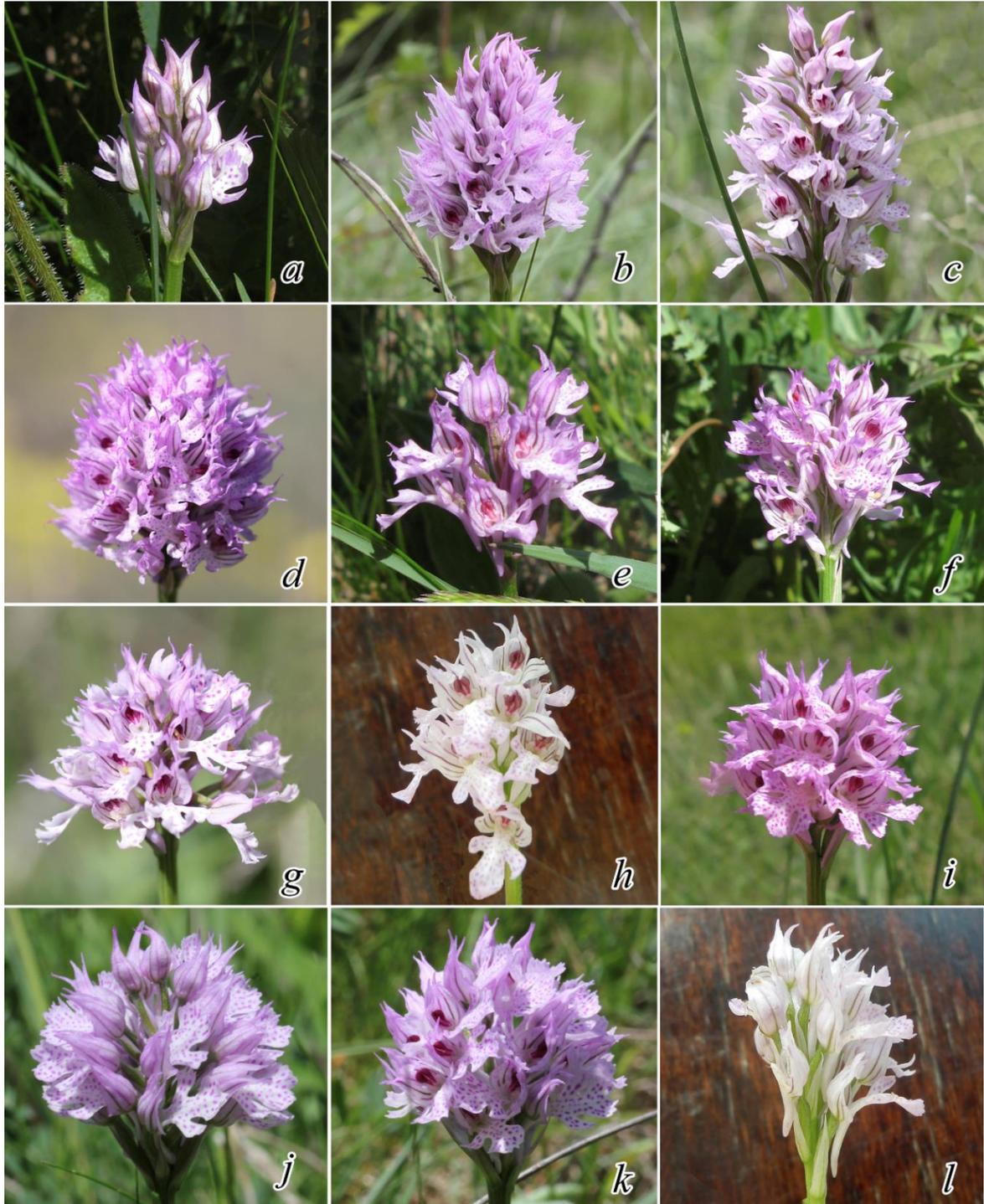


Рис. 5. Форма соцветий *Neotinea tridentata*

Стадии цветения: начало цветения (a); цветение половины цветков (b); цветение двух третей цветков (c); стадия полного цветения плотного (d) и рыхлого (g) соцветий с большим числом цветков; стадия полного цветения плотных (e и i) и рыхлого (f) соцветий с небольшим числом цветков. Нарушение радиальной симметрии в расположении цветков и достижение за этот счет большей их плотности: шаровидное соцветие с одной (j) и другой (k) стороны; удлиненное соцветие с двух сторон (h и l).



Рис. 6. Плодоношение орхидеи *Neotinea tridentata*

Цветущие соцветия на стадии отцветания первых (a), большинства (b) и всех (c) цветков; вид соцветий в период созревания плодов (d–f).

Цветовая гамма окраски цветков *N. tridentata* в изученных локалитетах изменялась в широком диапазоне (рис. 7). Большинство соцветий имели цветки светло-фиолетовых оттенков. Более темные фиолетово-розоватые формы встречались редко. Также редки отклонения в светлую сторону, а очень светлые или почти белые формы встречались единично и не во всех местообитаниях. Наиболее редки кремовые или светло-желтые формы. В некоторых случаях отмечено изменение тона окраски цветков в процессе цветения соцветия (рис. 7a). На рисунке 7 представлены фото соцветий, сделанные в разное время суток. Фото a, b, c, d, e, h сделаны в интервале 11–13 часов дня, фото f, g – в интервале 15–16 часов. Во второй половине дня в связи с уменьшением высоты стояния солнца над горизонтом



Рис. 7. Цветовая гамма окраски цветков *Neotinea tridentata*

Цветки разной окраски в пределах одного соцветия (а): нижние цветки потеряли насыщенность окраски за время цветения (оттенок цвета цветков, сохранивших насыщенность – #cf74d6 по Таблице HTML-цветов). Цветовые формы соцветий: b – светло-розовато-фиолетовая (#c23bca); c – бело-фиолетовая (#f7e3ff); d – светло-фиолетовая (#e4a5f0); e – розовато-фиолетовая (#c380c4); f – светло-желтая (#fcf6dd); g – кремовая (#f4dbd6); h – розовато-кремовая (#e98bc0).

происходит сдвиг спектра солнечного света к более низким частотам (усиление желтоватых, а затем и красноватых оттенков). Фотографии, представленные на рисунке 7, не подвергались корректировке цветового баланса и, таким образом, представляют соцветия такими, какими их могут видеть пчелы в соответствующее время суток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неотиния трехзубчатая (*N. tridentata*) относится к одной из наиболее распространенных и относительно многочисленных в Крыму видов орхидей. В то же время практически полное ее отсутствие в Степной зоне и большей части Южного берега Крыма свидетельствует о наличии некоторых неприемлемых условий для существования этого вида в некоторых районах. Но и на оставшейся, достаточно обширной территории обитания *N. tridentata* в Крыму, встречается крайне неравномерно. При этом очевидная приуроченность *N. tridentata* к лугово-степным вариантам растительности явно не достаточна для объяснения мозаичности распространения этой орхидеи в пределах, например, Предгорной зоны Крыма. Об особой требовательности к условиям обитания, узкой стенотопности вида говорит и своеобразная картина размещения особей в пределах отдельных местообитаний, которая соответствует особому типу распределения – распределению «разломанного стержня» МакАртура. Для выявления причин своеобразия пространственного размещения *N. tridentata* в Крыму необходимы дальнейшие исследования.

Численность и плотность особей *N. tridentata* в отдельных ценопопуляциях, как и параметры соцветий, сильно колеблются по годам, что, видимо, является реакцией растений на ухудшение или улучшение условий обитания в отдельные сезоны.

Размеры, форма и плотность цветков в соцветии также существенно варьируют. Полученные нами данные о последовательном изменении формы соцветия в период цветения, разнообразии соцветий в отношении количества и плотности цветков, а также широком спектре их окраски, требуют тщательного анализа в плане выявления значения этого разнообразия для привлечения опылителей и выявления механизма их аттракции. Этим вопросам будет посвящена следующая наша публикация.

Список литературы

- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2009а. – Т. 22 (61), № 1. – С. 24–34.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Фатерыга В. В. Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2009б. – Вып. 98. – С. 22–26.
- Красная книга города Севастополя. – Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. – Калининград: Севастополь: ИД «РОСТ-ДООАФК», 2018. – 432 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Отв. ред. д.б.н., проф. А. В. Ена и к.б.н. А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова [Отв. ред. Л. В. Бордунов, В. С. Новиков]. – М.: Товарищество научных изданий, 2008. – 855 с.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дис. ... кад. биол. наук: 03.00.05 Ботаника. – Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова, 1995. – 26 с.
- Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свиринов С. А. Орхидеи Крымского полуострова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 224 с.
- Харитонов С. П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии // Вестник Нижегородского университета. Серия биология. – 2005. – № 1. – С. 213–221.
- Berger L. Observations sur le comportement de quelques pollinisateurs d'orchidees // L'Orchidophile. – 2004. – Vol. 35, N 1. – P. 19–35.
- Berger L. Quelques notions de base sur la pollinisation orchidees // L'Orchidophile. – 2006. – Vol. 37, N 3. – P. 183–202.
- Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid. Form and function. – Voerendaal; Stein, 2011. – 439 p.
- Clark P. J., Evans F. C. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations // Ecology. – 1954. – Vol. 35, N 4. – P. 445–453.

