



ISSN 2414-4738

Научный журнал

Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

ЭКОСИСТЕМЫ



Флора и фауна
Биоценология
Биология и экология
видов
Охрана природы

33

2023

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

2023

Выпуск 33

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

V. I. VERNADSKY CRIMEAN FEDERAL UNIVERSITY

EKOSISTEMY

2023

ISSUE 33

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 №

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 биотехнологий, 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: Цветение тюльпана душистого *Tulipa suaveolens* Roth., Крым, оз. Узунларское (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

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

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

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

Плугатарь Ю. В., д. с.-х. н., 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., Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН

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

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

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

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

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Таксоцен Malacostraca скальных субстратов акватории Карадагского природного заповедника	7
Васюков В. М. Обзор тимьянов (<i>Thymus</i> , Lamiaceae) российской части Алтайской горной страны	21
Гальчинский Н. В., Усеинов Р. Ж., Новиков И. А., Оберемок В. В. Контроль австралийского желобчатого червеца (<i>Icerya purchasi</i> Maskell) при помощи инновационного олигонуклеотидного инсектицида Авжеч-11	32
Гринцов В. А. Экологические группы, экоморфы и жизненные формы амфипод (Crustacea, Amphipoda) Черного и Азовского морей	38
Державина Н. М., Ковыньва С. В., Силаева Ж. Г. Онтоморфогенез спорофита <i>Ceterach officinarum</i> Willd. (Aspleniaceae)	64
Ковальчук Д. И., Бугара И. А., Омельченко А. В., Котов С. Ф., Ржевская В. С. Морфогенез в каллусной культуре катрана приморского – <i>Crambe maritima</i> L.	73
Короткова А. А., Дубинин М. С. Влияние электромагнитного излучения ЛЭП на морфометрические показатели жужелицы <i>Poecilus cupreus</i> (L.) (Coleoptera, Carabidae)	78
Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Распределение запасов макрофитов в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического»	88
Русина Л. Ю., Русин А. И., Лукашук Е. В., Егунова О. Е. Реакция паразитоида <i>Latibulus argiolus</i> (Rossi, 1790) (Ichneumonidae) на особенности гнездования хозяина <i>Polistes nimpha</i> (Christ, 1791) (Vespidae) в Хоперском природном заповеднике	97
Романова Е. И. Мониторинг состояния серебряного карася <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch из рек Кирпили и Секуа в Северо-Западном Предкавказье	114
Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии <i>Dactylorhiza romana</i> (Orchidaceae) в Крыму: распространение, фенология, пространственное размещение и морфометрия цветущих растений	119
Сидоренко М. В., Юнина В. П., Кочак М. А., Бондарева Л. В. Оценка состояния ценопопуляций некоторых охраняемых видов орхидных (Orchidaceae) Юго-Западного Крыма	134
Тимофеев А. Н. Роль ветровых и водных потоков в распространении семян березы повислой <i>Betula pendula</i> Roth, 1788	144
Фрунзе О. В. Сорбционная способность декоративных травянистых растений в условиях загрязнения почвы ионами хрома	152
Ковалева Н. М., Собачкин Р. С. Влияние пожаров разной периодичности на травяно-кустарничковый ярус в сосняках Красноярской лесостепи	160

CONTENT

Bondarenko L. V., Timofeev V. A. Taxocene Malacostraca of rock substrates in the water area of Karadag Nature Reserve	7
Vasjukov V. M. Review of the genus <i>Thymus</i> (Lamiaceae) of the Russian part of the Altai Mountains	21
Gal'chinsky N. V., Useinov R. Z., Novikov I. A., Oberemok V. V. Control of the cottony cushion scale (<i>Icerya purchasi</i> Maskell) using the innovative oligonucleotide insecticide Avzhech-11.....	32
Grintsov V. A. Ecological groups, ecomorphs and life forms of amphipods (Crustacea, Amphipoda) of the Black Sea and the Sea of Azov.....	38
Derzhavina N. M., Kovyneva S. V., Silaeva Zh. G. Ontomorphogenesis of the sporophyte <i>Ceterach officinarum</i> Willd. (Aspleniaceae)	64
Kovalchuk D. I., Bugara I. A., Omelchenko A. V., Kotov S. F., Rzhetskaya V. S. Morphogenesis in the callus culture of <i>Crambe maritima</i> L.....	73
Korotkova A. A., Dubinin M. S. Influence of electromagnetic radiation of power transmission lines on morphometric characteristics of the ground beetle <i>Poecilus cupreus</i> (L.) (Coleoptera, Carabidae).....	78
Mironova N.V., Pankeeva T.V. Distribution of macrophyte stocks in the natural monument «Coastal aquatic complex near Chersonesos Tavrichesky»	88
Rusina L. Yu., Rusin A. I., Lukashuk E.V., Egunova O. E. Reaction of the parasitoid <i>Latibulus argiolus</i> (Rossi, 1790) (Ichneumonidae) to nesting peculiarities of the host <i>Polistes nimpha</i> (Christ, 1791) (Vespidae) in Khopyor Nature Reserve	97
Romanova E.I. Monitoring of <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch from the Kirpili and Secua rivers in the Northwestern Fore-Caucasus.....	114
Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V.V. Peculiarities of anthecology of <i>Dactylorhiza romana</i> (Orchidaceae) in Crimea: distribution, phenology, spatial distribution and morphometric of plants in flower	119
Sidorenko M. V., Yunina V. P., Kochak M. A., Bondareva L. V. Assessment of state of cenopopulations of some protected species of orchids (Orchidaceae) in the South-Western Crimea	134
Timofeev A. The role of wind and water flows in the distribution of birch seeds (<i>Betula pendula</i>) Roth, 1788	144
Frunze O.V. Sorption capacity of ornamental herbaceous plants in conditions of soil contamination with chromium ions	152
Kovaleva N. M., Sobachkin R. S. Influence of controlled burns of different frequency on the herb-shrub layer in the pine forests of the Krasnoyarsk forest-steppe	160

УДК [595.36-15:57.06] (292.471-751.2)

Таксоцен Malacostraca скальных субстратов акватории Карадагского природного заповедника

Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН

Севастополь, Россия

bondarenko.luda@gmail.com; tamplier74@mail.ru

На основании литературных и собственных данных в период с 1938 по 2021 годы на скальном субстрате в акватории Карадагского природного заповедника с учётом визуальных наблюдений обнаружены 75 видов Arthropoda. Malacostraca представлены 67 видами. Наиболее многочисленным по таксономическому составу является отряд Amphipoda. За прошедшие десятилетия как в качественном составе, так и в количественных показателях макрозообентоса скал Карадага произошли существенные изменения. 12 видов Malacostraca отмечены на скальном субстрате только в 30-е годы XX столетия. Ракообразные родов *Biancolina*, *Hippolyte*, *Pisidia*, *Xantho* и *Stenosoma* с 70-х годов представлены другими видами. Следует отметить появление в бентосных пробах 2021 года трёх видов бокоплавов: *Colomastix pusilla* Grube, 1861, *Microdeutopus versiculatus* (Spence Bate, 1857), *Monocorophium acherusicum* (Costa, 1853), декаподы *Processa edulis* (Risso, 1816) и танаидового рака *Tanais dulongii* (Audouin, 1826). Наибольшее количество руководящих видов отмечено в 2021 году, их число выросло почти в 3 раза по сравнению с 30-ми годами, количество редких видов сократилось на 20 %. Наибольшая плотность поселения раков, 94 % которой составили амфиподы, наблюдалась в 2021 году. Высокий показатель биомассы отмечен в 1938–40 годах, основной вклад в который (65 %) внесли декаподы и амфиподы. Трофическая структура таксоцены Malacostraca в разные периоды исследований с учётом десятиногих раков, обнаруженных при визуальном наблюдении, представлена фито-, детрито-, полифагами и организмами пищевой спектр которых не изучен.

Ключевые слова: таксоцен Malacostraca, скальные субстраты, численность, биомасса, Карадаг.

ВВЕДЕНИЕ

Бентосные представители Arthropoda представляют собой одно из важнейших звеньев трофических цепей в море и заселяют практически все донные биотопы, включая скальные. Анализируя видовой состав и количественные параметры высших ракообразных, обитающих в акватории Карадага, стоит рассматривать скалы как одну из стаций (Реймерс, 1988; Гиляров, 1989), которая характеризуется особыми экологическими условиями, необходимыми для существования вида, и используется либо в ограниченный период времени, либо для определённых целей.

Исследование зообентоса, обитающего на жёстких субстратах в Чёрном море в акватории Карадагской биостанции проведено в 1938–1940 годах группой исследователей под руководством И. В. Шаронова (Шаронов, 1952). В результате было дано полное описание видового состава сообщества биотопа скал и каменистых россыпей, а также проведён количественный учёт зообентоса, включая ракообразных, на глубинах от 0 до 2 м. Используя ту же методику, в акватории Карадагского природного заповедника в 1976–1978 годах (Синегуб, 2004) и в 2009–2012 годах (Болтачева и др., 2015) осуществлён сбор макрозообентоса естественных твёрдых субстратов (скал) с глубин от 0 до 5 м. Результаты этих исследований показали, что за прошедшие годы в сообществе скал Карадага произошли значительные изменения в таксоцене Malacostraca.

Цель нашей работы – изучить современное состояние высших ракообразных естественных твёрдых субстратов в акватории Карадагского природного заповедника и провести сравнительный анализ многолетних изменений таксономического состава и количественного развития Malacostraca скал исследуемой акватории.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на материалах бентосной съёмки, выполненной в районе Карадагского природного заповедника в 2021 году. Отобраны 24 пробы макрозообентоса, обитающего на скалах Маяк, Лев и Золотые ворота на глубинах от 0 до 5 м. Для сбора использовали бентосные рамки площадью 0,04 м², обшитые мельничным газом. Промывали пробы через сито с диаметром ячеей 0,5 мм и фиксировали 4 % раствором нейтрализованного формалина. Визуальные наблюдения прибрежных участков проводили с применением водолазного снаряжения. Сбор десятиногих ракообразных осуществляли ручным способом. После таксономической идентификации особей декапод без повреждений возвращали в естественную среду обитания. Видовую идентификацию и выделение трофических групп осуществляли с помощью литературных источников (Определитель фауны..., 1969; Грезе, 1985; Grintsov, Sezgin, 2011; Аносов, 2016; Гринцов, 2022). Таксономическая принадлежность приводилась в соответствии с базами данных World Register of Marine Species (2022).

Необходимо отметить, что в местах сбора материала на скалах зарегистрированы макрофиты родов *Cystoseira*, *Treptacantha*, *Phyllophora* и представители Chlorophyta.

При описании количественного развития фауны высших ракообразных использованы показатели численности (N, экз./м²), биомассы (B, г/м²) и индекса функционального обилия (ИФО) в выражении:

$$\text{ИФО} = N^{0,25} \times B^{0,75},$$

где: N – численность вида, экз./м²; B – биомасса вида, г/м².

Ранжированная кривая доминирования-разнообразия видов строилась по расчётным значениям их индексов плотности (ИП) (Ревков, Болтачева, 2022):

$$\text{ИП} = \text{ИФО} \times p,$$

где p – встречаемость вида (0–1).

Для сравнения сходства фауны рассчитывали коэффициент Чекановского – Съёренсена:

$$i = 2a/b+c,$$

где: a – число общих видов; b и c – число видов в сравниваемых списках.

Полученные материалы сравнивали с количественными данными 1938–1940 (Шаронов, 1952), 1976–1978 (Синегуб, 2004) и 2009–2012 годов (Болтачева и др., 2015). В работе И. В. Шаронова (Шаронов, 1952) автор не привёл полного списка видов, однако он сохранён в рукописном варианте (Шаронов, рукопись) и был использован нами для сравнительного анализа количественного распределения ракообразных в разные периоды исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В акватории Карадагского природного заповедника на скальных субстратах в июле 2021 года обнаружено 37 видов Arthropoda. Представители классов Copropoda, Ostracoda, Hexapoda (Chironomidae) и Arachnida (Acari) до вида не идентифицированы. Каждый из этих таксонов рассматривали как один вид (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав и количественные показатели Arthropoda на скалах Карадага в разные периоды исследований

Таксоны*	1938–1940 годы (Шаронов, 1952)		1976–1978 годы (Синегуб, 2004)		2009–2012 годы (Болтачева и др., 2015).		2021 год (собственные данные)	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	N	B	N	B	N	B	N	B
ARTHROPODA								
Acari gen. sp.					1	0,00004	165	0,004
Pantopoda								
<i>Acheliae chinata</i> Hodge, 1864					<1	0,001		
<i>Tanystylum conirostre</i> (Dohri, 1881)					53	0,02	55	0,023
Amphipoda								
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826, (<i>Ampithoe vaillanti</i> Lucas, 1864)	1369	0,544	599	0,4	345	0,2	1657	0,843
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	4,5	0,002	24	0,034	72	0,03	146	0,038
<i>Apohyale prevostii</i> (Milne- Edwards, 1830), (<i>Hyale nilssoni</i> Rathke, 1843)	918	1,921			63	0,06		
<i>Apohyale perieri</i> (Lucas, 1846) (<i>Hyale perieri</i> (Lucas, 1846))			43	0,086	27	0,02	113	0,064
<i>Amphitholina cuniculus</i> (Stebbing, 1874) (<i>Biancolina cuniculus</i> (Stebb., 1874))	32,7	0,006						
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893					2	0,001	5	0,002
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814 (<i>Caprella acanthifera ferox</i> (Czernjavski, 1868))	312	0,158			533	0,07	2582	0,285
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavskii, 1868	610,8	0,198						
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	77,6	0,042						
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	108,4	0,064			19	0,004	2542	0,395
<i>Caprella</i> sp.			632	0,3	6	0,001		
<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne Edwards, 1830) (<i>Echinogammarus olivii</i> (Milne-Edwards, 1830))			17	0,034	3	0,002		
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861							1	0,00005
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853), (<i>Grubia crassicornis</i> (A. Costa, 1853))	675,4	0,39						
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)			16	0,014	125	0,06	236	0,124
<i>Erichthonius difformis</i> M.- Edwards, 1830	1485	0,516	75	0,1	30	0,006	9	0,002
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1837)	470	3,34						