Cozzolino S., Schiestl F. P., Muller A., De Castro O., Nardella A. M., Widmer A. Evidence for pollinator sharing in Mediterranean: absence of pre-mating barriers? // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 2005. – Vol. 272. – P. 1271–1278.

Dice L. R. Measure of spacing between individuals within a population // Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology, University of Michigan. – 1952. – Vol. 55. – P. 3-6.

Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Ivanov S. P. Orchids of the Crimea (description, pattern of life, distribution, threats, conservation and iconography). – Steenwijk: Kreutz Publishers, 2018. – 576 p.

MacArthur R. H. On the relative abundance of bird species // Proc. Nat. Acad. Sci. USA – 1957. – Vol. 45, N 3. – P. 293–295.

Müller H. Weitere Beobachtungen Über Befruchtung der Blumen durch Insekten // Verhandlungen des Naturhistorischen Vereines der Preussischen Rheinlande und Westphalens. – 1878. – Vol. 35. – P. 272–291.

Salkowski H.-E. Die Erdhummel (*Bombus terrestris*) als Besucher und Bestauber von Orchideenblüten. Beobachtungen an drei Beispielen // Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen. – 2000. – Vol. 17, N. 2. – P. 140–141.

Voth W. Bestäubungs biologische Beobachtungen an *Orchis tridentata* Scop. – Orchidea. – 1992. – 43 (6). – P. 280–283.

Voth W. Lebensgeschichte und Bestauber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich // Stapfia. – 1999. – Vol. 65. – P. 1–257.

Kuramova V. V., Ivanov S. P., Svolynsky A. D. Some antecological features of the orchid *Neotinea tridentata* in the Crimea: spatial distribution, parameters and colors of inflorescences // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 143–154.

The article gives information on the distribution pattern of *Neotinea tridentata* in the Crimean Peninsula and its spatial distribution in some habitats, the structure of the inflorescence, the variety of flower colors, as well as some other antecological features that ensure the necessary level of pollination, and, consequently, the reproduction of the species. The species area coincides with meadow communities and avoids steppe ones. The uneven distribution of *Neotinea tridentata* is revealed both in the territory of Crimea and in certain habitats. The mosaic distribution of the species in local habitats is extremely irregular, ranging from dense aggregations in which the distance between flowering individuals is 1–3 cm, to sparse ones with a distance of several tens of meters between individuals. The distribution of individuals within some habitats deviates strongly from the normal one, presenting MacArthur's "broken stick" distribution. The number and density of individuals in separate coenopopulations and the inflorescence parameters vary significantly from year to year. The information is presented on inflorescence length and width, the variability and ratio of these parameters, pedicel height, and the number of flowers in the inflorescence. The article provides data on the consecutive change in the shape of inflorescence during the flowering period and, moreover, on the variety of inflorescences regarding the density of flowers. It is shown that an increase in flower density on one side of an inflorescence can be achieved by breaking the radial symmetry in the arrangement of the flowers about the vertical axis of the inflorescence. The color range of the flowers varies widely. Inflorescences of light violet-pinkish shades dominate. Darker violet-pinkish forms and lighter forms (almost white, cream or yellowish) are less common. In some cases, a change in the color saturation of flowers during flowering process is registered.

Key words: orchids, *Neotinea tridentata*, spatial distribution, form and structure of inflorescences, color range of flowers, Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 10.10.22

Принята к печати 21.11.22

УДК 577.29:573.6:57.021

Инновационный олигонуклеотидный инсектицид Хрит-11 показывает высокую эффективность и избирательность действия на *Macrosiphoniella sanborni* Gillette

Пузанова Е. В.¹, Оберемок В. В.^{1, 2}

¹ Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
liza.puzanova1996@gmail.com

² Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
voloberemok@gmail.com

Macrosiphoniella sanborni Gillette – широко распространенный вредитель *Chrysanthemum morifolium* Ramat., наносящий значительный ущерб мировому цветоводству. Наряду с прямым негативным влиянием на растение, хризантемовая тля способна к распространению сопутствующих инфекций, негативно сказывающихся на растениях. На сегодняшний день применение химических инсектицидов является вынужденной мерой, связанной с отсутствием альтернативных конкурентоспособных препаратов, способных эффективно подавлять численность вредителей и при этом не наносить ущерб экосистеме. Биологические методы борьбы, в свою очередь, малоэффективны и часто трудоемки. Средством, объединяющим в себе положительные качества химических и биологических методов борьбы с насекомыми-вредителями, может выступить олигонуклеотидный инсектицид (ДНК-инсектицид) Хрит-11, основанный на комплементарной последовательности 5.8S рРНК вредителя. В результате проведенного опыта по изучению влияния немодифицированного антисмыслового ДНК олигонуклеотида Хрит-11 была зафиксирована смертность особей бескрылой формы на уровне $67,15 \pm 3,32$ % при однократной обработке раствором в концентрации 100 нг/мл и $97,38 \pm 2,49$ % при двукратной обработке раствором той же концентрации с суточным интервалом. Дополнительно было изучено влияние случайного олигонуклеотида Слог-11, а также Хрит-11-3' и Хрит-11-5' с заменой одного азотистого основания на 3'- и 5'-концах соответственно. Наблюдения за саженцами, пораженными тлей, проводились в течение семи суток. Максимальная суточная эффективность была отмечена на третий день при любом из изученных вариантов обработки: эффект стремительно нарастал к третьим суткам, а затем плавно нивелировался. Произведена оценка экспрессии целевого гена на третьи сутки после обработки и нуклеазной активности гомогената насекомых. Данное исследование показывает перспективность рибосомальных генов вредителей как мишеней для действия ДНК-инсектицидов, а также демонстрирует высокую специфичность таких препаратов.

Ключевые слова: антисмысловые технологии, олигонуклеотидные инсектициды, хризантемовая тля, защита растений.

ВВЕДЕНИЕ

Первые сообщения об успешном использовании ДНК-инсектицидов (олигонуклеотидных инсектицидов) в борьбе с насекомыми из подотряда Грудехоботных (отряд Полужесткокрылые) датируются 2020 годом (Gal'chinsky et al., 2020; Oberemok et al., 2020; Useinov et al., 2020) и указывают на высокую степень уязвимости данной группы к воздействию немодифицированных антисмысловых олигонуклеотидов. Приступая к опытам на тлях, мы учитывали, что высокий репродуктивный потенциал вредителя может стать преградой для быстрого достижения летального эффекта. Однако обладая мягкими покровами, не защищенными мощным восковым налетом, тли представляют собой удобный модельный объект для испытания олигонуклеотидных инсектицидов (олицидов).

Локализация очагов хризантемовой тли ассоциирована с теплицами, садоводческими центрами и, возможно, мелкими частными хозяйствами по всему миру. *Macrosiphoniella sanborni* Gillette (хризантемовая тля) представляет опасность не только прямым повреждением почек и молодых побегов за счёт питания флоэмным соком, но и способностью к распространению целого ряда РНК-вирусов (Blackman, Eastop, 1984), а также

провоцированию развития сажистых грибов (Volesky, Schrumm, 2021). Все эти факторы истощают растение, снижают эффективность фотосинтеза, нарушают метаболизм, сказываясь на рентабельности цветочного производства. Помимо прочего, волна «зеленых» технологий и необходимость заботы об окружающей среде содействуют повышению требований потребителей к производимой продукции. На сегодняшний день для борьбы с хризантемовой тлей используются химические инсектициды (Dhakal et al., 2019; Naveena, 2019) и биологические методы борьбы, в том числе ботанические инсектициды на основе *Toona sinensis* L., *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray., *Azadirachta indica* A. Juss (Rahardjo et al., 2021) и различных эфирных масел (Ikbal, Pavela, 2019). Среди биологических методов борьбы обрели популярность выпуск в биотоп *Coccinella septempunctata* L. (Emam, 2016), обработка растений бластоспорами *Verticillium lecanii* и *Beauveria bassiana* (Helyer et al., 1992; Sudan et al., 2005). Однако у обеих групп методов есть существенные недостатки: первая – негативно воздействует на все компоненты природной среды и способствует развитию резистентности (Schulz et al., 2021), вторая – часто недостаточно эффективна, трудоемка и характеризуется по некоторым из форм способностью влиять на других участников симбиотических отношений через поражение нецелевых объектов или изменение метагенома растений. Олигонуклеотиды обладают рядом достоинств, охватывая преимущества химических и биологических средств контроля численности насекомых-вредителей (Oberemok et al., 2015): избирательность, эффективность, отсутствие углеродного следа при производстве нуклеиновых кислот и медленному развитию резистентности насекомых.

Целью данной работы стало изучение инсектицидного потенциала, а также избирательности действия олигонуклеотидного инсектицида Хрит-11 на хризантемовой тле.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пораженные *M. sanborni* саженцы хризантемы, полученные в Джанкойском интродукционно-карантинном питомнике НБС-ННЦ. Опыт проводился в лабораторных условиях на изолированных растениях при температуре 23 °С. Плотность популяции тлей на хризантемах вначале опыта составляла 3,44 особей/см². Учет смертности осуществлялся ежедневно.

Синтез олигонуклеотидов проводили амидофосфитным методом на синтезаторе нуклеиновых кислот ASM-800ET (Биоссет, Россия). В качестве действующих веществ для эксперимента были синтезированы ДНК-олигонуклеотиды, а также праймеры для ПЦР (табл. 1).

Таблица 1

Характеристики ДНК-фрагментов, использовавшихся в опыте с *Macrosiphoniella sanborni*

Название	Последовательность	Назначение
Хрит-11	5'-TGTGTTTCGTTA-3'	Блокирование экспрессии гена 5,8S рРНК хризантемовой тли
Хрит-11-3'-Т	5'-TGTGTTTCGTTT-3'	3'- и 5'-концевые замены (трансверсии) азотистых оснований для оценки специфичности действия Хрит-11
Хрит-11-5'-А	5'-AGTGTTCGTTA-3'	
Слог-11	5'-ACTGACTGACT-3'	Сравнение эффективности нокдауна нерибосомальных генов
Agex-F	5'-TGCAAGTGCGCTTCCACTTA-3'	Прямой праймер для ПЦР
Agex-R	5'-TAGCAGACGAAACGGCAGAT-3'	Обратный праймер для ПЦР

Разведение растворов до нужных концентраций осуществляли на спектрофотометре NanoDrop Lite (Thermo Scientific, США). Выделение РНК и синтез кДНК проводили в соответствии с протоколами производителей с помощью реактива ExtractRNA (Евроген, Россия) и набора для ОТ-ПЦР (Синтол, Россия) соответственно. Для корректности получаемых данных была проведена экстракция РНК в трёх повторностях. Для синтеза кДНК брали 10 мкл РНК в концентрации 20 нг/мкл. Были получены идентичные по размеру и количеству полосы РНК-образцов, что указывает на воспроизводимость выделения РНК из насекомых. ПЦР в реальном времени для оценки экспрессии целевого гена проводили с использованием реагента SYBR Green Master Mix (Roche, Швейцария) в соответствии с протоколом производителя на амплификаторе Light Cycler® 96 (Roche, Швейцария), добавляя неразбавленную матрицу кДНК.

Температуру отжига праймеров рассчитывали по общепринятой формуле (Marmur, Doty, 1962): $T_m = (wA + xT) \times 2 + (yG + zC) \times 4$, где w, x, y, z – количество оснований А, Т, G и С в последовательности соответственно.

Нуклеазную активность оценивали по авторской методике. Гомогенат готовили путем смешивания 100 мг насекомых и 1 мл высокоочищенной деионизованной воды и центрифугировали в течение 5 минут при 13000 оборотов/минуту. Гомогенат сначала инкубировали при 25 °С в твердотельном термостате Термит (ДНК-Технологии, Россия) в течение 30, 45, 60 и 180 минут соответственно, затем в течение 60 минут при 90 °С для денатурации белка. После этого 9 мкл гомогената смешивали с 3 мкл 4X Gel Loading Dye, Blue (Евроген, Россия) и наносили в 1,8 % агарозный гель, подвергая электрофоретическому разделению под напряжением 10 В/см в трис-боратном буфере (1XTBE) на протяжении 40 минут в камере для электрофрезе SE-2 (Хеликон, Россия) с источником питания Mini-300 (Major Science, Австралия). Визуализировали нуклеиновые кислоты в агарозном геле с помощью трансиллюминатора Vilber Lourmat (Франция) и маркера длин ДНК 50bp+ (Евроген, Россия).

Статистический анализ приведен с использованием t-критерия Стьюдента и χ^2 -критерия Пирсона с поправкой Йейтса (STATISTICA 10.0, MS Excel 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разработанный нами на основе последовательности 5,8S рРНК хризантемовой тли олинцид Хрит-11 показал высокую эффективность, приводя к смертности 67,15±3,32 % особей вредителя ($\chi^2=448,8$, $p<0,001$, $N=1100$, $dF=1$) к 7 дню эксперимента после однократной обработки рабочим раствором в концентрации 100 нг/мкл и 97,38±2,49 % ($\chi^2=360,9$, $p<0,001$, $N=1100$, $dF=1$) к 7 дню эксперимента после двукратной обработки с суточным интервалом тем же раствором (рис. 1). Для оценки достоверного различия между средними значениями групп использовался критерий Пирсона (χ^2) с поправкой Йейтса.

Введение группы с двукратной обработкой обусловлено следующим наблюдением: живородящие самки, в отличие от личиночных форм, обладали большей устойчивостью к действию олинцида Хрит-11. Вероятнее всего инсектицидная нагрузка на новорожденных тлей была крайне низка. Вторая обработка позволяла охватить большее количество уязвимых особей. Максимальная убыль численности насекомых отмечена в течение третьих суток от начала эксперимента и составляла 18,73±0,41% в группе с одной и 28,82±1,02 % в группе с двумя обработками. Нужно отметить, что олинцид Хрит-11 в концентрации 10 нг/мкл уже не оказывал значимого влияния на смертность – 5,79±0,86 % ($\chi^2=0,01$, $p=0,916$, $N=825$, $dF=1$).

Для подтверждения высокой избирательности ДНК-фрагментов было изучено влияние двух сходных к олигонуклеотиду Хрит-11 фрагментов – Хрит-11-3' и Хрит-11-5', которые отличаются от него заменами азотистых оснований на 3'- и 5'-концах. В первом случае заменой аденина на тимин, во втором – тимина на аденин на соответствующих концах. Они

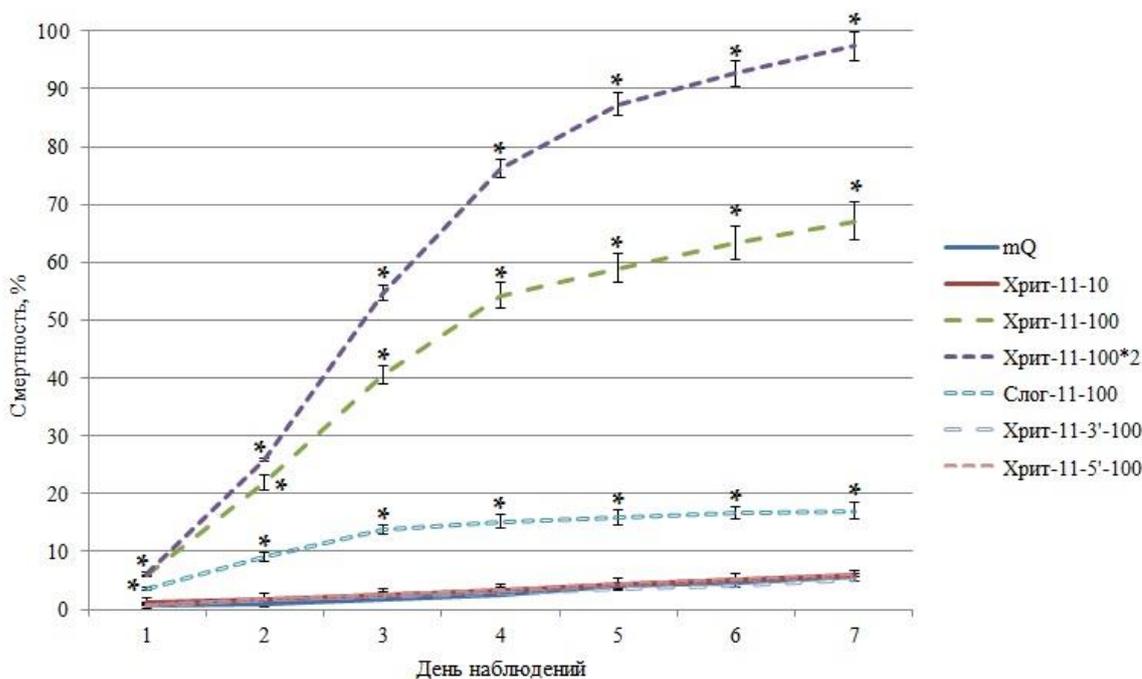


Рис. 1. Смертность тли при обработке различными ДНК-олигонуклеотидами mQ – высокоочищенная деионизированная вода; Хрит-11-10 – олинцид Хрит-11, 10 нг/мкл; Хрит-11-100 – олинцид Хрит-11, 100 нг/мкл; Хрит-11-100*2 – олинцид Хрит-11, 100 нг/мкл двукратно; Слог-11-100 – олигонуклеотид Слог-11, 100 нг/мкл; Хрит-11-3'-100 – олигонуклеотид Хрит-11-3', 100 нг/мкл; Хрит-11-5'-100 – олигонуклеотид Хрит-11-5', 100 нг/мкл; *достоверное различие по сравнению с контрольной группой ($p < 0,001$).