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Hyale pontica</i> (Rathke, 1837)	1377	2,882	1	0,001	47	0,04		
<i>Hyale</i> sp.					46	0,01		
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)			6	0,028	13	0,01	1	0,0001
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853			7	0,004	97	0,03	446	0,108
<i>Microdeutopus</i> sp.					24	0,003	14	0,003
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)							1	0,0007
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)					1	0,001		
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)							1	0,0001
<i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853					4	0,002		
<i>Nototropis massiliensis</i> (Bellan-Santini, 1975)					3	0,001		
<i>Perioculodes longimanus</i> (Bate & Westwood, 1868)					1	0,001		
<i>Pleonexes helleri</i> (Karaman, 1975) (<i>Ampithoe helleri</i> G. Karaman, 1975)					16	0,01	240	0,276
<i>Pleonexes gammaroides</i> Bate, 1857 (<i>Ampithoe gammaroides</i> (Bate, 1857))	306,3	0,084						
<i>Protohyale</i> (<i>Protohyale</i>) <i>schmidtii</i> (Heller, 1866) (<i>Hyale schmidtii</i> (Heller, 1866))			531	0,659	241	0,2	1160	1,117
<i>Plumulojassa oca</i> (Spence Bate, 1862) (<i>Jassa oca</i> (Bate, 1862))	125	0,047			91	0,02	820	0,159
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	11,4	0,002	3688	0,586	428	0,04	2201	0,179
Decapoda								
<i>Athanas nitescens</i> Leach, 1814	4,2	0,126	87	0,757	6	0,1	19	0,049
<i>Brachynotus sexdentatus</i> Risso, 1827					1	0,01		
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829) (<i>Diogenes varians</i> (Costa, 1838))	0,5	0,019	<1	0,006			3	0,057
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	0,5	0,054						
<i>Eriphia verrucosa</i> (Forskål, 1775) (<i>Eriphia spinifrons</i> (Herbst, 1785))	7,4	6,499	5	0,146				
<i>Eualus gaimardii</i> (H. Milne Edwards, 1837) (<i>Hippolyte gracilis</i> (Hell.))	13,1	0,413						
<i>Hippolyte leptocerus</i> (Heller, 1863) (<i>Hippolyte longirostris</i> (Czerniavsky, 1868))			2	0,023				
<i>Macropodia czernjawskii</i> (Brandt, 1880), (<i>Macropodia aegyptia</i> (M.Edw.), <i>Macropodia rostrata</i> (Linnaeus, 1761))	1	0,094	< 1	0,007			1	0,019

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1793)	2,1	2,824	12	0,24	1	0,005		
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837, (<i>Leander squilla</i> (L.))	7,9	5,11	3	0,032				
<i>Pilumnus spinulosus</i> Kessler, 1861 (<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1758))	1	0,042	42	6,377	30	1,6	30	1,631
<i>Pisidia longicornis</i> (Linnaeus, 1767), (<i>Porcellana longicornis</i> (Pen.))	4,2	0,061						
<i>Pisidia bluteli</i> (Risso, 1816) (<i>Pisidia longimana</i> (Risso, 1815))			196	5,236	29	0,7	71	1,664
<i>Processa edulis</i> (Risso, 1816)							7	0,279
<i>Xantho hydrophilus</i> (Herbst, 1790)	2,1	2,294						
<i>Xantho poressa</i> (Olivier, 1792)			<1	0,083				
Tanaidacea								
<i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842) (<i>Paratanais savignyi</i> Krog, 1842, <i>Leptochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842))	1	0,0005	35	0,015	43	0,01	357	0,072
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)							1	0,0002
Cumacea								
<i>Nannastacus euxinicus</i> Bacescu, 1951					1	0,001	45	0,005
<i>Cumella</i> (<i>Cumella</i>) <i>limicola</i> G.O.Sars, 1879			<1	0,001	1	0,001		
Isopoda								
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800) (<i>Naesa bidentata</i> (Adams))	25,8	0,025	231	0,291	15	0,005	161	0,212
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772) (<i>Idotea balthica basteri</i> (Pallas, 1772))	83,1	0,368	2	0,008			1	0,0007
<i>Gnathia oxyurae</i> (Lilljeborg, 1855)			3	0,002				
<i>Stenosoma acuminatum</i> Leach, 1814 (<i>Idotea acuminata</i> White)	20,5	0,049						
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1837)			9	0,047	3	0,005	1	0,0003
<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)	7,9	0,011						
Mysida								
<i>Leptomysis lingvura</i> (Sars G.O., 1866)			<1	0,001				
<i>Mysida</i> gen. sp.							4	0,0024
<i>Siriella jaltensis</i> Czerniavsky, 1868 (<i>Siriella jaltensis jaltensis</i> Czerniavsky, 1868)			2	0,005				

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Balanomorpha								
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854), (<i>Balanus improvisus</i> Darwin, 1854)	10	0,37	158	11,595	6	0,1	1	0,058
<i>Chthamalus stellatus</i> (Poli, 1791)	28	0,78						
Copepoda								
Copepoda gen. sp.							63	0,00014
Ostracoda								
Ostracoda gen. sp.							13	0,0018
Insecta								
Chironomidae lar gen. sp.	75,9	0,011			1	0,001	20	0,002

Примечание к таблице. * – в колонке «Таксоны» указаны современные названия видов, рядом в скобках названия, используемые ранее. N – средняя численность, экз./м²; B – средняя биомасса, г/м².

Malacostraca представлены 31 видом из пяти отрядов: Amphipoda, Decapoda, Isopoda, Tanaidacea и Cumacea. Наиболее многочисленным по количеству видов является отряд амфипод, на долю которого приходится 58 % отмеченных в исследуемом районе видов высших ракообразных. Руководящие виды (встречаемость >50 %) (Воробьев, 1949) представлены амфиподами *Ampithoe ramondi*, *Apherusa bispinosa*, *C. acanthifera*, *C. liparotensis*, *D. spinosa*, *M. gryllootalpa*, *Pleonexes helleri*, *Plumulojassa ocia*, *Protohyale schmidtii*, *S. monoculoides*, танаидовым раком *Ch. savignyi*, изоподой *D. bidentata* и десятиногим раком *P. longimana*. К характерным видам (встречаемость – 25–50 %) можно отнести *B. algicola*, *E. difformis*, *N. euxinicus*, *A. nitescens*, *P. spinulosus*. Редкими, встречаемость которых составила менее 25 %, отмечены 12 видов: 5 бокоплавов, 3 десятиногих рака, 2 изоподы, 1 танаидовый рак и мизиды.

Видовой состав Decapoda в наших количественных пробах представлен шестью видами. Это можно объяснить тем, что представители этого отряда очень подвижны и редко попадают в сборы, проводимые с помощью бентосных рамок. Дополнительную информацию об этих животных дали визуальные наблюдения, в результате которых список Decapoda можно пополнить 11 видами: *P. elegans*, *Palaemon adspersus* Rathke, 1836, *H. leptocerus*, *Clibanarius erythropus* (Latreille, 1818), *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758), *Liocarcinus vernalis* (Risso, 1827), *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847, *B. sexdentatus*, *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775), *P. marmoratus* и *X. poressa*. Таким образом, количество видов Malacostraca возросло до 42.

Средние показатели численности и биомассы представителей Arthropoda составили 13193 ± 8804 экз./м² и $7,67 \pm 3,62$ г/м² (средняя $\pm$ доверительный интервал) соответственно. Высшие ракообразные формируют 97,6 % численности (12877 ± 8692 экз./м²) и 98,8 % биомассы ($7,58 \pm 3,64$ г/м²). Плотность поселения амфипод составляет более 94 % общей численности высших раков (рис. 1).

Максимальная плотность Malacostraca отмечена в акватории скалы Маяк (27816 ± 12875 экз./м²). Наибольший вклад в численность (54 %) внесли представители рода *Caprella*.

Биомасса сформирована декаподами (49 % общей биомассы) и амфиподами (47 %). Существенный вклад в данный показатель внесли *Pilumnus spinulosus*, *Pisidia longimana*, *A. ramondi* и *Protohyale schmidtii*. Наибольший показатель биомассы отмечен на скале Золотые ворота (77 %).

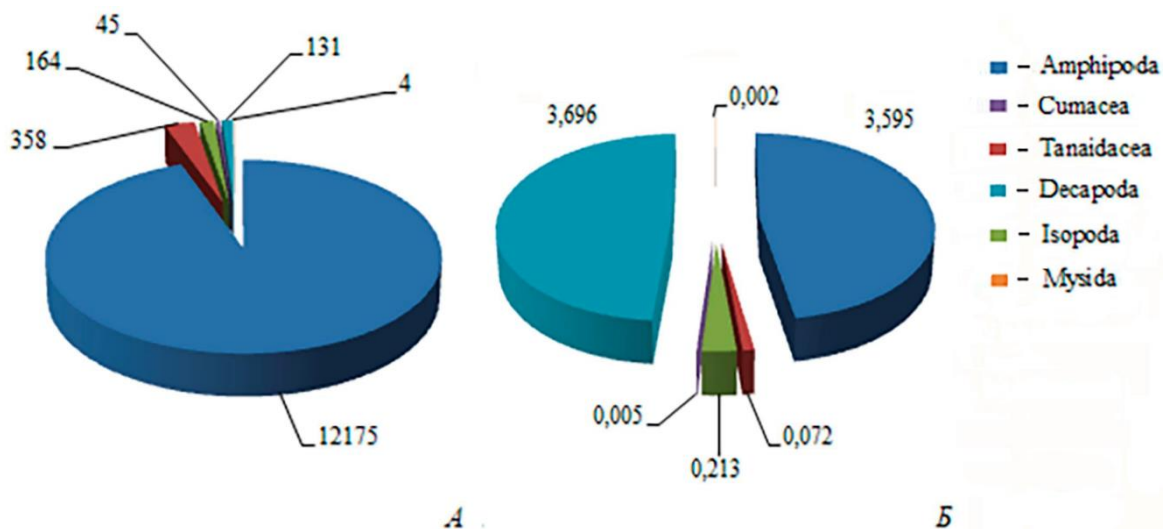


Рис. 1. Численность (экз./м²) (А) и биомасса (г/м²) (Б) представителей Malacostraca на скальных субстратах в акватории Карадага

В результате сравнительного анализа выявлено, что в период с 1938 по 2021 годы на скальном субстрате в акватории Карадагского природного заповедника с учётом визуальных наблюдений обнаружены 75 видов Arthropoda. Malacostraca представлены 67 видами. По количеству видов доминировали представители отрядов Amphipoda и Decapoda. Наиболее многочисленным во все периоды исследований является отряд Amphipoda. Из 40 видов этого отряда, отмеченных для акватории Карадага Л. А. Прокудиной (1952), 33 вида обнаружены на скальных субстратах в период с 30-х годов XX столетия по 2021 год. В настоящее время в Чёрном и Азовском морях зарегистрировано 140 видов амфипод, у побережья Крыма – 71 вид (Гринцов 2022). В разные периоды исследований количество видов амфипод составляло от 40 до 70 % общего количества видов Malacostraca на скалах Карадага (рис. 2).

После исключения синонимов и определения современного статуса для сомнительных видов было установлено, что современная фауна Азово-Черноморского бассейна состоит из 52 видов Decapoda (Anosov et al., 2012), из них 22 вида обнаружены с 30-х годов на скалах Карадага. Количество видов декапод с 1938 по 2021 годы составило от 15 до 40 % общего количества видов Malacostraca (рис. 2).

Амфиподы *Ampithoe ramondi*, *Apherusa bispinosa*, *E. difformis*, *S. monoculoides*, десятиногие раки *A. nitescens*, *P. spinulosus*, танаидовый рак *Ch. savignyi* и изопода *D. bidentata* обнаружены в бентосных пробах во все временные периоды. Тогда как 12 видов высших ракообразных отмечены на скальных субстратах Карадага только в 30-е годы XX столетия. Наиболее полно в этот период отображён род *Caprella* (4 вида). Отсутствие в современных пробах *Gammarellus carinatus*, вероятно, связано с сезонной миграцией вида (Грезе, 1985), для которого зимний период наиболее благоприятен для размножения. Он появляется в прибрежной зоне в ноябре и исчезает в мае и особенно богато представлен среди зарослей *Scytosiphon lomentaria* (Шаронов, 1952). *Cymadusa crassicornis* – вид немногочисленный, крупных популяций не образует, обитает преимущественно в зарослях цистозеры (Грезе, 1985). Ракообразные родов *Biancolina*, *Hippolyte*, *Pisidia*, *Xantho* и *Stenosoma* с 70-х годов представлены видами, которые по Определителю фауны Чёрного и Азовского морей (1969) являются синонимами видов, отмеченных в 30-е годы, в то время как по современной классификации они являются самостоятельными видами (WoRMS).