не оказали значимого влияния на смертность тли. За 7 дней смертность достигла $5,07 \pm 0,47$ % ($\chi^2=0,2$, $p=0,689$, $N=1100$, $dF=1$) и $5,92 \pm 0,25$ % ($\chi^2=0,02$, $p=0,897$, $N=1100$, $dF=1$) соответственно, что находится в пределах показателей контрольной группы.

Незначительная смертность после обработки фрагментом Слог-11, комплементарным различным частям геномов представителей семейства Aphididae, может быть объяснена тем, что данный олигонуклеотид комплементарен фрагментам мРНК генов 2 субъединицы рецептора гамма-аминоасляной кислоты типа В, протеинкиназы С-связывающего белка NELL1, белка GATA домена цинковых пальцев 10, фактора рибосилирования АДФ (по данным GenBank). В то же самое время эти данные показывают, что рибосомальные гены являются более подходящей мишенью для действия олинцидов.

Было отмечено повышение экспрессии 5,8S рРНК на третий день после обработки олинцидом Хрит-11 в концентрации 100 нг/мкл на $13,3 \pm 1,6$ % ($p < 0,001$). Наряду с понижением экспрессии гена, характерным для золотого стандарта действия антисмысловых олигонуклеотидов на рибосомальные гены (Oberemok et al., 2019; Gal'chinsky et al., 2020; Useinov et al., 2020), мы уже фиксировали увеличение экспрессии в ответ на применение ДНК-инсектицидов у других видов насекомых. По-видимому, рибосомальные гены являются тем звеном, которое очень сильно гиперкомпенсирует подавление своей экспрессии. И это приводит к последующим нарушениям в функционировании клеток вредителя.

Анализ нуклеазной активности гомогената тканей тли (рис. 2) показывает, что в течение короткого периода времени – менее трех часов – клеточные нуклеазы полностью разрушают попавшие в организм ДНК-фрагменты. По сути, функционирование олигонуклеотида Хрит-11 в качестве блокатора экспрессии рибосомального гена ограничено действием разрушающих его клеточных ферментов, но этого времени достаточно, чтобы спровоцировать долгосрочный эффект и вывести из строя работу синтетического аппарата

клетки. Также возможно, что в интактной клетке ДНК-олигонуклеотиды сохраняются более длительное время и могут продолжать оказывать инсектицидное действие. Тонкие детали данного механизма еще мало изучены, однако высокая эффективность и избирательность олинцидов, показанная на представителях подотряда Грудохоботных, позволяет активно внедрять данный класс инсектицидов для регуляции численности карантинных видов вредителей, часто попадающих на территорию Крыма и юга России с посадочным материалом декоративных растений.

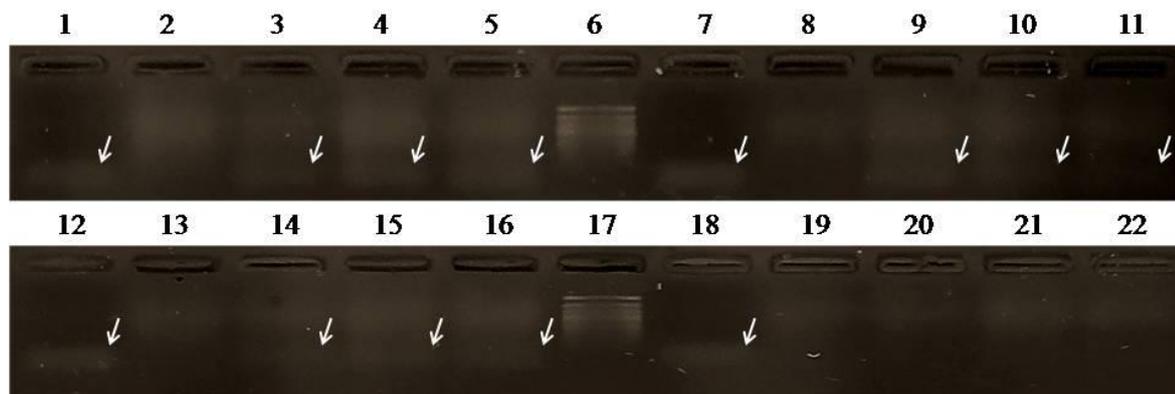


Рис. 2. Нуклеазная активность гомогената хризантемовой тли
1, 7, 12, 18 – олинцид Хрит-11, 170 нг/мкл; 2, 8, 13, 19 □ гомогенат, инкубированный при 25 °С в течение 30, 45, 60 и 180 минут соответственно; 3-5, 9-11, 14-16, 20-22 – смесь (1:1) гомогената и олинцида Хрит-11, 340 нг/мкл инкубировали при 25 °С в течение 30, 45, 60 и 180 минут соответственно (в трех повторностях); 6, 17 □ маркер длин ДНК 50 bp+; стрелки указывают на место локализации олигонуклеотида Хрит-11.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования был разработан и синтезирован олигонуклеотидный инсектицид (ДНК-инсектицид) Хрит-11, показавший наибольшую эффективность в рамках исследованных опытных групп, в дозировке 100 нг/мкл при двукратной обработке с суточным интервалом. С помощью фрагментов Хрит-11-3' и Хрит-11-5' была продемонстрирована высокая избирательность, заключающаяся в отсутствии эффекта при замене даже одного азотистого основания из одиннадцати, не позволяющая олинциду эффективно работать. Данный факт говорит о безопасности Хрит-11 для нецелевых объектов и, в тоже время, дает возможность при необходимости создавать универсальные для близкородственных вредителей олигонуклеотидные препараты, опираясь на данные о геномах насекомых. Выяснено, что нуклеазы организма тли разрушают Хрит-11 менее чем за 180 минут, что показывает высокий уровень биоразлагаемости препарата.

Разработка и регистрация ДНК-инсектицидов против насекомых-вредителей из подотряда Грудохоботные является чрезвычайно важным и актуальным направлением защиты растений. С ростом числа секвенированных последовательностей геномов насекомых в GenBank разработка этого класса инсектицидов обретет еще большую надежность и широкое распространение, так как будет опираться не на единичные расшифрованные геномные последовательности насекомых-вредителей, а на массив большого количества аналогичных данных, собранных исследователями с разных уголков мира.

Благодарности. Авторы выражают признательность к. б. н. А. К. Шармагию (НБС-ННЦ) за предоставление пораженных тлей саженцев хризантем, а также благодарят младшего научного сотрудника И. А. Новикова (КФУ имени В. И. Вернадского) за синтез последовательностей нуклеиновых кислот.

Работа выполнена в рамках проекта РНФ по теме «Разработка олигонуклеотидных инсектицидов для защиты растений против насекомых-вредителей из подотряда Грудкообразные (отряд Полужесткокрылые) на основе коротких антисмысловых олигонуклеотидов рибосомальных генов», № 22-16-20052.

Список литературы

- Blackman R. L., Eastop V. F. 1984. Aphids on the World's Crops: An Identification and Information Guide. 476 pp.
- Dhakal R., Ghimire R., Sapkota M., Thapa S., Bhatta A. K., Regmi R. Bioefficacy of different insecticides on cowpea aphid (*Aphis craccivora* Koch) // International Journal of Entomological Research. – 2019. – Vol. 7, N 1. – P. 1–7.
- Emam A. K. Biological Control of the Chrysanthemum Aphid, *Macrosiphoniella sanborni* (Gillete) by Release *Coccinella septempunctata* L. on *Chrysanthemum* Plants // Journal of Plant Protection and Pathology. – 2016. – Vol. 7, N 5. – P. 291–295.
- Gal'chinsky N., Useinov R., Laikova K., Novikov I., Gorlov M., Plugatar Y., Oberemok V. A breakthrough in the efficiency of contact DNA insecticides: rapid high mortality rates in the sap-sucking insects *Dynaspidiotus britannicus* Comstock and *Unaspis euonymi* Newstead // Journal of Plant Protection Research. – 2020. – Vol. 60. – P. 220–223.
- Helyer N., Gill G., Bywater A. Elevated humidities for control of chrysanthemum pests with *Verticillium lecanii* // Pesticide Science. – 1992. – Vol. 36, N 4. – P. 373–378.
- Ikbal C., Pavela R. Essential oils as active ingredients of botanical insecticides against aphids // Journal of pest science. – 2019. – Vol. 92. – N 3. – P. 971–986.
- Marmur J., Doty P. Determination of the base composition of deoxyribonucleic acid from its thermal denaturation temperature // Journal of molecular biology. – 1962. – Vol. 5. – P. 109–118.
- Naveena J. B., Sharanabasappa. Effect of different insecticides against aphids, *Aphis gossypii* and whiteflies, *Bemisia tabaci* // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. – 2019. – Vol. 8, N 5. – P. 1572–1573.
- Oberemok V. V., Zaitsev A., Levchenko N., Nyadar P. A Brief Review of Most Widely Used Modern Insecticides and Prospects for the Creation of DNA Insecticides // Entomological Review. – 2015. – Vol. 97. – P. 507–518.
- Oberemok V., Laikova K., Gal'chinsky N., Useinov R., Novikov I., Temirova Z., Shumskykh M., Krasnodubets A., Repetskaya A., Dyadichev V., Fomochkina I., Bessalova E., Makalish T., Gninenko Y., Kubyshekin A. DNA insecticide developed from the *Lymantria dispar* 5.8S ribosomal RNA gene provides a novel biotechnology for plant protection // Scientific Reports. – 2019. – Vol. 9, N 1. – P. 6197.
- Oberemok V., Laikova K., Useinov R., Gal'chinsky N., Novikov I., Gorlov M. High Mortality of Sap-sucking Insects One Week After Topical Application of DNA Insecticides // In vitro biology meeting, San-Diego, June 4. – 2020.
- Rahardjo I. B., Hutapea D., Marwoto B., Budiarto K. Effects of Several Botanical Insecticides Applied in Different Periods to Control Aphids (*Macrosiphoniella sanborni* Gillete) on *Chrysanthemum* // AGRIVITA Journal of Agricultural Science. – 2021. – Vol. 43, N 3. – P. 495–506.
- Schulz R., Bub S., Petschick L. L., Stehle S., Wolfram J. Applied pesticide toxicity shifts toward plants and invertebrates, even in GM crops // Science. – 2021. – Vol. 372, N 6537. – P. 81–84.
- Sudan Y. E., Yuhui D., Feng M. G. Time and concentration dependent interactions of *Beauveria bassiana* with sublethal rates of imidacloprid against the aphid pests *Macrosiphoniella sanborni* and *Myzus persicae* // Annals of Applied Biology. – 2005. – Vol. 146, N 4. – P. 459–468.
- Useinov R., Gal'chinsky N., Yatskova E., Novikov I., Puzanova Y., Trikoz N., Sharmagiy A., Plugatar Y., Laikova K., Oberemok V. To bee or not to bee: creating DNA insecticides to replace non-selective organophosphate insecticides for use against the soft scale insect *Ceroplastes japonicus* Green // Journal of Plant Protection Research. – 2020. – Vol. 60, N 4. – P. 406–409.
- Volesky N., Schrumm Z. R. 2021. High Tunnel Pest Management-Aphids. Factsheet. – N. ENT-225-21-PR. – P. 1–7.

Puzanova E. V., Oberemok V. V. The innovative oligonucleotide insecticide Hrit-11 shows high efficiency and selectivity on *Macrosiphoniella sanborni* Gillette // Ekosistemy. 2022. Iss. 31. P. 155–162.

Macrosiphoniella sanborni Gillette is a widespread pest of *Chrysanthemum morifolium* Ramat., causing significant damage to the world floriculture. Along with its direct negative effect on the plant, chrysanthemum aphid is capable of spreading concomitant infections that adversely affect plants. To date, the use of chemical insecticides is a forced measure due to the lack of alternative competitive preparations that can effectively suppress the number of pests and at the same time not damage the ecosystem. Biological control methods, in turn, are ineffective and often time-consuming. An oligonucleotide insecticide (DNA insecticide) Hrit-11, based on the 5.8S rRNA gene sequence of the pest, can be a substance that combines the positive characteristics of chemical and biological methods of insect pest control. For Hrit-11 oligonucleotide the mortality rate of individuals of the wingless form was recorded at the level of 67.15 ± 3.32 % with a single treatment with a solution at a concentration of 100 ng/ μ l and 97.38 ± 2.49 % with double treatment with a solution of the same concentration with a daily interval. In addition, the influence of a random oligonucleotide Slog-11, as well as Hrit-11-3' and Hrit-11-5' with the replacement of one nitrogenous base at the 3'- and 5'-ends, respectively, was studied. Seedlings affected by aphids were monitored for seven days. The maximum daily efficiency was detected on the third day with any of the studied treatment options: the effect rapidly increased by the third day, and then gradually leveled off. The expression of the target 5.8S rRNA gene on the third day after treatment and the nuclease activity of the insect homogenate were evaluated. This study shows the promise of pest ribosomal genes as targets for the action of DNA insecticides, and also demonstrates the high specificity of such preparations

Key words: antisense technologies, oligonucleotide insecticides, chrysanthemum aphid, plant protection.

Поступила в редакцию 26.10.22
Принята к печати 20.11.22

УДК 57.021:57.052:577.29

Инновационный постгеномный подход в борьбе с лавровой листоблошкой *Trioza alacris* Flor.

Новиков И. А.¹, Яцкова Е. В.², Шармагий А. К.², Пузанова Е. В.¹, Билык А. И.¹,
Оберемок В. В.^{1,2}

¹ Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Симферополь, Республика Крым, Россия

i.nowikow2012@mail.ru, 17obruchka@mail.ru, bilyk.ai97@mail.ru, voloberemok@gmail.com

² Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

Ялта, Республика Крым, Россия

vercful@mail.ru, alexander_sharma@mail.ru

В настоящей статье мы описываем эффективность олигонуклеотидных инсектицидов (ДНК-инсектицидов) Алакрис-11 и Лаура-11, а также их смесь в соотношении 1:1, созданных для регуляции численности лавровой листоблошки *Trioza alacris* Flor., которые основаны на коротких немодифицированных антисмысловых ДНК-олигонуклеотидах, нацеленных на 28S рРНК и межгенный транскрибируемый спейсер ITS2 между 5,8S и 28S рибосомальной РНК целевого насекомого соответственно. Опыт проведен на растениях лавра благородного *Laurus nobilis* L. на Южном берегу Крыма в 2021–2022 годах в трех повторностях. Значительная смертность насекомых отмечена уже на третьи сутки эксперимента для олигонуклеотидного инсектицида Лаура-11, которая составила $67,61 \pm 3,09$ %. Максимальная смертность насекомых наблюдалась на четырнадцатый день эксперимента и составила для Алакрис-11 $95,00 \pm 4,42$ %, Лаура-11 – $97,16 \pm 2,49$ % и их смеси – $98,72 \pm 1,14$ %. После обработки олигонуклеотидами был обнаружен необычный рост содержания РНК-мишени на третий день эксперимента. Для целевого олигонуклеотидного инсектицида Алакрис-11 рост содержания РНК-мишени также наблюдался и в остальные дни эксперимента. Максимальное превышение экспрессии в $7,19 \pm 0,19$ раз наблюдалось на четырнадцатый день эксперимента для данного олигонуклеотидного инсектицида. Несовершенно комплементарный фрагмент Проф-11 также вызвал смертность лавровой листоблошки, однако она была невысокой и на четырнадцатый день составила $45,08 \pm 0,41$ %. Максимальное повышение уровня экспрессии транскрипта предшественника полицистронной рРНК, содержащей межгенный транскрибируемый спейсер ITS2, после применения Проф-11 наблюдалось на четырнадцатый день эксперимента и была в $6,98 \pm 0,21$ раз больше, чем в контроле. Отсутствие инсектицидной активности контрольного немодифицированного олигонуклеотида Слог-11 свидетельствует об избирательности действия олигонуклеотидных инсектицидов.

Ключевые слова: антисмысловая ДНК, олигонуклеотидные инсектициды, *Trioza alacris*, лавровая листоблошка, *Laurus nobilis*, лавр благородный, защита растений.