Следует отметить появление в бентосных пробах 2021 года единичных экземпляров трёх видов бокоплавов: *C. pusilla*, *Microdeutopus versiculatus*, *Monocorophium acherusicum*, декаподы *P. edulis* и танаидового рака *T. dulongii*.

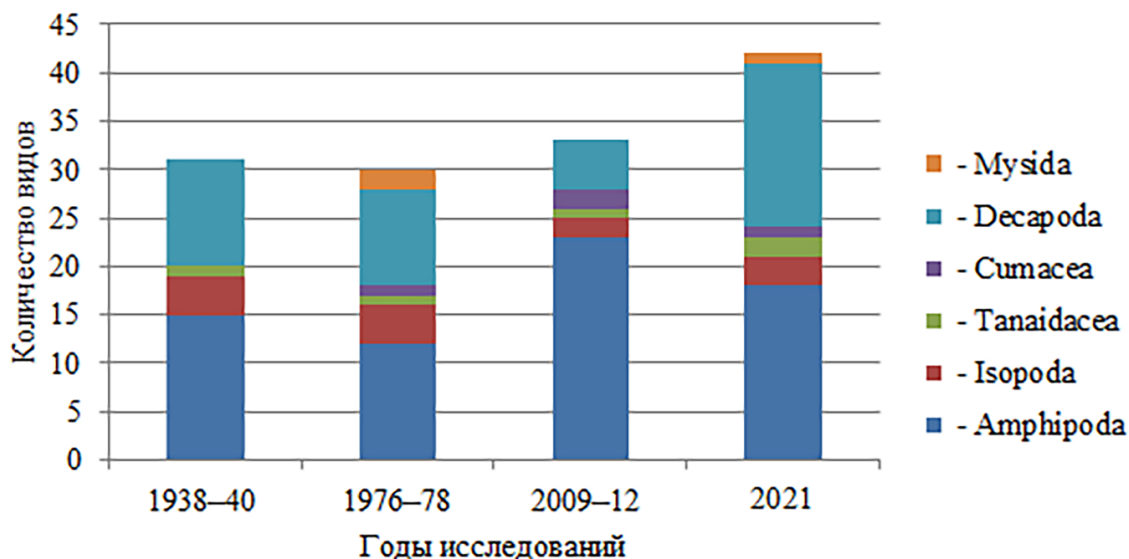


Рис. 2. Представленность отрядов Malacostraca на скальных субстратах в акватории Карадага в разные периоды исследований

C. pusilla – редкий вид-комменсал, живёт в губках (Грезе, 1985). По данным В. А. Гринцова (2022) в Азово-Черноморском бассейне отмечен у побережья Крыма. *P. edulis* – десятиногий рак, который ранее в акватории Карадага не встречался (Виноградова, 1951). Не отмечен он также и для скал Карадага (Синегуб, 2004; Болтачева и др., 2015). Личинки этого вида были обнаружены в акватории Карадага в планктоне в 1999 году, взрослый экземпляр найден в 2002 году (Гринцов и др., 2004). Остальные три вида – типичные представители бентосного сообщества разных биотопов, в том числе скал (Прокудина, 1952; Маккавеева, 1979; Грезе, 1985; Гринцов, 2004; Бондаренко и др., 2009; Бондаренко и др., 2018; Гринцов, 2018).

Наибольшее количество руководящих видов отмечено в 2021 году, их число выросло почти в 3 раза по сравнению с 30-ми годами, тогда как количество редких видов уменьшилось на 20 % (рис. 3). Число характерных видов изменялось от 10 (1938–40 гг.) до 12 (2009–12 гг.) и до 6 (1976–78 и 2021 гг.).

По соотношению руководящих, характерных и редких видов структура таксоцены Malacostraca в 2021 году более близка к таковой 1976–1978 годов.

Индекс общности Чекановского – Съеренсена варьировал от 0,43 до 0,66. Наименьшее сходство фаун (0,43–0,48) отмечено при сравнении видового состава ракообразных 30-х годов с таковым 70-х, 2009–2012 и 2021 годов.

Качественный состав декапод, с учётом визуальных наблюдений, в 2021 году представлен 17 видами. Из 11 видов, обнаруженных в 1930-е и десяти – в 1970-е годы, в пробах 2009–2012 годов встретились лишь шесть. Причём это были мелкие по размерам раки. Возросли показатели встречаемости и численности ранее редкого краба *P. spinulosus* (от 1 до 30 экз./м²). Этот вид населяет и размножается преимущественно в зарослях филлофоры, в последние годы замещающей сообщество *Cystoseira* на небольших глубинах в акватории Карадага (Терентьев, 2002; Костенко и др., 2008). Встречаемость филлофоры и её продукционные характеристики существенно повысились в мелководной зоне (глубина 0,5–1 м) (Мильчакова, 2015). Возросли встречаемость и численность редких в 1930-е годы ракообразных *A. bispinosa* (от 1 до 146 экз./м²) и *Ch. savignyi* (от 1 до 357 экз./м²), являющихся обычными обитателями бурых и красных водорослей и предпочитающих селиться на филлофоре. Представители данного рода водорослей в наших пробах присутствовали в качестве обрастания на скалах Карадага.

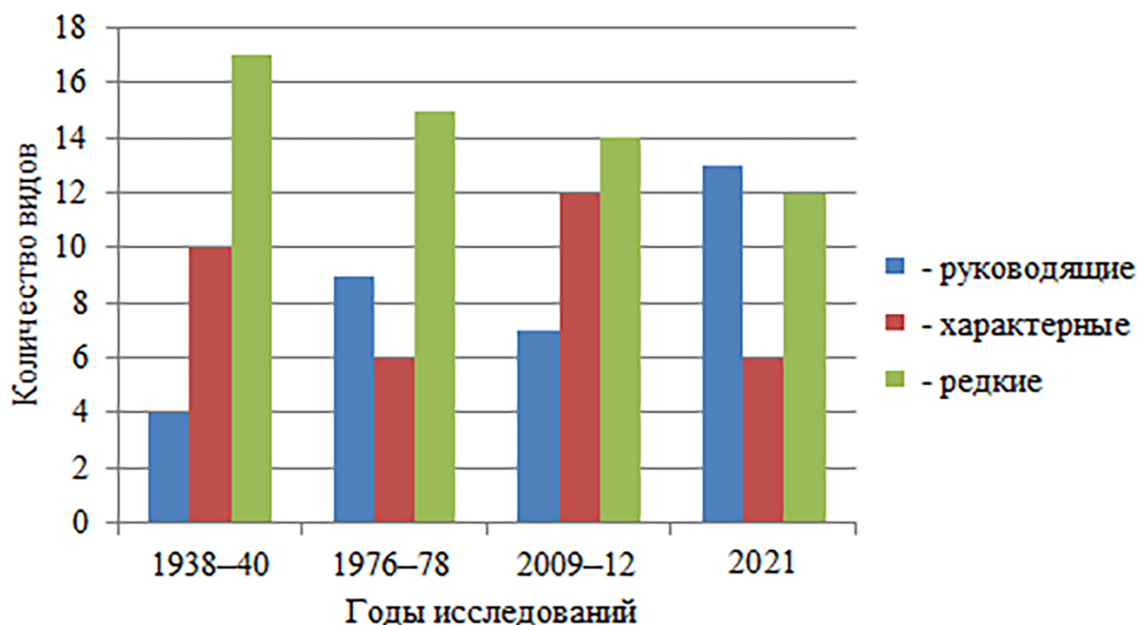


Рис. 3. Структура встречаемости видов Malacostraca на скальных субстратах в акватории Карадага в разные периоды исследований

Анализ количественного развития Malacostraca показал, что наибольшая плотность поселения ракообразных наблюдалась в 2021 году (рис. 4). Сформирована она амфиподами рода *Caprella* и *S. monoculoides* (57 % численности Malacostraca), которые являются постоянным компонентом сообщества цистозеры. В 2009–2012 годах 41 % численности составили эти же виды *S. monoculoides* и *C. acanthifera*. В 70-е – 59 % приходилось на *S. monoculoides*. Тогда как в 30-е годы это были амфиподы *A. ramondi*, *E. difformis* и *H. pontica* (52 %).

По сравнению с данными, представленными Шароновым (1952, рукопись), на порядок увеличились показатели численности 9 видов амфипод, а также *Ch. savignyi*, *N. euxinicus* и *D. bidentata*, тогда как плотность поселения *I. balthica* снизилась с 83 до 1 экз./м², *E. difformis* – с 1485 до 9 экз./м² и *H. pontica* – с 1377 до 47 экз./м². В пробах 2021 года последний вид не обнаружен (табл. 1). Он обычен в зоне заплеска, на скалах преимущественно среди талломов макрофитов рода *Ceramium*. В 2002 году амфипода *H. pontica* встречалась в акватории Карадага на водорослях на глубинах 3–9 м в чистой и загрязнённой зонах (Гринцов, 2004).

Данные виды являются постоянными компонентами цистозировых биоценозов, которые в течение последних десятилетий подвергаются значительной трансформации (Костенко и др., 2008).

Существенные изменения отмечены и для биомассы ракообразных. В 30-е годы основной вклад в этот показатель внесли декаподы *Pachygrapsus marmoratus*, *Palaemon elegans*, *X. hydrophilus* (36 % биомассы Malacostraca) и амфиподы *A. prevostii*, *G. carinatus*, *H. pontica* (29 %). В 70-е – *Pilumnus spinulosus*, *Pisidia longimana* (75 %), в 2009–2012 годы – *P. spinulosus* (49 %), в 2021 году – *P. spinulosus* и *P. longimana* (43 %). Во все периоды исследований общая биомасса формировалась десятиногими ракообразными и только в 30-е годы кроме Decapoda вклад в данный показатель внесли амфиподы *A. prevostii* (1,92 г/м²), *G. carinatus* (3,34 г/м²) и *H. pontica* (2,88 г/м²).

Использование интегрального подхода оценки значимости вида по индексу плотности (ИП – оценочный эквивалент энергетической роли гидробионтов) позволило определить лидеров. Из десяти видов, возглавивших ранжированный ряд по индексу плотности в периоды исследований с 1976 по 2021 годы выделено пять общих: *A. ramondi*, *Protohyale schmidtii*,

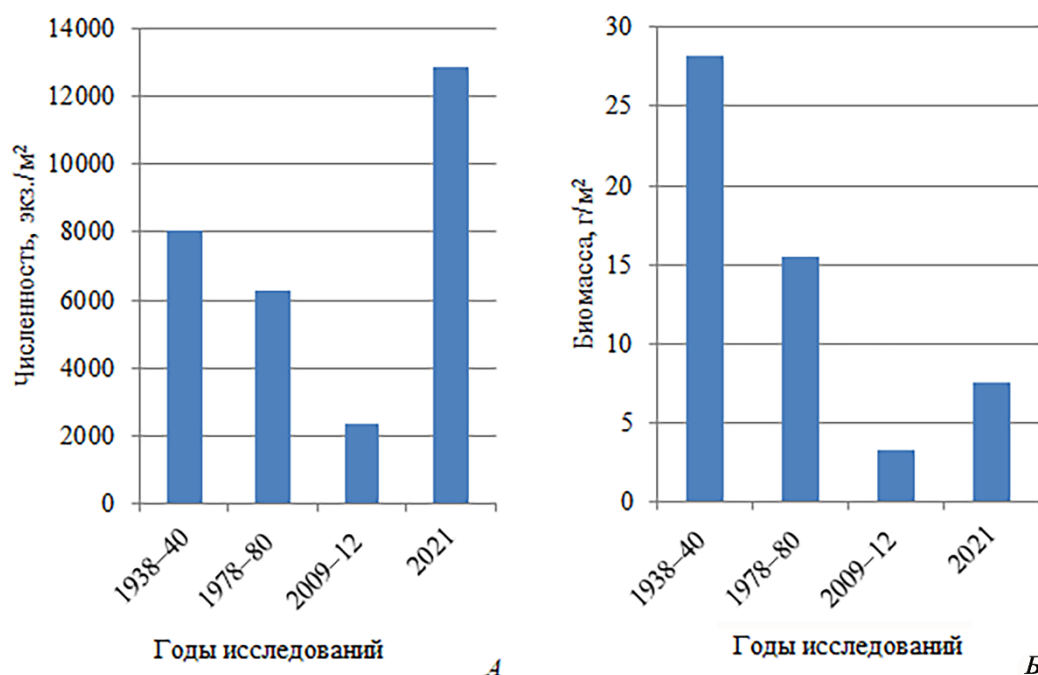


Рис. 4. Численность (А) и биомасса (Б) Malacostraca на скальных субстратах в акватории Карадага в разные периоды исследований

S. monoculoides, *Pilumnus spinulosus*, *Pisidia longimana*. Тогда как с 1938 по 2021 годы общим является лишь один вид – амфипода *A. ramondi* (рис. 5), встречаемость которой возросла от 48 % (30-е гг.) до 100 % (2021 г.). Увеличились также численность и биомасса этого вида (табл.1). *A. ramondi* обычен среди зарослей макрофитов прибрежной зоны. Вдоль берегов Чёрного моря отмечен преимущественно в зарослях цистозир, используя водоросль не только в качестве пищи, но и как материал для построения трубки (Грезе, 1985). По данным Е. Б. Маккавеевой (1979) плотность поселения этого вида может достигать 400 экз./кг водоросли, а в биотопе скал – 1025 экз./м², что сопоставимо с нашими данными (табл. 1).

Трофическая структура таксоцены Malacostraca в разные периоды исследований с учётом визуальных наблюдений представлена фито-, детрито-, полифагами и организмами пищевой спектр которых не изучен (рис. 6).

Выявлено, что к 2021 году сокращается количество видов-фитофагов и увеличивается процент видов, относящихся к детритофагам и полифагам. Снижение роли фитофагов в сообществе скал может быть связано с деградацией цистозировых фитоценозов на малых глубинах и трансформацией их в фитоценозы бурых многолетников с зелёными и красными водорослями (Терентьев, 2002; Костенко и др., 2008). Эколого-фитоценологический оптимум цистозир зафиксирован в верхней сублиторальной зоне на глубине от 0,1 до 1 м, тогда как ранее он находился в диапазоне 3–5 м (Мильчакова, 2015). Растительность приобрела мозаичный характер за счет возрастания роли зелёных водорослей в составе коренных цистозировых и филлофоровых фитоценозов.

Однако, при уменьшении количества видов-фитофагов (рис. 6), плотность поселения у 54 % растительоядных ракообразных увеличивается (рис. 7).

Возможно, это связано с тем, что в верхней сублиторальной зоне охраняемых природных акваторий наблюдаются элементы восстановительной сукцессии цистозировых фитоценозов (Мильчакова, 2015). На современном этапе в районе Карадага на глубине 0,5–5 м выявлены растительные ассоциации, среди которых доминируют цистозировая и цистозирово-филлофоровая (Костенко, 2018).

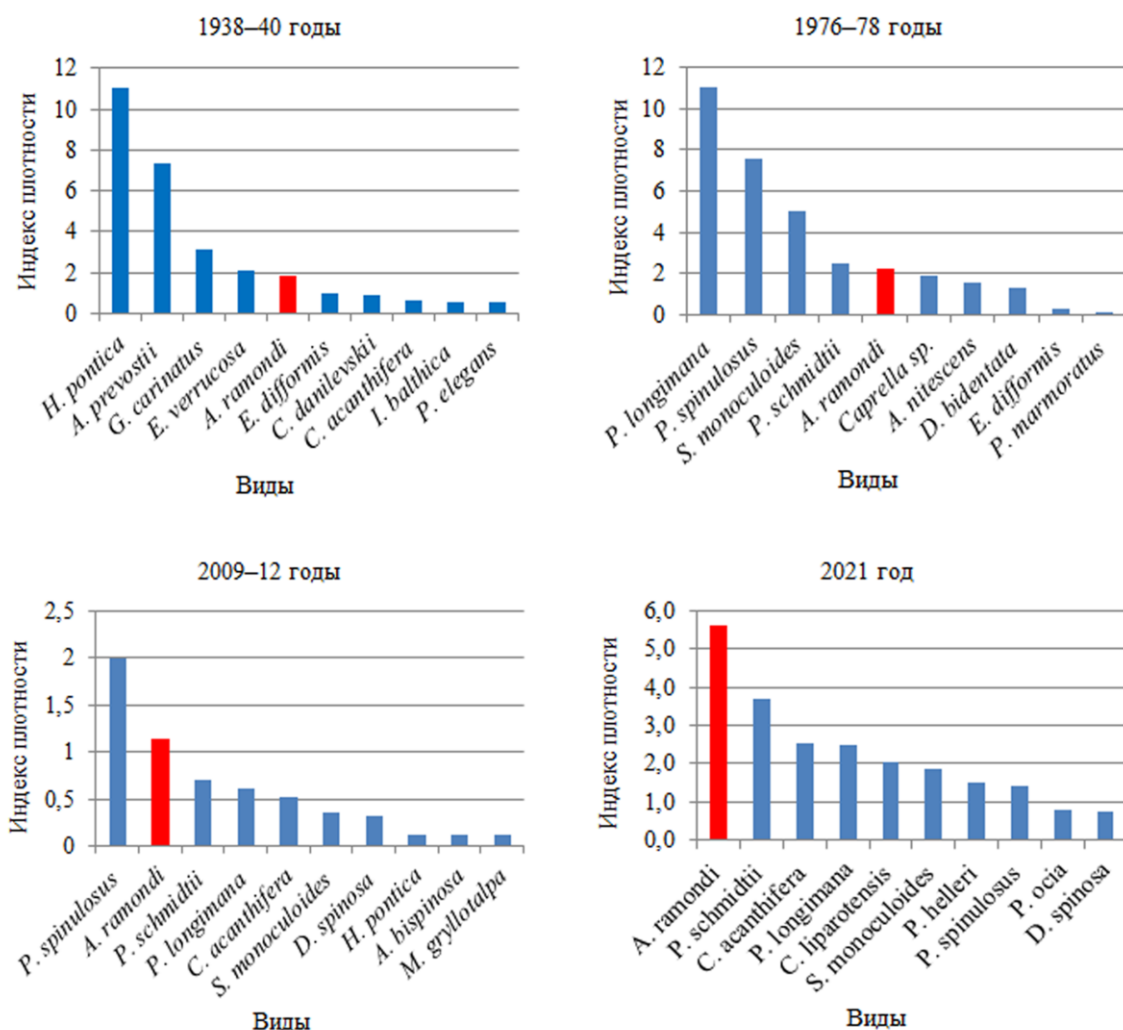


Рис. 5. Ранжированный ряд видов Malacostraca на скальных субстратах в акватории Карадага по индексу плотности в разные периоды исследований

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период с 1938 по 2021 годы на скальном субстрате в акватории Карадагского природного заповедника с учётом визуальных наблюдений обнаружены 75 видов Arthropoda. Malacostraca представлены 67 видами. Наиболее многочисленным по таксономическому составу во все периоды исследований является отряд Amphipoda.

Анализ полученных результатов показал, что за прошедшие десятилетия, как в качественном составе, так и в количественных показателях ракообразных скального субстрата произошли существенные изменения. 12 видов Malacostraca отмечены на скалах Карадага только в 30-е годы XX столетия. Ракообразные родов *Biancolina*, *Hippolyte*, *Pisidia*, *Xantho* и *Stenosoma* с 70-х годов представлены другими видами. Следует отметить появление в бентосных пробах 2021 года единичных экземпляров трёх видов бокоплавов: *Colomastix pusilla*, *Microdeutopus versiculatus*, *Monocorophium acherusicum*, декаподы *Processa edulis* и танаидового рака *Tanais dulongii*.

Наибольшее количество руководящих видов отмечено в 2021 году, их число выросло почти в 3 раза по сравнению с 30-ми годами. Количество редких видов сократилось на 20 %.

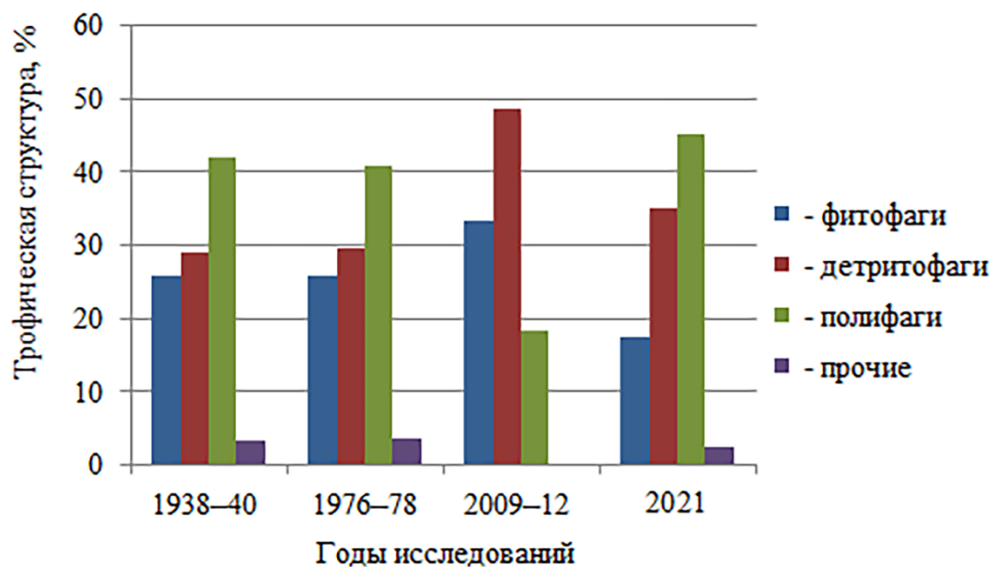


Рис. 6. Трофическая структура таксоцена Malacostraca на скальных субстратах в акватории Карадага в разные периоды исследований

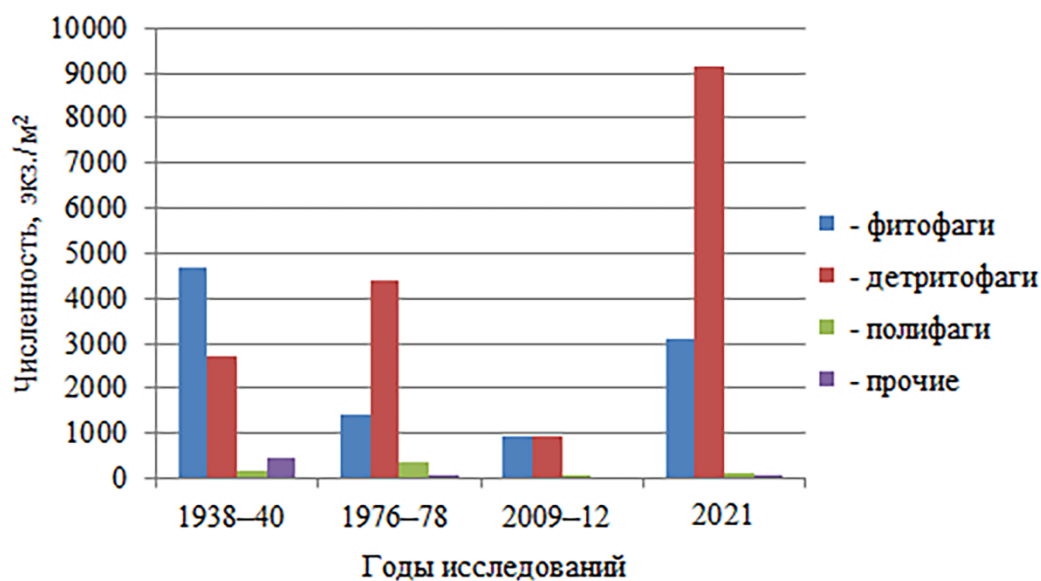


Рис. 7. Численность представителей трофических групп Malacostraca на скальных субстратах в акватории Карадага в разные периоды исследований

Наибольшая плотность поселения раков, 94 % которой составили амфиподы, наблюдалась в 2021 году. Высокий показатель биомассы отмечен в 1938–40 годах, основной вклад в который (65 %) внесли декаподы и амфиподы.

Снижение доли фитофагов в сообществе скал может быть связано с трансформацией цистозировых фитоценозов на малых глубинах. Увеличение плотности поселения у 54 % растительноядных ракообразных возможно связано с процессом восстановительной сукцессии этих фитоценозов.

Таким образом, видовое богатство и разнообразие представителей Malacostraca скальных субстратов акватории Карадагского природного заповедника остаётся на высоком уровне, во многом, вероятно, благодаря заповедному статусу акватории, существующему с 1979 года.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела Экологии бентоса ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ к. б. н., с. н. с. М. В. Макарову; к. б. н., с. н. с. В. Г. Копий; к. б. н., н. с. М. А. Ковалёвой, м. н. с. отдела оптики и биофизики моря ФГБУН ФИЦ МГИ А. А. Латушкину за помощь в сборе материала, а также вед. инж. отдела Экологии бентоса ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ И. Н. Аннинской за помощь в обработке проб.

Статья подготовлена в рамках Государственного задания ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», № 121030100028-0.