ВВЕДЕНИЕ

Лавровая листоблошка *Trioza alacris* Flor. – олигофаг из подотряда Sternorrhyncha (отряд Hemiptera), питающийся ценными с хозяйственной точки зрения растениями из семейства Lauraceae: лавром благородным *Laurus nobilis*, лавром азорским *Laurus azorica*, лавром канарским *Laurus novocanariensis*, коричником камфорным *Cinnamomum camphora* и персеей индийской *Laurus indica* (<http://www.hemiptera-databases.com/psyllist>).

В Крыму среди лавровых произрастает только *L. nobilis*, являющийся одним из древнейших культурных растений, которое помимо промышленного (Zoran et al., 2009) имеет большое декоративное значение (Paparella et al., 2022). Его используют для озеленения садов, парков, скверов, приусадебных участков, применяют в качестве живых изгородей или одиночных посадок (Трикоз, 2017).

T. alacris наносит значительный вред лавру, повреждая молодые листья и побеги и образуя на них ложные галлы. В одном галле может быть более 15 личинок и нимф разного возраста, питающихся соком растений. Свежие галлы имеют бледно-зеленый цвет с розовым или красным оттенком. Поврежденные листья чернеют и засыхают, а растение теряет декоративный вид (рис.1).



Рис. 1. Побеги и листья лавра благородного, поврежденные личинками *Trioza alacris* (стрелками обозначены галлы) (фото И. А. Новикова)

Согласно самым ранним исследованиям по использованию ДНК-инсектицидов (также известных как олигонуклеотидные инсектициды, или олинциды) в борьбе с насекомыми подотряда Sternorrhyncha от 2020 года, этот вид потенциально может быть чувствителен к инсектицидному действию немодифицированных олинцидов (Oberemok et al., 2020; Gal'chinsky et al., 2020; Useinov et al., 2020). Пионерные эксперименты с *T. alacris* показали достоверные результаты (Novikov et al., 2022). В этой статье мы рассмотрим смертность и измерим содержание РНК-мишени данного вредителя после обработки целевыми олинцидами, а также нецелевыми олигонуклеотидами.

Цель данной работы – изучить инсектицидные свойства ДНК-олигонуклеотидов Алакрис-11 и Лаура-11 в контроле численности насекомого-вредителя – лавровой листоблошки *Trioza alacris*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были разработаны два целевых антисмысловых олигонуклеотида Алакрис-11 (5'-ССА ССГ GGT AG-3') и Лаура-11 (5'-GAC ACG CGC GC-3'), мишенью для которых является межгенный транскрибируемый спейсер ITS2 в составе полицистронной РНК. Для создания антисмысловых олигонуклеотидов использовался GenBank, кроме этого, были разработаны один случайный и один произвольный фрагменты Слог-11 (5'-СТГ АСТ GAC TG-3') и Проф-11 (5'-GGT CGC GAC GT-3') соответственно.

Олигонуклеотиды синтезировали на автоматическом ДНК-синтезаторе АСМ-800 (БИОССЕТ, Россия) стандартным фосфорамидитным методом на универсальном твердом носителе UniLinker 500Å (ChemGenes, США). Удаление олигонуклеотидов с твердофазного носителя и снятие защитных групп проводили при температуре 55 °С в течение ночи с использованием концентрированного раствора аммиака. После раствор фильтровали и упаривали в вакууме на ротационном испарителе (Heidolph, Германия). Полученное твердое

вещество растворяли в деионизированной воде до нужной концентрации, измеряя её на спектрофотометре NanoDrop Lite (Thermo Fisher Scientific, США).

Соответствие синтезированных фрагментов ДНК определяли с помощью анализатора VastoSCREEN на базе масс-спектрометра MALDI-TOF (Литех, Россия). Соотношение массы (m) к заряду (z) олигонуклеотидов измеряли в виде положительных ионов с 3-гидроксипиколиновой кислотой в качестве матрицы на приборе LaserToFLT2 Plus (Великобритания) в соотношении 2:1. Теоретическое отношение m/z рассчитывали в программе ChemDraw 18.0.

Полевые эксперименты проводились на Южном берегу Крыма в Никитском ботаническом саду с июня по сентябрь 2021–2022 года на лавре благородном. Обработку лавра проводили с помощью ручного опрыскивателя раствором олигонуклеотидов в деионизированной воде в концентрации 100 мг/л в трехкратной повторности. Обрабатываемая площадь кроны для каждой повторности составляла 1,5 м². После обработки олигонуклеотидами эффект от их применения регистрировали с третьего по четырнадцатый день. Смертность насекомых рассчитывали с учетом отношения погибших насекомых к общему количеству насекомых, приходящихся на 10 листьев растения при помощи бинокулярного микроскопа МБС-9 (АО ЛЗСО, СССР).

Для ПЦР-анализа выделяли тотальную РНК из личинок лавровой листоблошки после обработки олигонуклеотидами за каждый учётный день эксперимента, используя реактив ExtractRNA (Евроген, Россия). Экстракция РНК была проведена в трех повторностях. Для синтеза кДНК использовали набор для обратной транскрипции (Синтол, Россия) в соответствии с протоколом производителя. ПЦР в реальном времени для оценки содержания целевой РНК-мишени проводили с использованием набора SYBR Green Master Mix (Roche, Швейцария) в соответствии с рекомендациями производителя на амплификаторе Light Cycler 96® (Roche, Швейцария).

В реакции ПЦР использовали два праймера: прямой Алакрис-F (5'-GAC CTC GGG CTG TAC G-3') и обратный Алакрис-R (5'-CGC TTA TTA ATA TGC TTA AA-3'). Температуру отжига праймеров рассчитывали по общепринятой формуле (Marmur, Doty, 1962).

Для статистического анализа стандартную ошибку среднего определяли и оценивали с помощью t -критерия Стьюдента. Для оценки достоверности различий между средними показателями групп использовали непараметрический критерий хи-квадрат Пирсона (χ^2) с поправкой Йейтса (GraphPad Software, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Измерение соответствия синтезированных олигонуклеотидов, определенное с помощью метода MALDI-TOF, показало, что все олигонуклеотиды соответствуют своей структуре, и полученное соотношение отличается от теоретически рассчитанного не более чем на 10 единиц (табл. 1).

Таблица 1

Результаты анализа синтезированных олигонуклеотидов методом MALDI-TOF

Олигонуклеотиды	Полученное соотношение m/z	Теоретическое соотношение m/z
Алакрис-11	3337,28	3341,60
Лаура-11	3328,73	3326,60
Слог-11	3332,48	3331,60
Проф-11	3372,56	3372,60
Алакрис-F	4898,64	4896,25
Алакрис-R	6081,59	6089,07

Значительная смертность личинок лавровой листоволшки от разработанного олинцида Лаура-11 наблюдалась уже на третий день эксперимента после обработки пораженных растений и составила $67,61 \pm 3,09$ % ($\chi^2=82,9$, $p<0,001$, $N=117$, $dF=1$). Также повышенная смертность на третий день наблюдалась и при применении смеси олинцидов Алакрис-11 с Лаура-11 в соотношении 1:1 в растворе и составила $46,86 \pm 0,74$ % ($\chi^2=44,4$, $p<0,001$, $N=207$, $dF=1$). Максимальная смертность личинок лавровой листоволшки наблюдалась на четырнадцатый день проведения эксперимента. При применении олинцида Алакрис-11 смертность составила $95,01 \pm 4,42$ % ($\chi^2=106,3$, $p<0,001$, $N=181$, $dF=1$), для олинцида Лаура-11 – $97,16 \pm 2,49$ % ($\chi^2=124,4$, $p<0,001$, $N=189$, $dF=1$), а для их смеси – $98,72 \pm 1,14$ % ($\chi^2=163,7$, $p<0,001$, $N=222$, $dF=1$). Отмечено, что олигонуклеотид Проф-11 также проявил повышенную инсектицидную активность против личинок лавровой листоволшки на четырнадцатый день, которая вызвала смертность в $45,08 \pm 0,41$ % ($\chi^2=28,4$, $p<0,001$, $N=177$, $dF=1$). Скорее всего это связано с неполной комплементарностью разработанного олинцида к РНК-мишени, так как известно, что он несовершенно комплементарен, и для имеющихся в GenBank представителей семейства *Trioziidae* он совпадает только на 10 из 11 нуклеотидов. По-видимому, несовершенно комплементарность с РНК-мишенью даже в один нуклеотид существенно снижает инсектицидное действие антисмыслового олигонуклеотида. Как и ожидалось, случайный фрагмент Слог-11 не проявил инсектицидного эффекта. Смертность от олигонуклеотида Слог-11 соответствует естественной смертности в контроле (рис. 2).