Список литературы

- Аносов С. Е. Характеристика фауны Азово-Черноморского бассейна. Качественные и количественные изменения за последнее столетие: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.10 Гидробиология. – М.: ФГБНУ «ВНИРО», 2016. – 169 с.
- Болтачева Н. А., Ковалева М. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В. Многолетние изменения макрофауны скал в зоне верхней сублиторали у Карадага (Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского (сб. научн. тр.). – Симферополь: Н. Орианда, 2015. – С. 546–566.
- Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А., Гринцов В. А. Malacostraca рыхлых грунтов Карадагского природного заповедника // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 38–43.
- Бондаренко Л. В., Болтачева Н. А., Гринцов В. А. Таксономический состав макрозообентоса // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / [Ред. Н. С. Костенко]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – С. 77–83.
- Виноградова З. А. Материалы о плодovitости десятиногих раков (Decapoda) Чёрного моря // Труды Карадагской биологической станции. – 1951. – Вып. 11. – С. 69–91.
- Воробьёв В. П. Бентос Азовского моря // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – 1949. – Вып. 13. – С. 5–95.
- Гиляров М. С. Биологический энциклопедический словарь. – Рипол Классик, 1989. – 864 с.
- Грезе И. И. Фауна Украины. Бокоплавы. Высшие ракообразные. Т. 26. Вып. 5. – Киев: Наукова думка, 1985. – 172 с.
- Гринцов В. А. Отряд клешненосные ослики – Tanaidacea // Карадаг. Гидробиологические исследования: (сб. науч. тр. Посвящённый 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ). – Симферополь, 2004. – Т. 2. – С. 387.
- Гринцов В. А. Отряд амфиподы или разноногие раки (бокоплавы) // Карадаг. Гидробиологические исследования: (сб. науч. тр. Посвящённый 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ). – Симферополь, 2004. – Т. 2. – С. 391–397.
- Гринцов В. А., Мурина В. В., Киселева Г. А., Беззубко А. И. Отряд десятиногие раки // Карадаг. Гидробиологические исследования: (сб. науч. тр. Посвящённый 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ). – Симферополь, 2004. – Т. 2. – С. 378–383.
- Гринцов В. А. Макрозообентос твёрдых естественных и искусственных субстратов // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / [Ред. Н. С. Костенко]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – С. 262–272.
- Гринцов В. А. Амфиподы Чёрного моря. – Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2022. – 475 с.
- Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А. Тенденции многолетних изменений фитоценозов «чистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2008. – 7, № 3. – С. 25–36.
- Костенко Н. С. История гидробиологических исследований у берегов Юго-Восточного Крыма // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / [Ред. Н. С. Костенко]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – С. 8–38.
- Маккавеева Е. Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1979. – 229 с.
- Мильчакова Н. А. Состояние макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающих особо охраняемых природных территорий (Крым, Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского: (сб. научн. тр.) – Симферополь: Н. Орианда, 2015. – С. 506–523.
- Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / [Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского]. – Киев: Наукова думка, 1969. – Т. 2. – 536 с.

- Прокудина Л. А. Каталог фауны и флоры Чёрного моря района Карадагской биологической станции // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 116–127.
- Реймерс Н. Ф. Основные биологические понятия и термины. – М.: Просвещение, 1988. – 319 с.
- Ревков Н. К., Болтачева Н. А. Восстановление биоценоза черноморского гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) у берегов Крыма (район Ласпи) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2022. – № 4. – С. 90–103. doi:10.22449/2413-5577-2022-4-90-103.
- Синегуб И. А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага // Карадаг. Гидробиологические исследования: (сб. науч. тр. Посвящённый 90-летию Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ). – Симферополь, 2004. – Т. 2. – С. 121–133.
- Терентьев А. С. Распределение крабов *Pilumnus hirtellus* (Decapoda, Xanthidae) на малом филофорном поле в Каркинитском заливе Чёрного моря // Vestnik zoologii. – 2002. – 36, № 5. – С. 69–72.
- Шаронов И. В. Фауна скал и каменистых россыпей у Карадага // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 68–77.
- Шаронов И. В. Население скал и каменистых россыпей открытых берегов Чёрного моря у Карадага // Библиотека Карадагской биологической станции. – Рукопись. – 24 с.
- Anosov S. E., Spiridonov V. A., Marin I. N. A revised check-list of the Black Sea Decapoda // Abstracts of contributions presented at the TCSSM 2012 and the 10thCCDM (June 3-7, 2012). – Athens, Greece, 2012. – 124 p.
- Grintsov V., Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. – Sevastopol: DigitPrint, 2011. – 151 p.
- WoRMS Editorial Board: World Register of Marine Species. Available at: <http://www.marinespecies.org> doi:10.14284/170 (accessed 19.12.2022).

Bondarenko L V., Timofeev V. A. Taxocene Malacostraca of rock substrates in the water area of Karadag Nature Reserve // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 7–20.

According to literature review and our own data, taking into account visual observations, 75 Arthropoda species were found on the rocky substrate in the waters of Karadag Nature Reserve between 1938 and 2021. Malacostraca were represented by 67 species. The Amphipoda was the most numerous in terms of taxonomic composition. Over the past decades, both qualitative and quantitative indicators of the macrozoobenthos of Karadag rocks have undergone significant changes. Twelve species of Malacostraca were recorded on the rocky substrate only in the 30s of the twentieth century. Crustaceans of the *Biancolina*, *Hippolyte*, *Pisidia*, *Xantho* and *Stenosoma* have been represented by other species since the 70s. Of note were the emergence of three species of amphipods in benthic samples from 2021: *Colomastix pusilla* Grube, 1861, *Microdeutopus versiculatus* (Spence Bate, 1857), *Monocorophium acherusicum* (Costa, 1853), the decapod *Processa edulis* (Risso, 1816) and the tanaid crayfish *Tanais dulongii* (Audouin, 1826). The highest number of leading species was recorded in 2021, with a nearly threefold increase compared to the 1930s, while the number of rare species decreased by 20 %. The highest crayfish settlement density, 94 % of which were amphipods, was observed in 2021. A high biomass was recorded in 1938–40, with Decapoda and Amphipoda making the main contribution (65 %). The trophic structure of the Malacostraca taxocene in the different study periods, taking into account visual observations, was represented by phyto-, detritus-, polyphagous and organisms whose food spectrum was not studied.

Key words: Malacostraca taxocene, rocks substrates, abundance, biomass, Karadag.

Поступила в редакцию 22.01.23
Принята к печати 20.02.23

УДК 582.949.27

Обзор тимьянов (*Thymus*, Lamiaceae) российской части Алтайской горной страны

Васюков В. М.

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

Род *Thymus* L. (Lamiaceae) во флоре российской части Алтайской горной страны представлен 20 видами: *T. altaicus* Klokov et Des.-Shost. (Алтайский край, Республики Алтай и Тыва), *T. asiaticus* Serg. (Алтайский край, Республика Алтай), *T. elegans* Serg. (Республики Алтай и Тыва), *T. gobicus* Tscherneva (Республика Тыва), *T. iljinii* Klokov et Des.-Shost. (Республики Алтай и Тыва), *T. irtyschensis* Klokov (Республика Алтай), *T. jensseensis* Iljin (Республика Алтай, указан для Алтайского края и Республики Тыва), *T. kamelinii* Vasjukov (Республика Алтай), *T. krylovii* Byczenn. (Республика Тыва), *T. marschallianus* Willd. (Алтайский край, Республика Алтай), *T. minussinensis* Serg. (Республика Тыва), *T. mongolicus* (Ronniger) Ronniger (Алтайский край, Республики Алтай и Тыва), *T. narymensis* Serg. (Республики Алтай и Тыва), *T. petraeus* Serg. (Республики Алтай и Тыва), *T. proximus* Serg. (Республика Алтай), *T. rasitatus* Klokov (Республика Алтай), *T. roseus* Schipcz. (Алтайский край, Республика Алтай), *T. schischkinii* Serg. (Республика Алтай и Тыва), *T. sibiricus* Klokov et Des.-Shost. (Алтайский край, Республики Алтай и Тыва), *T. stepposus* Klokov et Des.-Shost. (Алтайский край). Показано, что некоторые зарубежные исследователи ошибочно включают восточноевропейско-западноазиатский *T. marschallianus* в синонимы средневропейского *T. pannonicus* All. (*T. pulegioides* L. subsp. *pannonicus* (All.) Kerguelen); данные таксоны не конспецифичны. Предложения ряда ботаников к отвержению названия *T. marschallianus* необоснованно, и мы предлагаем законсервировать этого названия (nom. cons.) с выбранным нами лектотипом из оригинального материала, хранящегося в Берлине (Herbarium Berolinense, B) в папке «Ex Herb. Willdenow».

Ключевые слова: *Thymus*, Алтайская горная страна, Россия.

ВВЕДЕНИЕ

Наименьшие основные таксоны – виды, различающиеся по происхождению и возрасту, а, следовательно, и по степени морфологической обособленности, величине ареала и экологической приуроченности (Цвелев, 2001). Большой интерес с точки зрения проблемы вида, над- и подвидовых таксонов представляет род *Thymus* L. семейства Lamiaceae (Labiatae), включающий около 350 видов. На территории России род *Thymus* нуждается в критическом изучении и насчитывает по нашим данным около 160 видов.

Во флоре российской части Алтайской горной страны в пределах Алтайского края, Респ. Алтай и западной части Респ. Тыва род *Thymus* представлен 20 видами, достаточно морфологически дифференцированными, приуроченными к определенным географическим районам и условиям местообитания. Ранее для флоры данного региона указывалось 17 видов (Сергиевская, 1937, 1964; Клоков, 1954, 1973; Доронькин, 1997); нами дополнительно приведено еще 3 вида (Васюков, 2018, 2020) – *T. kamelinii* Vasjukov (новый для науки), *T. rasitatus* Klokov (новый для России) и *T. stepposus* Klokov et Des.-Shost. (новый для Сибири).

Цель работы – выявление таксономического состава, экологической приуроченности и географического распространения представителей рода *Thymus* российской части Алтайской горной страны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – род *Thymus* во флоре российской части Алтайской горной страны.

Главнейшие морфологические признаки, используемые для диагностики групп и отдельных видов *Thymus*: жизненная форма (различное соотношение одревеснения скелетных осей, заканчивающихся вегетативным или генеративным побегом); опушение побегов

(гонитрихное или голотрихное и характер опушения стебля под соцветием, оттопыренность, обилие и длина волосков); форма листьев и их жилкование (псевдомаргинатного или камптодромного типа); опушение листьев по поверхности и по краю; длина черешков листьев; форма соцветия (головчатое, либо более или менее удлиненное, прерванное междоузлиями); размеры чашечки во время цветения и опушение ее верхних зубцов по краю.

Основой работы послужили гербарные коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (IRK), их фотографии из Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK), Томского государственного университета (TK), Herbarium Berolinense (B), JSTOR и монографические обработки рода *Thymus*.

Мы следуем монотипической концепции вида В. Л. Комарова (1940), развитой и углубленной М. В. Клоковым (1973), а позднее Р. В. Камелиным (2009). Структура системы и объем таксонов в нижеприведенном конспекте в основном приняты по системе рода *Thymus*, разработанной М. В. Клоковым (1954, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Конспект рода *Thymus* российской части Алтайской горной страны

Genus *Thymus* L. 1753, Sp. Pl. 2: 590. – Тимьян, Чабрец.

Sect. *Verticillati* (Klokov et Des.-Shost.) Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 297.

1. *T. marschallianus* Willd. 1800, Sp. Pl. 3, 1: 141; Крылов, 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2391; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 511; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 214. – Т. Маршалла.

Описан из Таврической губ. («Tauria»). Lectotypus (Васюков, 2014): «Ex Herb. Willdenow» (B: B-W 11029-02 0). – Рис. 1.

Алтайский край, Респ. Алтай. Общее распространение: лесостепная и степная зоны Восточной Европы, юга Западной Сибири и Средней Азии (от Южного Буга до Иртыша). Степи.

Примечание. Рядом зарубежных авторов (Jalas, 1971, 1972) восточноевропейско-западноазиатский субэректный *T. marschallianus* включается в синонимы средневропейского псевдорепентного *T. pannonicus* All. (*T. pulegioides* L. subsp. *pannonicus* (All.) Kerguelen); таксоны не конспекцифичны и их объединение ошибочно.

V. Nachychko, Ye. Sosnovsky (2021) предлагают название *T. marschallianus* к отвержению (nom. utique rej. prop.) необоснованно (Васюков, 2022). Мы предлагаем законсервировать название *T. marschallianus* (nom. cons.) с выбранным нами лектотипом из оригинального материала, хранящегося в Берлине (Herbarium Berolinense, B) в папке «Ex Herb. Willdenow» (Васюков, 2014; см. Turland et al., 2018: Art. 14.9).

2. *T. stepposus* Klokov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 9(17): 194; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 512. – Т. степной.

Описан из Татарстана. Holotypus: «Prov. Ufa, Menzilinsk in silva Aktash Ursajevska, 20 VI 1913, Lobik» (LE).

Алтайский край. Общее распространение: степная зона юго-востока Восточной Европы, юга Западной Сибири и Средней Азии. Каменистые степи.

Sect. *Serpyllum* (Mill.) Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 340, p. p. [subsect. *Serpyllum*]. – sect. *Euserpyllum* (Klokov et Des.-Shost.) Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 299, nom. illeg.

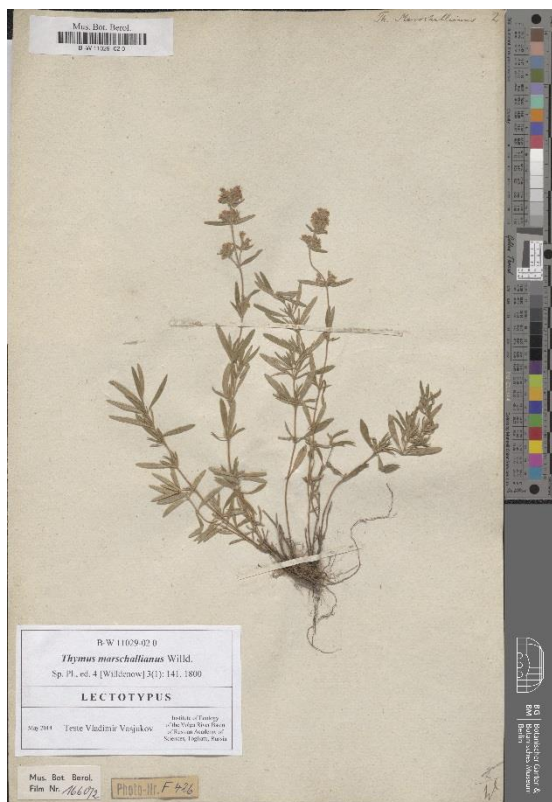


Рис. 1. *Thymus marschallianus* Willd. (B, лектотип) (фото К. Раабе)



Рис. 2. *Thymus kamelinii* Vasjukov (LE, голотип) (фото И. В. Таганова)



Рис. 3. *Thymus schischkinii* Serg. (LE, синтип) (фото В. М. Васюкова)

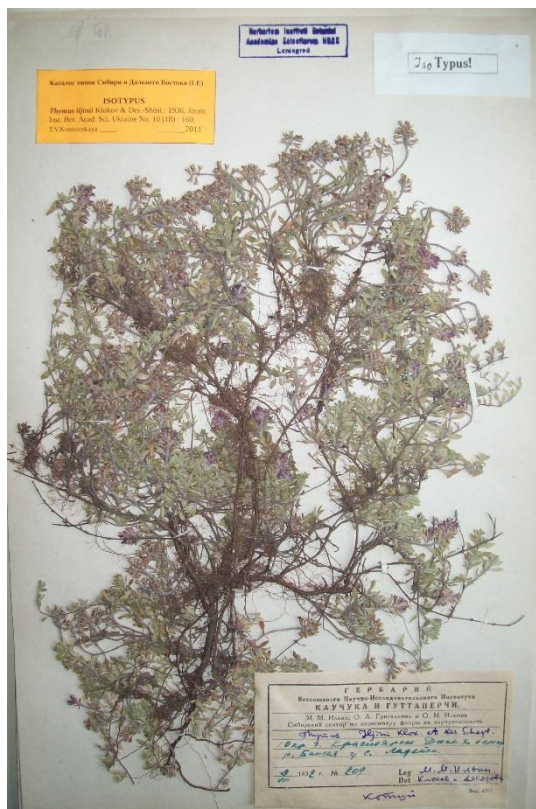


Рис. 4. *Thymus iljinii* Klokov et Des.-Shost. (LE, изотип) (фото В. М. Васюкова)

3. *T. minussinensis* Serg. 1937, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1936, 6–7: 5; id. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2391; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 524; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 214. – Т. минусинский.

Описан из р-на Минусинска. Lectotypus: (Положий, Балашова, 1989): «Красноярский окр[уг], Ширинский р-н. Окр. с. Копьево – 55° с.ш. и 59 1/2° [89°40'] в.д. Склон горы. 20 июня 1935. С. П. Абрамова» (ТК).

Респ. Тыва. Общее распространение: Южный Урал, Северный Казахстан, Южная Сибирь и Монголия (Доронькин, 1997). Каменистые степи.

4. *T. kamelinii* Vasjukov, 2018, Новости сист. высш. раст. 49: 130. – Т. Камелина.

Описан с Алтая. Holotypus: «Республика Алтай, Кош-Агачский район, плоскогорье Укок, среднее течение реки Калгуты, левый и правый берега, 49°17.5' с.ш., 88°03' в.д., 20 VII 1998, Р. В. Камелин, А. И. Шмаков, С. Смирнов, С. Дьяченко, Д. Тихонов, Е. Антонюк» (LE 01042905). – Рис. 2.

Респ. Алтай (плоскогорье Укок, среднее течение реки Калгуты). Эндемик Алтая. Каменистые склоны.

5. *T. krylovii* Byczenn. 1956, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 79–80: 10; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 210. – Т. Крылова.

Описан из р-на Минусинска. Holotypus: «Енисейская губ. Минусинский у[езд]. Окр. Минусинска, сосновый бор на песчаных склонах. 30 июня 1921. Л. Ф. Ревердатто» (ТК).

Респ. Тыва (близ г. Кызыл и пос. Шагонар). Эндемик юга Средней Сибири (Доронькин, 1997). Каменистые степи, боры.

6. *T. narymensis* Serg. 1937, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1936, 6–7: 4; id. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2389; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 528; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 216. ≡ *T. serpyllum* L. var. *hispidus* Serg. 1936, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1–2: 6–7. – Т. нарымский.

Описан из Восточного Казахстана. Holotypus: «Семипалат. губ. Бухтарминск. у. Окр. Катон-Карагая, Нарымский хребет в верх. рч. Тау-Ты-Коль – 49° с.ш. и 85°40' в.д., щебнистые склоны в предел. альпийск. обл. 24 июля 1928. П. Крылов и Л. Сергиевская» (ТК).

Респ. Алтай (Южно-Чуйский хребет) и Тыва (Шапшальский хребет). Эндемик Алтая (Доронькин, 1997). Каменистые осыпи в альпийском поясе гор.

7. *T. schischkinii* Serg. 1937, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1936, 6–7: 4; id. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2389; id. 1964, Фл. Зап. Сиб. 2: 3437; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 528; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 217. – Т. Шишкина.

Описан с Алтая. Lectotypus (Положий, Балашова, 1989): «Алтай. Ист. р. Канаса, на ледниковых моренах. 01 VIII 1931. Б. Шишкин, Л. Чиликина, Г. Сумневич» (ТК). – Рис. 3.

Респ. Алтай (истоки р. Канас, по р. Куркура, окр. с. Курай и по р. Ак-Туре, окр. с. Мены) и Тыва. Эндемик Алтая (Сергиевская, 1937, 1964; Доронькин, 1997). Каменистые осыпи и морены в горах.

8. *T. elegans* Serg. 1956, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 79–80: 8; id. 1964, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 12(2): 3438; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 210. – Т. изящный.

Описан с Алтая. Holotypus: «Алтай. Окр. курорта Чемал. В 5 км вверх по р. Катунь. Скалы и южные склоны. В расщелине. 21 июля 1942. В. В. Ревердатто и А. И. Кобленц» (ТК).

Респ. Алтай (окр. сел Майма, Чемал, по р. Красноярка, близ с. Усть-Анос, в Курайской степи близ пос. Ак-Тура) и Тыва (долина р. Ка-Хем, села Кок-Хаак и Ильинка). Общее распространение: юг Западной и Средней Сибири (Сергиевская, 1964; Доронькин, 1997). Степные склоны.

9. *T. mongolicus* (Ronniger) Ronniger, 1934, Acta Horti Gothob. 9: 99, s. str.; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 215, р. р. $\equiv$ *T. serpyllum* L. var. *mongolicum* Ronniger, 1930, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlen 10: 890. – Т. монгольский.

Описан с Алтая. Lectotypus (Чернева, 1970): «In subalpinis Alatau ad fl. Lepsa, Sarchan et Aksu, 1841, No. 1814, Karelin et Kiriloff» (W).

Алтайский край, Респ. Алтай и Тыва. Общее распространение: Алтай и горные системы Джунгарии от Тарбагатай и Саура до Джунгарского Алатау (Камелин, Буданцев, 1990). Каменистые склоны, скалы, осыпи.

10. *T. asiaticus* Serg. 1937, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1936, 6–7: 1; id. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2386; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 535, р. р. – *T. mongolicus* auct. non (Ronniger) Ronniger: Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 215, р. р. – Т. азиатский.

Описан с Алтая. Lectotypus (Положий, Балашова, 1989): «Алтай. Стан[ция] Чарышская. 30 мая 1901. П. Крылов» (ТК).

Алтайский край, Респ. Алтай. Эндемик Алтая (Сергиевская, 1937). Каменистые склоны гор.

11. *T. sibiricus* Klovov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 10(18): 159; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 539; Сергиевская, 1964, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 12 (2): 3438; id. 1964, Фл. Зап. Сиб. 2: 3438; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 219. – Т. сибирский.

Описан с Алтая. Holotypus: «Томская губ., Бийский у., скалы у с. Топольного, 28 VII 1913, № 2873, N. I. Kuznezov» (LE).

= *T. serpyllum* L. var. *sibiricus* Serg. 1936, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1–2: 6.

Syntyp: «Алтай. Р. Чулышман, по реч. Ай-Коль (Кумак-Кичу). 2 авг. 1901. П. Крылов» (ТК); «Кузнецк. окр. Горно-Шорский район. Дол. р. Мрассу. 5 VII 1929. Собр. Янушевич» (ТК); «Кузнецкий округ. Окр. Кузнецка, по бер. р. Томи. 11 июня 1892. Собр. М. Горст» (ТК) [5].

Алтайский край, Респ. Алтай и Тыва. Общее распространение: Южная Сибирь, Монголия (Сергиевская, 1964; Доронькин, 1997). Каменистые склоны, галечниковые берега рек.

12. *T. altaicus* Klovov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 10(18): 159; Сергиевская, 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2387; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 540; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 209. – Т. алтайский.

Описан из Алтая. Holotypus: «Sibiria. Reservatum Civile Altaicum, Jugum Sajainicum, In lapidosis montis, 2400 m alt. (50°39, s. l., 59°0.8' or. l.) 01 VIII 1935 (fl.), M. Chomutova» (CWU ?; isotypus – LE).

= *T. altaicus* (Serg.) Serg. 1937, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1936, 6–7: 2. $\equiv$ *T. serpyllum* L. var. *altaicus* Serg. 1936, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1–2: 6.

Syntyp: «Ю.В. Алтай, р. Чеган-Бургазы, средняя долина, сухие щебнистые склоны. 26 июня 1905. В. Сапожников» (ТК); «Восточный Алтай. Между Кош-Агачем и верховьями р. Кобдо. 1897. Демидова-сан-Донато» (ТК); «Алтай. Чуйская степь. Уроч. Тобожок к СВ от Кош-Агача. 9 июня 1906. В. Сапожников» (ТК); «Алтай. Белки между верхов. рр. Шавлы и Маашей. 27 июня 1901. П. Крылов» (ТК) (Гуреева, Балашова, 2015).

Алтайский край (с. Сrostки), Респ. Алтай и Тыва. Общее распространение: Южная Сибирь и Восточный Казахстан (Сергиевская, 1964; Доронькин, 1997). Каменистые склоны в альпийском поясе и горные степи.

13. *T. iljinii* Klovov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 10(18): 160; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 541; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 212. – Т. Ильина.

Описан из р-на Красноярска. Holotypus: «Sibiria, prov. Jenissei, prope opp. Krasnojarsk. Clives arenosi in ripis sinistris fl. Jenissej [sic], ad pag. Ladejki. 09 VIII 1932 (subdefl.) No. 209. M. Iljin» («Окр. г. Красноярска, дюны по берегу р. Енисей у села Ладейки. 09 VIII 1932 [цв., пл.], № 209, М.М. Ильин») (CWU ?; isotypus – LE). – Рис. 4.

Респ. Алтай (окр. д. Улус-Черга) и Тыва (оз. Кара-Холь, окр. г. Чадан и д. Сосновка). Общее распространение: юго-восток Западной, юг Средней и юг-запад Восточной Сибири (Доронькин, 1997). Прибрежные пески, каменистые склоны.

14. *T. proximus* Serg. 1937, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1936, 6–7: 4; id. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2387; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 590; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 217. – Т. близкий.

Описан с Алтая. Lectotypus (Положий, Балашова, 1989): «Центральн. Алтай. Верхов. р. Катунь у уст. р. Елен-Чадыра, галечн. берег. Абс. выс. 1750 м. 2 июля 1917. К. Г. Тюменцев и В. П. Марков» (ТК).

Респ. Алтай (верховья р. Катунь в устье р. Соён-Чадыр, устье р. Айгулак и др.). Общее распространение: юго-восток Западной и юг Средней Сибири, Восточный Казахстан (Тарбагатай) (Сергиевская, 1937; Доронькин, 1997). Горные склоны.

15. *T. jennisensis* Iljin, 1936, Feddes Repert. 39: 320; Сергиевская, 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2388, р. min. р.; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 546; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 213, р. р. – Т. енисейский.

Описан с Енисея (близ д. Означенной). Lectotypus (Крестовская, 2012): «Минусинский окр., Абаканская степь, берег реки Енисея около д. Означенной. 29 VII 1931 [цв.], № 155, М. Ильин» (LE 01013860).

Респ. Алтай (окр. с. Иня) (IRK); указан для Алтайского края (окр. сел Алтайское, Топольное) и Респ. Тыва (Доронькин, 1997). Общее распространение: юго-восток Западной, юг Средней и юг-запад Восточной Сибири (Доронькин, 1997). Галечниковые берега рек.

Sect. *Kotschyani* (Klokov et Des.-Shost.) Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 314.

16. *T. roseus* Schipcz. 1921, Бот. мат. (Ленинград), 24–25: 95; Сергиевская, 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2389; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 564; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 218. – Т. розовый.

Описан из Восточного Казахстана (гора Кандыгатый). Lectotypus (Клоков, 1954): «In montibus Kandygatai orientalis (prov. Semiretschensk) in saxosis ad fontes fl. uv. Kikuntai-kara-su, 17 V 1914. N. Schipczinsky. No. 870» (LE).

Алтайский край (окр. пос. Сибирячиха на Ануе, Колыванский Завод), Респ. Алтай (долина р. Элекмонар, перевал Чике-Таман). Общее распространение: юго-восток Западной Сибири, Восточный Казахстан и (?) Западная Монголия (Сергиевская, 1937; Доронькин, 1997). Гранитные скалы, каменистые склоны и осыпи.

17. *T. rasitatus* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 315; id. 1954, Фл. СССР, 21: 562. – Т. бритый.

Описан из Восточного Казахстана. Holotypus: «Kazachstania, distr. Karkaralensis, prope m. Bektau-Ata, solo subglareoso, 06 VII 1890, S. Korshinski» (LE).

Респ. Алтай (Онгудайский р-н, долина р. Большой Яломан выше с. Большой Яломан) (Васюков, 2020). Общее распространение: Восточный Казахстан (Клоков, 1954). Каменистые степные склоны, гранитные обнажения.