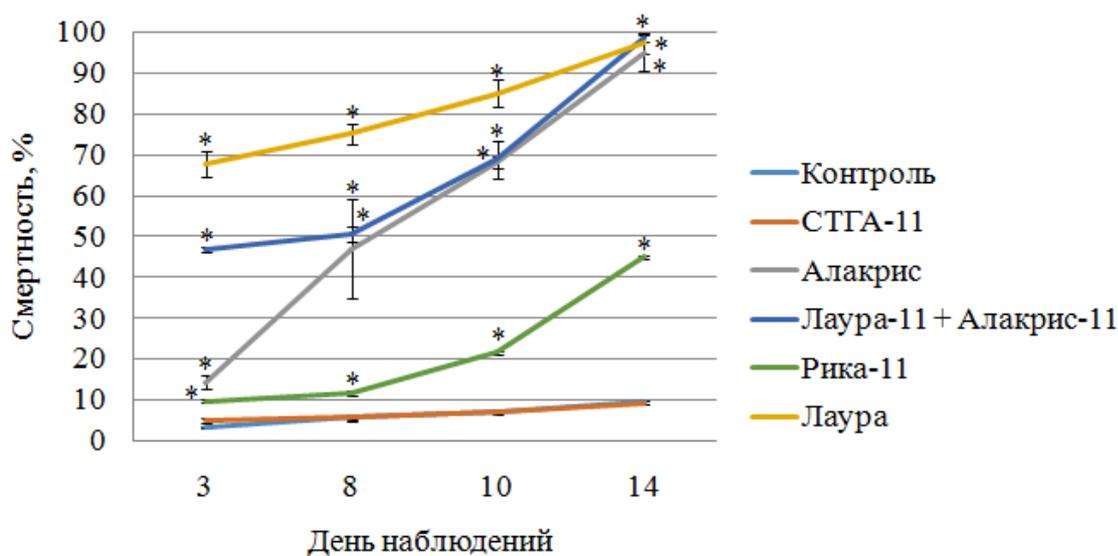


Рис. 2. Динамика смертности личинок лавровой листоволшки в эксперименте с различными олигонуклеотидами

* – достоверное различие по сравнению с контрольной группой ($p<0,05$).

В ходе эксперимента была оценена экспрессия предшественника полицистронной рРНК, содержащей внутренний транскрибируемый спейсер ITS2 (табл. 2). На третий день эксперимента наблюдалась сверхэкспрессия РНК-мишени для всех примененных олинцидов. По сравнению с контролем экспрессия увеличилась в $3,2 \pm 0,1$, $3,56 \pm 0,66$ и $2,93 \pm 0,16$ раз для олигонуклеотида Проф-11, олинцидов Лаура-11 и Алакрис-11 соответственно, а для смеси олинцидов Лаура-11 с Алакрис-11 – в $5,52 \pm 0,13$ раз. На восьмые сутки наблюдалась характерная картина действия антисмысловых олигонуклеотидов со снижением экспрессии, кроме варианта Алакрис-11, у которого экспрессия была повышена в $1,35 \pm 0,01$ раза по сравнению с контролем. На десятые сутки экспрессия в группе Алакрис-11 уменьшилась до $0,92 \pm 0,03$ раз и практически сравнялась с контролем, тогда как у Проф-11 она возросла в

1,35±0,06 раза. На четырнадцатый день характерная картина снижения экспрессии наблюдалась только у Лаура-11 и смеси Лаура-11 с Алакрис-11, тогда как для Алакрис-11 и Проф-11 снова наблюдалась сверхэкспрессия в 6,98±0,2 и 7,19±0,19 раз соответственно. Все колебания уровня экспрессии в эксперименте имеют достоверное различие по сравнению с контрольной группой ($p < 0,05$) (табл. 2). Для антисмысловых олигонуклеотидов понижение экспрессии целевого гена является «золотым» стандартом (Dias, Stein, 2002; Oberemok et al., 2019; Gal'chinsky et al., 2020; Useinov et al., 2020), однако ранее нами были зафиксированы случаи увеличения экспрессии рибосомальных генов в ответ на применение ДНК-инсектицидов у других видов насекомых. По-видимому, рибосомальные гены гиперкомпенсируют свою экспрессию в ответ на применение антисмысловых олигонуклеотидов, приводящих к нарушению функционирования клеток.

Таблица 2

Относительная концентрация РНК-мишени в личинках *Trioza alacris* после обработки ДНК-олигонуклеотидами (контроль, относительно которого определялась достоверность разницы концентрации, принят за единицу)

День эксперимента	Концентрация РНК-мишени			
	Проф-11	Лаура-11	Алакрис-11	Лаура-11 и Алакрис-11 (1:1)
Третий	3,2±0,1	3,56±0,66	2,93±0,16	5,52±0,13
Восьмой	0,56±0,05	0,21±0,01	1,35±0,01	0,64±0,02
Десятый	1,35±0,06	0,004±0,0001	0,92±0,03	0,01±0,0004
Четырнадцатый	6,98±0,21	0,58±0,05	7,19±0,19	0,0003±0,00002

Примечание к таблице. Все приведенные в таблице значения достоверно отличаются от контроля, $p < 0,05$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования были разработаны, синтезированы и испытаны в полевых условиях олинциды Алакрис-11 и Лаура-11, показавшие высокую эффективность в исследовательских опытных группах на четырнадцатый день поле обработки в дозировке 100 мг/л. Также исследован инсектицидный потенциал смеси данных олинцидов в соотношении 1:1, показавшей лучший результат из всех вариантов опыта также на четырнадцатый день и составил 98,72±1,14 %. При помощи случайного фрагмента Слог-11 была продемонстрирована избирательность олинцидов, заключающаяся в отсутствии заметного эффекта на лавровую листовую блошку. Также было показано, что частичная комплементарность олигонуклеотида оказывает существенно меньший инсектицидный эффект на целевое насекомое. Результаты экспериментов показывают безопасность олинцидов для нецелевых объектов и предоставляют уникальную возможность создавать таргетные препараты для конкретного вида насекомого, используя данные о геномных последовательностях вредителей. Нужно отметить, что в ответ на применение антисмысловых олигонуклеотидов наблюдалась преимущественно гиперкомпенсация содержания РНК-мишени на третий день после обработки, которая тем не менее приводила к гибели насекомого. Полученные результаты показывают перспективность создания безопасных и эффективных олигонуклеотидных инсектицидов для контроля численности насекомых-вредителей из подотряда Sternorrhyncha.

Работа выполнена в рамках проекта РНФ по теме «Разработка олигонуклеотидных инсектицидов для защиты растений против насекомых-вредителей из подотряда Грудкообразные (отряд Полужесткокрылые) на основе коротких антисмысловых олигонуклеотидов рибосомальных генов», № 22-16-20052.

Список литературы

- Трикоз Н. Н. Основные вредители лавра благородного (*Laurus nobilis* L.) в парках Крыма и меры борьбы с ними // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2017. – № 124. – С. 116–122.
- Dias N., Stein C. A. Antisense oligonucleotides: Basic concepts and mechanisms // *Molecular Cancer Therapeutics*. – 2002. – Vol. 1, N 5. – P. 347–355.
- Flor, G. Zur Kenntniss der Rhynchoten // *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou*. – 1861. – Vol. 34. – P. 331–422.
- Gal'chinsky N., Useinov R., Laikova K., Novikov I., Gorlov M., Plugatar Y., Oberemok V. A breakthrough in the efficiency of contact DNA insecticides: rapid high mortality rates in the sap-sucking insects *Dynaspidiotus britannicus* Comstock and *Unaspis euonymi* Newstead // *Journal of Plant Protection Research*. – 2020. – Vol. 60. – P. 220–223.
- Marmur J., Doty P. Determination of the base composition of deoxyribonucleic acid from its thermal denaturation temperature // *Journal of molecular biology*. – 1962. – Vol. 5. – P. 109–118.
- Novikov I. A., Yatskova E. V., Useinov R. Z., Gal'chinsky N. V., Puzanova Y. V., and V. V. Oberemok. Efficient Bay Sucker (*Trioza alacris*) Control with DNA Insecticides // *Plant Posters. In Vitro Cell. Dev. Biol. Animal*. – 2022. – Vol. 58 (Suppl 1). – P. 38–43.
- Oberemok V., Laikova K., Gal'chinsky N., Useinov R., Novikov I., Temirova Z., Shumskykh M., Krasnodubets A., Repetskaya A., Dyadichev V., Fomochkina I., Bessalova E., Makalish T., Gninenko Y., Kubyskhin A. DNA insecticide developed from the *Lymantria dispar* 5.8S ribosomal RNA gene provides a novel biotechnology for plant protection // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9, N 1. – P. 6197.
- Oberemok V., Laikova K., Useinov R., Gal'chinsky N., Novikov I., Gorlov M. High Mortality of Sap-sucking Insects One Week After Topical Application of DNA Insecticides // *In vitro biology meeting, San-Diego, June 4*. – 2020.
- Paparella A., Nawade B., Shaltiel-Harpaz L., Ibdah M. A Review of the Botany, Volatile Composition, Biochemical and Molecular Aspects, and Traditional Uses of *Laurus nobilis* // *Plants*. – 2022. – Vol. 9, N 11. – P. 1209.
- Psyllist – The World Psylloidea Database [Электронный ресурс]. – 2022. – Режим доступа: <http://www.hemiptera-databases.com/psyllist> (просмотрено 09.11.2022).
- Useinov R., Gal'chinsky N., Yatskova E., Novikov I., Puzanova Y., Trikoz N., Sharmagiy A., Plugatar Y., Laikova K., Oberemok V. To bee or not to bee: creating DNA insecticides to replace non-selective organophosphate insecticides for use against the soft scale insect *Ceroplastes japonicus* Green // *Journal of Plant Protection Research*. – 2020. – Vol. 60, N 4. – P. 406–409.
- Zoran P., Zeković, Žika D., Lepojević, Ibrahim O., Mujić. Laurel Extracts Obtained by Steam Distillation, Supercritical Fluid and Solvent Extraction // *Journal of Natural Products*. – 2009. – Vol. 2. – P. 104–109.