Sect. *Subbracteati* (Klokov et Des.-Shost.) Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 314.

18. *T. irtyschensis* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 317; id. 1954, Фл. СССР, 21: 589; Сергиевская, 1964, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 12 (2): 3440. – *T. mongolicus* auct. non (Ronniger) Ronniger: Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 215, р. р. – Т. иртышский.

Описан с Алтая. Holotypus: «Typus. Distr. Semipalatensis, distr. Ustj-Kamenogorskiensis, ripa dextra rupestris fl. Kolba Orientalis prope confl. fl. Bukonj Media, alt. s. m. 950 mt, 06 VII 1913, V. Resniczenko» (KW).

Респ. Алтай (окр. с. Усть-Анос – Восточная Колба у слияния с р. Буконой, долины рек Малый Ильгумень и Чемал, окр. с. Хабаровка). Общее распространение: юг Западной Сибири (Сергиевская, 1964). Горные склоны (на высоте 900–1500 м).

19. *T. petraeus* Serg. 1938, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1: 5; id. 1937, в Крылов, Фл. Зап. Сиб. 9: 2390 (descr. ross.); Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 590; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 217. – Т. каменистый.

Описан с Алтая. Lectotypus (Положий, Балашова, 1989): «Эксп. проф. Сапожникова. Горно-Алт. уезд, с. Тюдралы. Прав. стор. р. Чарыша. Южн. степн. склоны. 11 авг. 1921» (ТК).

Респ. Алтай (окр. с. Тюдралы, г. Змеиногорск, с. Иня) и Тыва. Общее распространение: юго-восток Западной и юго-запад Средней Сибири, восток Средней Азии, Северо-Западный Китай (Сергиевская, 1937; Доронькин, 1997). Горные степи.

20. *T. gobicus* Tschernева, 1970, Раст. Центр. Азии, 5: 86; Доронькин, 1997, Фл. Сиб. 11: 212. – Т. гобийский.

Описан из Северной Монголии. Holotypus: «jugum Gurban-Sajchan, zona montana inferior ad declivitatem lapidosam, in schistosis unacum *Artemisia procera*, 22 VIII 1943, Junatov» (LE).

Респ. Тыва. Общее распространение: юг Средней Сибири, Монголия (Чернева, 1970; Доронькин, 1997). Скалы, каменистые склоны.

Ключ определения видов рода *Thymus* российской части Алтайской горной страны

1. Скелетные оси (стволики) слабо развитые, короткие; вегетативные и генеративные побеги восходящие или почти прямостоячие. Стебли под соцветием опушены оттопыренными длинными волосками. Все листья сидячие, без заметных черешков, на поверхности с обеих сторон голые. Соцветия во время цветения цилиндрические и прерывистые, с несколькими многоцветковыми мутовками. Чашечки во время цветения 2.25–3.5 мм дл.; зубцы верхней губы по краю густо реснитчатые (секция *Verticillati*) 2.

+ Скелетные оси хорошо развитые. Стебли под соцветием опушены вниз направленными короткими, реже оттопыренными недлинными волосками. Листья более или менее черешковые, на поверхности с обеих сторон голые, реже более или менее волосистые. Соцветия головчатые, редко с 1–2 малоцветковыми мутовками. Зубцы верхней губы чашечки по краю голые, либо более или менее реснитчатые 3.

2. Листья продолговато-эллиптические, 12–30 мм дл. и 2.5–7.5 мм шир., с мелкими и слабо заметными точечными железками. Генеративные побеги 12–37 см выс. 1. *T. marschallianus*.

+ Листья почти линейные, 8–16 мм дл. и 1.2–2.5 мм шир., с более крупными и хорошо заметными точечными железками. Генеративные побеги 6–16 см выс. 2. *T. stepposus*.

3. Скелетные оси более или менее восходящие и сильно разветвленные (кустистые растения), заканчивающиеся генеративным или иногда вегетативным побегом. Генеративные и восходящие короткие вегетативные побеги простые, отходят большей частью от разветвлений скелетных осей. Листья на поверхности с обеих сторон голые. Зубцы верхней губы чашечки по краю голые (секция *Kotschyani*) 4.

+ Скелетные оси ползучие (растения не кустистые), заканчивающиеся стелющимся генеративным или вегетативным побегом. Генеративные побеги простые или иногда более или менее разветвленные (*T. krylovii* и *T. petraeus*), отходят непосредственно от скелетных осей. Листья на поверхности с обеих сторон голые (реже, сверху у *T. gobicus* и иногда у *T. altaicus* рассеянно волосистые) или более или менее густо и длинно волосистые 5.

4. Генеративные побеги 1–2.5 см выс. Средние стеблевые листья обратнояйцевидные или продолговато-яйцевидные, лопатчатые, 4–9 мм дл. и 1.75–3.5 мм шир. с коротким черешком, нижние с черешком короче половины пластинки. Соцветие плотное; цветоножки короткие, до 1.5 мм дл. Чашечки во время цветения 3.75–4.25 мм дл. 16. *T. roseus*.

+ Генеративные побеги 3–8 см выс. Средние стеблевые листья узко продолговато-эллиптические, 4–10 мм дл. и 1–2 мм шир. с коротким черешком; нижние с относительно более широкой пластинкой и более длинным черешком, почти равным всей пластинке. Соцветие более рыхлое, нередко с отодвинутой мутовкой; цветоножки 1.5–4 мм дл. Чашечки во время цветения 3–4 мм дл. 17. *T. rasitatus*.

5. Скелетные оси заканчиваются приподнимающимся генеративным побегом; развиты стелющиеся боковые вегетативные побеги, отходящие от скелетных осей. Листья на поверхности голые или редко сверху с длинными волосками (секция *Subbracteati*) 6.

+ Скелетные оси заканчиваются вегетативным побегом или редко генеративным побегом; боковые, отходящие от скелетных осей, стелющиеся вегетативные побеги не развиты. Листья на поверхности голые или более или менее густо и длинно волосистые (секция *Serpyllum*) 8.

6. Листья сверху с длинными рассеянными волосками, снизу голые. Генеративные побеги 3–5 см выс. Листья большей частью продолговато-ланцетные, 10–12 мм дл. и 2–3 мм шир. Чашечки во время цветения 4.5–5 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с ресничками 20. *T. gobicus*.

+ Листья с обеих сторон голые, лишь прицветные сверху у основания иногда коротко опушенные 7.

7. Скелетные оси довольно толстые (до 5 мм в диам.). Генеративные побеги 1–6 см выс. Листья большей частью продолговато-эллиптические, 4–8 мм дл. и 1–1.5(2) мм шир., короткочерешковые. Соцветие плотное. Чашечки во время цветения 2.5–3 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с ресничками 19. *T. petraeus*.

+ Скелетные оси тонкие. Генеративные побеги 7–12 см выс. Листья большей частью продолговато-эллиптические, иногда продолговато-обратнояйцевидные, 4–15 мм дл. и 1.5–4 мм шир., с черешком до 5 мм дл. Соцветие головчатое, нередко с отодвинутой мутовкой. Чашечки во время цветения 4–4.5 мм дл.; зубцы верхней губы по краю голые 18. *T. irtyschensis*.

8. Скелетные оси заканчиваются приподнимающимся генеративным побегом. Листья на поверхности голые 9.

+ Скелетные оси заканчиваются лежачим вегетативным побегом 11.

9. Листья эллиптические, 5–10 мм дл. и 2–5 мм шир., с черешком 1.5–2.5 мм дл. Генеративные побеги 3–8 см выс. Чашечки во время цветения 3.5–4 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с короткими щетинками 4. *T. kamelinii*.

+ Листья узко продолговато-эллиптические, до 2 мм шир. Зубцы верхней губы чашечки по краю с короткими щетинками и немногочисленными короткими ресничками 10.

10. Средние стеблевые листья 4–7 мм дл. и 0.75–1.75(2) мм шир., суженные в черешок, у нижних почти равный половине пластинки. Генеративные побеги 2–5 см выс. Чашечки во время цветения 3.5–4 мм дл. 3. *T. minussinensis*.

+ Средние стеблевые листья 6–12 мм дл. и 1–2 мм шир., с более коротким черешком. Генеративные побеги 3–9 см выс. Чашечки во время цветения 4–4.5 мм дл. 5. *T. krylovii*.

11. Листья на поверхности с обеих сторон более или менее густо и длинно волосистые. Зубцы верхней губы по краю реснитчатые 12.

+ Листья на поверхности с обеих сторон голые 13.

12. Скелетные оси довольно толстые (2–4 мм в диам.), сильно разветвленные. Генеративные побеги 2.5–3 см выс., негусто опушены вниз направленными волосками. Стеблевые листья эллиптические, яйцевидные или продолговато-обратнояйцевидные, 4–8(10) мм дл. и 1.5–3 мм шир. Чашечки во время цветения 3.5–4 мм дл. 6. *T. narymensis*.

+ Скелетные оси тонкие и длинные. Генеративные побеги 2–5.5 см выс., густо опушены оттопыренными или несколько вниз отклоненными волосками. Стеблевые листья яйцевидные, 7–12 мм дл. и 2–4 мм шир. Чашечки во время цветения 4 мм дл. 7. *T. schischkinii*.

13. Нижние стеблевые листья с черешком, равным или почти равным по длине всей пластинки (гетерофиллия резко выражена). Генеративные побеги под соцветием опушены короткими, вниз направленными волосками 14.
 + Нижние стеблевые листья с черешком не длиннее половины пластинки (гетерофиллия отсутствует или слабо выражена) 15.
14. Средние стеблевые листья яйцевидные, продолговато-яйцевидные или эллиптические, 3–9 мм дл. и 1–3 мм шир.; прицветные листья широко яйцевидные, голые. Скелетные оси 1–2 мм в диам. Генеративные побеги 1.5–5(8) см выс. Чашечки во время цветения 3.5–3.75 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с щетинками и иногда с несколькими ресничками 10. *T. asiaticus*.
 + Средние стеблевые листья продолговато-лопатчатые, 8–9 мм дл. и около 3 мм шир.; прицветные листья более крупные, 11–12 мм дл. и 3–3.5 мм шир., продолговатые, сверху рассеянно волосистые. Скелетные оси обычно около 1 мм в диам. Генеративные побеги (2)4–8 см выс. Чашечки во время цветения около 4 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с щетинками 9. *T. mongolicus* s. str.
15. Генеративные побеги под соцветием опушены короткими, вниз направленными волосками. Чашечки снизу коротко волосистые; зубцы верхней губы по краю голые или с ресничками 16.
 + Генеративные побеги под соцветием опушены более или менее длинными, оттопыренными или вниз направленными волосками. Чашечки снизу длинно волосистые; зубцы верхней губы по краю всегда с ресничками 17.
16. Листья большей частью яйцевидные или яйцевидно-эллиптические, 4–10 мм дл. и 1.5–5 мм шир. Генеративные побеги 4–11 см выс. Соцветие рыхловатое, иногда с отодвинутой мутовкой. Чашечка во время цветения 3.5–4.5 мм дл.; зубцы верхней губы по краю голые 15. *T. jennisseensis*.
 + Листья большей частью продолговато-эллиптические, 10–13 мм дл. и 3–5 мм шир., по краю иногда слабо зазубренные. Генеративные побеги 4–5 см выс. Соцветие плотное. Чашечка во время цветения 3.5–4 мм дл.; зубцы верхней губы по краю реснитчатые 14. *T. proximus*.
17. Генеративные побеги тонкие, отчасти изогнутые, 10–17 см выс.; междоузлия удлинённые, в 1.5–3 раза длиннее листьев. Листья большей частью продолговатые, 9–14 мм дл. и 2–3 мм шир. Соцветия рыхловатые, с 1–2 раздвинутыми мутовками. Чашечки во время цветения 4 мм дл. 8. *T. elegans*.
 + Генеративные побеги более крепкие, прямые; междоузлия укороченные 18.
18. Средние стеблевые листья довольно крупные, эллиптические или продолговато-эллиптические, (6.5)8–15(18) мм дл. и 2.5–6(7.5) мм шир. Генеративные побеги 4–16 см выс. Чашечки во время цветения около 4 мм дл. 11. *T. sibiricus*.
 + Средние стеблевые листья более мелкие 19.
19. Листья эллиптические или реже яйцевидные, 4–8(10) мм дл. и 1.5–3(3.5) мм шир., с развитыми черешками до 2 мм дл. Чашечки во время цветения 3.5–3.75 мм дл. Генеративные побеги обычно 2–5 см выс. 12. *T. altaicus*.
 + Листья продолговато-эллиптические, 6–11.5 мм дл. и 2–3.25 мм шир., с короткими, малозаметными черешками. Чашечки во время цветения 4.5–5 мм дл. Генеративные побеги обычно 5–10 см выс. 13. *T. iljinii*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Род *Thymus* во флоре российской части Алтайской горной страны представлен 20 видами, в том числе: Алтайский край – 8 видов, Респ. Алтай – 16 видов и западная часть Респ. Тыва – 12 видов: *T. altaicus* Klokov et Des.-Shost. (Алтайский край, Республики Алтай и Тыва), *T. asiaticus* Serg. (Алтайский край, Республика Алтай), *T. elegans* Serg. (Республики Алтай и Тыва), *T. gobicus* Tschernева (Республика Тыва), *T. iljinii* Klokov et Des.-Shost. (Республики Алтай и Тыва), *T. irtyschensis* Klokov (Республика Алтай), *T. jennisseensis* Iljin (Республика

Алтай; указан для Алтайского края и Республики Тыва), *T. kamelinii* Vasjukov (Республика Алтай), *T. krylovii* Byczenn. (Республика Тыва), *T. marschallianus* Willd. (Алтайский край, Республика Алтай), *T. minussinensis* Serg. (Республика Тыва), *T. mongolicus* (Ronniger) Ronniger (Алтайский край, Республики Алтай и Тыва), *T. narymensis* Serg. (Республики Алтай и Тыва), *T. petraeus* Serg. (Республики Алтай и Тыва), *T. proximus* Serg. (Республика Алтай), *T. rasitatus* Klokov (Республика Алтай), *T. roseus* Schipcz. (Алтайский край, Республика Алтай), *T. schischkinii* Serg. (Республика Алтай и Тыва), *T. sibiricus* Klokov et Des.-Shost. (Алтайский край, Республики Алтай и Тыва), *T. stepposus* Klokov et Des.-Shost. (Алтайский край). Показано, что некоторые зарубежные исследователи ошибочно включают восточноевропейско-западноазиатский *T. marschallianus* в синонимы средневропейского *T. pannonicus* All. (*T. pulegioides* L. subsp. *pannonicus* (All.) Kerguelen); данные таксоны не конспецифичны. Предложения ряда ботаников к отвержению названия *T. marschallianus* необоснованно, и мы предлагаем законсервировать этого названия (nom. cons.) с выбранным нами лектотипом из оригинального материала, хранящегося в Берлине (Herbarium Berolinense, B) в папке «Ex Herb. Willdenow».