Novikov I. A., Yatskova E. V., Sharmagiy A. K., Puzanova E. V., Bilyk A. I., Oberemok V. V. An innovative post-genomic approach for bay sucker control (*Trioza alacris* Flor.) // *Ekosistemy*. 2022. Iss. 31. P. 163–167.

In this article, we describe the effectiveness of oligonucleotide insecticides (DNA insecticides) Alacris-11 and Laura-11, as well as their mixture in a 1:1 ratio, created to regulate the number of bay sucker (*Trioza alacris* Flor.), which are based on short unmodified antisense DNA oligonucleotides that target ITS2 between 5.8S rRNA and 28S rRNA and 28S rRNA itself. The experiment was conducted with plants of the *Laurus nobilis* L. on the Southern coast of Crimea in 2021–2022 in three replicates. Significant insect mortality was noted on the third day of the experiment for the oligonucleotide insecticide Laura-11, which was 67.61±3.09 %. The maximum insect mortality was observed on the fourteenth day of the experiment and it was 95.00±4.42 % for Alacris-11 97.16±2.49 % for Laura-11 and 98.72±1.14 % for their mixture. After treatment with oligonucleotides, an unusual increase in the expression of the target RNA was detected on the third day of the experiment. For the target oligonucleotide insecticide Alacris-11, an increase in expression was also observed on the remaining days of the experiment. The maximum expression excess of 7.19±0.19 times was detected on the fourteenth day of the experiment for this oligonucleotide insecticide. Control fragment Prof-11 also caused mortality of the bay sucker, but it was low and on the fourteenth day was 45.08±0.41 %. The maximum increase in the expression level of the polycistroner RNA precursor transcript containing the intergenic transcribed spacer ITS2 after the use of Prof-11 was observed on the fourteenth day of the experiment and it was 6.98±0.21 times greater than in the control sample. The absence of insecticidal activity of the control unmodified oligonucleotide Slog-11 indicates the selectivity of the action of oligonucleotide insecticides.

Key words: antisense DNA, oligonucleotide insecticides, *Trioza alacris*, bay sucker, *Laurus nobilis*, noble laurel, plant protection.

Поступила в редакцию 09.11.22

Принята к печати 23.11.22

СОДЕРЖАНИЕ

Летухова В. Ю., Потапенко И. Л. <i>Pistacia atlantica</i> (Anacardiaceae) в Юго-Восточном Крыму: характеристика популяций, современное состояние, охрана.....	5
Инишева Л. И., Сергеева М. А., Смирнов О. Н., Бурхович С. А. Газовый режим низинных болот на моренных суглинках и песчаных подстилающих породах Западной Сибири.....	20
Ена А. В., Ена Я. А. К истории селекции культиваров плюща. I.....	34
Миронова Л. П., Нухимовская Ю. Д. Степные экосистемы Феодосийского низкогорья: что мы теряем.....	39
Захаренко Г. С., Салогуб Р. В., Севастьянов В. Е. Изменчивость биоморфологических признаков шишек плосковetchника восточного (<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco) в Крыму	61
Потапенко И. Л., Летухова В. Ю. Декоративные древесные растения города Керчь и перспективы их использования в озеленении.....	72
Юсупова О. В., Абрамова Л. М. Первые итоги изучения реликтового вида <i>Adonis sibirica</i> в Южно-Уральском заповеднике	86
Загурская Ю. В., Уфимцев В. И. Влияние травяных настоев на прорастание семян <i>Solidago canadensis</i> и доминантных растений деградированных лесных почв	95
Бурдиян Н. В. Численность и распределение гетеротрофных углеводородокисляющих бактерий в прибрежной акватории Чёрного и Азовского морей в летний период	102
Чужикова-Проскурнина О. Д., Проскурнин В. Ю., Терещенко Н. Н., Кобечинская В. Г. Тяжёлые металлы в прибрежных водах российского сектора Чёрного и Азовского морей.....	111
Щербань С. А., Мельник А. В. Результаты исследований соматического роста двустворчатого моллюска <i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguiere, 1789) в бухте Казачья (Севастополь).....	123
Поспелова А. Д., Гилев А. В. Фауна и экология муравьёв (Hymenoptera, Formicidae) Кунгурской лесостепи.....	132
Курамова В. В., Иванов С. П., Свольнский А. Д. Некоторые антропоэкологические особенности орхидеи <i>Neotinea tridentata</i> в Крыму: пространственное размещение, параметры и цветовая гамма соцветий	143
Пузанова Е. В., Оберемок В. В. Инновационный олигонуклеотидный инсектицид Хрит-11 показывает высокую эффективность и избирательность действия на <i>Macrosiphoniella sanborni</i> Gillette	155
Новиков И. А., Яцкова Е. В., Шармагий А. К., Пузанова Е. В., Билык А. И., Оберемок В. В. Инновационный постгеномный подход в борьбе с лавровой листоблошкой <i>Trioza alacris</i> Flor.	163

CONTENT

Letukhova V. Ju., Potapenko I. L. <i>Pistacia atlantica</i> (Anacardiaceae) in the South-Eastern Crimea: population characteristics, current status, protection	5
Inisheva L. I., Sergeeva M. A., Smirnov O. N., Burchovich S. A. Gas regime of eutrophic bogs on moraine loam and sandy bedrock of Western Siberia	20
Yena A. V., Yena Ya. A. The history of selection of ivy cultivars. I.	34
Mironova L. P., Nukhimovskaya Yu. D. Steppe ecosystems of the Feodosiya low-mountain relief: what we are losing	39
Zakharenko G. S., Salogub R. V., Sevastyanov V. E. Variation of biomorphological characteristics of cones of oriental arborvitae (<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco) in the Crimea..	61
Potapenko I. L., Letukhova V. Ju. Ornamental arboreal plants in Kerch and prospects for the landscaping	72
Yusupova O. V., Abramova L. M. First results of the study of the relict species <i>Adonis sibirica</i> in the South Ural Nature Reserve	86
Zagurskaya Y. V., Ufimtsev V. I. Effect of herbal infusions on <i>Solidago canadensis</i> seed germination and dominant plants of degraded forest soils.....	95
Burdiyan N. V. The number and distribution of heterotrophic and hydrocarbon-oxidizing bacteria in the Black Sea and in the Sea of Azov offshore strip in summer	102
Chuzhikova-Proskurnina O. D., Proskurnin V. Yu., Tereshchenko N. N., Kobchinskaya V. G. Heavy metals in the coastal waters of Russian sector of the Black Sea and the Sea of Azov	111
Shcherban S. A., Melnic A. V. The results of investigations of somatic growth of the mollusks <i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguiere, 1789) in Kazachya bay (Sevastopol).....	123
Pospelova A. D., Gilev A. V. Fauna and ecology of ants (Hymenoptera, Formicidae) in the surroundings of Kungur forest-steppe	132
Kuramova V. V., Ivanov S. P., Svolynsky A. D. Some antecological features of the orchid <i>Neotinea tridentata</i> in the Crimea: spatial distribution, parameters and colors of inflorescences.....	143
Puzanova E. V., Oberemok V. V. The innovative oligonucleotide insecticide Hrit-11 shows high efficiency and selectivity on <i>Macrosiphoniella sanborni</i> Gillette.....	155
Novikov I. A., Yatskova E. V., Sharmagiy A. K., Puzanova E. V., Bilyk A. I., Oberemok V. V. An innovative post-genomic approach for bay sucker control (<i>Trioza alacris</i> Flor.)	163