Благодарности. Автор благодарен за консультации И. И. Гуреевой, В. М. Доронькину, М. С. Князеву, Д. А. Кривенко, В. М. Остапко, [С. В. Саксонову], И. В. Соколовой, И. В. Татанову и за сканирование лектотипа *Thymus marschallianus* K. Raabe.

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН: № 1021060107217-0-1.6.19.

Список литературы

- Васюков В. М. О крымских тимьянах (*Thymus* L., Lamiaceae) // Новости систематики высших растений. – 2014. – Т. 45. – С. 110–121.
- Васюков В. М. Новый вид рода *Thymus* (Lamiaceae) из Республики Алтай // Новости систематики высших растений. – 2018. – Т. 49. – С. 130–132. DOI: 10.31111/novitates/2018.49.130
- Васюков В. М. Род *Thymus* (Lamiaceae) на юге Западной Сибири // Растительный мир Азиатской России. – 2020. – Т. 1, № 37. – С. 25–31. DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(25-31)
- Васюков В. М. Обзор рода *Thymus* (Lamiaceae) Российского Кавказа // Ботанический журнал. – 2022. – Т. 107, № 5. – С. 453–465. DOI: 10.31857/S000681362205009X
- Гуреева И. И., Балашова В. Ф. Типовые образцы Lamiaceae Martinov в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. – 2015. – Т. 111. – С. 33–56. DOI: 10.17223/20764103.111.3
- Доронькин В. М. Семейство Lamiaceae (Labiatae) – Яснотковые (Губоцветные) // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1997. – Т. 11. – С. 157–225.
- Камелин Р. В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313 (S1). – С. 141–149.
- Камелин Р. В., Буданцев А. Л. Обзор видов рода *Thymus* L. во флоре МНР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1990. – Т. 95, № 3. – С. 91–98.
- Клоков М. В. Род Тимьян – *Thymus* L. // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – С. 470–590.
- Клоков М. В. Расообразование в роде тимьянов – *Thymus* L. на территории Советского Союза. – Киев: Наукова Думка, 1973. – 190 с.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений: Страница из истории биологии. – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1940. – 212 с.
- Крестовская Т. В. Типовые образцы таксонов сем. Lamiaceae Martinov Сибири и российского Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) // Turczaninowia. – 2012. – Т. 15, № 2. – С. 45–58.
- Положий А. В., Балашова В. Ф. Типы таксонов в Гербарии им. П. Н. Крылова. – Томск: Томский университет, 1989. – 47 с.
- Сергиевская Л. П. Род *Thymus* L. – Тимьян // Флора Западной Сибири. – Томск: Томский университет, 1937. – Вып. 9. – С. 2383–2393.
- Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. – Томск: Томский университет, 1964. – Т. 12, ч. 2. – С. 3255–3550.
- Цвелев Н. Н. О роде *Pimpinella* L. (Apiaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. – 2001. – Т. 33. – С. 190–200
- Чернева О. В. Сем. Labiatae Juss. // Растения Центральной Азии. – Л.: Наука, 1970. – Т. 5. – С. 9–95.

Jalas J. Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe. II. Comments on species and subspecies. Flora Europaea. Notulae Systematicae... N 10 // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1971. – Vol. 64. – P. 247–271.

Jalas J. Genus *Thymus* L. // Flora Europaea. – Cambridge, 1972. – Vol. 3. – P. 172–182.

Nachychko V. O., Sosnovsky Y. V. (2810) Proposal to reject the name *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) // Taxon. – 2021. – Vol. 70, N 2. – P. 439–440. DOI: 10.1002/tax.12485

Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017 // Regnum Vegetabile. – Vol. 159. – Glashütten: Koeltz Botanical Books. – 254 p. DOI: 10.12705/Code.2018

Vasjukov V. M. Review of the genus *Thymus* (Lamiaceae) of the Russian part of the Altai Mountains // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 21–31.

The genus *Thymus* L. (Lamiaceae) is represented by 20 species in the flora of the Russian part of the Altai Mountains: *T. altaicus* Klovov et Des.-Shost. (Altai Krai, Republics of Altai and Tyva), *T. asiaticus* Serg. (Altai Krai, Republic of Altai), *T. elegans* Serg. (Republics of Altai and Tyva), *T. gobicus* Tscherneva (Republic of Tyva), *T. iljinii* Klovov et Des.-Shost. (Republics of Altai and Tyva), *T. irtyschensis* Klovov (Republic of Altai), *T. jennisseensis* Iljin (Republic of Altai; indicated for Altai Krai and Republic of Tyva), *T. kamelinii* Vasjukov (Republic of Altai), *T. krylovii* Byczenn. (Republic of Tyva), *T. marschallianus* Willd. (Altai Krai, Republic of Altai), *T. minussinensis* Serg. (Republic of Tyva), *T. mongolicus* (Ronniger) Ronniger (Altai Krai, Republic of Altai and Tyva), *T. narymensis* Serg. (Republic of Altai and Tyva), *T. petraeus* Serg. (Republic of Altai and Tyva), *T. proximus* Serg. (Republic of Altai), *T. rasitatus* Klovov (Republic of Altai), *T. roseus* Schipcz. (Altai Krai, Republic of Altai), *T. schischkinii* Serg. (Republic of Altai and Tyva), *T. sibiricus* Klovov et Des.-Shost. (Altai Krai, Republic of Altai and Tyva), *T. stepposus* Klovov et Des.-Shost. (Altai Krai). It is shown that some foreign researchers mistakenly include the East European-West Asian *Thymus marschallianus* as synonyms of the Central European *T. pannonicus* All. (*T. pulegioides* L. subsp. *pannonicus* (All.) Kerguelen); these taxa are not conspecific. Moreover, the authors consider the proposals of some botanists to reject the name *T. marschallianus* unreasonable and, therefore, suggest preserving this name (nom. cons.) with the lectotype they have chosen from the original material stored in Berlin (Herbarium Berolinense, B) in the folder «Ex Herb. Willdenow».

Key words: Russia, Altai Mountains, *Thymus*.

Поступила в редакцию 19.12.22

Принята к печати 30.12.22

УДК 577.29:573.6:57.021

Контроль австралийского желобчатого червеца (*Icerya purchasi* Maskell) при помощи инновационного олигонуклеотидного инсектицида Авжеч-11

Гальчинский Н. В.¹, Усеинов Р. Ж.¹, Новиков И. А.¹, Оберемок В. В.^{1,2}

¹ Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Симферополь, Республика Крым, Россия

pcr.product@gmail.com, useinovrefat@gmail.com, i.nowikow2012@mail.ru

² Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

Ялта, Республика Крым, Россия

voloberemok@gmail.com

Изменение климата создает благоприятные условия для роста популяций насекомых-вредителей. В настоящее время в мире наблюдается увеличение числа вспышек насекомых-вредителей, связанное с многолетним повышением средней температуры климатических систем. Ущерб, наносимый вредителем цитрусовых австралийским желобчатым червецом *Icerya purchasi* Maskell, в последние годы тоже увеличивается. Борьба с этим видом крайне затруднена, поскольку не все современные химические инсектициды способны контролировать его численность. Кроме этого, использование химических инсектицидов для борьбы с этим вредителем нежелательно, так как плоды цитрусовых употребляют в пищу, а химические средства кумулятивно накапливаются в организме и наносят системный вред здоровью человека. Таким образом, изменение климата вызывает потребность как сельского, так лесного хозяйства в безопасных и эффективных инсектицидах с низким углеродным следом и длительным операционным сроком действия, таких как инсектициды на основе олигонуклеотидов (олигонуклеотидных инсектицидов) – ДНК-инсектицидов, разработанных на основе дезоксирибонуклеиновой кислоты. В этой статье мы впервые демонстрируем успешное использование короткого одноцепочечного фрагмента гена 28S рибосомальной РНК (рРНК), который мы назвали Авжеч-11, для борьбы с австралийским желобчатым червецом и предлагаем использование олигонуклеотидных инсектицидов с нулевым углеродным следом для крупномасштабного внедрения в сельском и лесном хозяйстве.

Ключевые слова: *Icerya purchasi*, австралийский желобчатый червец, олигонуклеотидные инсектициды, ДНК-инсектициды, олинциды, изменение климата, углеродный след, защита растений.

ВВЕДЕНИЕ

Повышение околоземной температуры связано с глобальным изменением климата. Это влечет за собой изменение структуры природных сообществ, в том числе численности популяций насекомых-вредителей сельскохозяйственных культур за счет увеличения количества генераций, а также увеличивает риск миграции инвазивных вредителей (Biber-Freudenberger et al., 2016; Shabani et al., 2016; Pareek et al., 2017). В последние годы именно значительное повышение температуры (Wells, Tonkyn, 2018) оказало влияние на состояние экосистем, так как насекомые являются пойкилотермными организмами, температура тела которых зависит от температуры окружающей среды. Таким образом, температура, вероятно, является наиболее важным фактором окружающей среды, влияющим на поведение, распространение, развитие и размножение насекомых (Kocmánková et al., 2010). Следовательно, основные факторы изменения климата (повышение содержания CO₂ в атмосфере, повышение температуры и снижение влажности почвы) могут существенно повлиять на динамику популяций насекомых-вредителей и на урожай (Fand et al., 2012). Вышеописанные изменения способствуют распространению многих видов насекомых-вредителей в новые географические регионы, а также облегчают их перемещение из одного региона в другой.

Выбросы парниковых газов, связанные с применением инсектицидов против инвазивных видов насекомых-вредителей, представляют собой ущерб для окружающей среды, который

практически не учитывается (Heimpel et al., 2013). Однако недавние исследования показывают, что деятельность человека, такая как производство и использование инсектицидов, в значительной степени способствовала повышению околоземной температуры за счет выбросов парниковых газов: диоксида углерода (CO₂), метана (CH₄) и закиси азота (N₂O) (Heimpel et al., 2013; Kaliappan et al., 2019; Yoro, Daramola, 2020).

В качестве решения мы предлагаем использование олигонуклеотидных инсектицидов (Oberemok et al., 2018) с нулевым углеродным следом для борьбы с насекомыми-вредителями. Современный твердофазный синтез олигонуклеотидных инсектицидов (олинцидов) на ДНК-синтезаторах с использованием фосфорамидитов не приводит к накоплению парниковых газов, таких как оксид азота, озон, метан или углекислый газ. Синтез ДНК происходит в безвоздушной среде в растворе ацетонитрила с использованием катализаторов. Основными веществами, используемыми для синтеза олигонуклеотидов, являются амидиты, тетразол, 1-метилимидазол, триэтиламин, уксусно-пропионовый ангидрид, пиридин, йод, уксусная и трихлоруксусная кислоты, дихлорметан, ацетонитрил. По сравнению с химическими инсектицидами, наиболее часто используемыми для борьбы с австралийским желобчатым червецом *Icerya purchasi* Maskell (Hemiptera: Monophlebidae), ДНК-инсектициды не оставляют углеродного следа.

В этом исследовании мы впервые применили олигонуклеотидный инсектицид Авжеч-11 с нулевым углеродным следом для борьбы с серьезным вредителем цитрусовых *I. purchasi* в качестве альтернативы неоникотиноидам (например, тиаметоксаму), производство которых сопровождается значительным выбросом углекислого газа в атмосферу (Cech et al., 2022).

Цель наших исследований – оценить инсектицидный потенциал олигонуклеотидного инсектицида с нулевым углеродным следом Авжеч-11 в регуляции численности австралийского желобчатого червеца.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Эксперимент по выявлению эффективности ДНК-инсектицида Авжеч-11 в отношении австралийского желобчатого червеца *I. purchasi*, поражающего австралийский лавр (чубушник) *Pittosporum tobira* Thunb. (Apiales: Pittosporaceae) был проведен в периоды с октября по февраль в 2020 и в 2021 годах. Эксперимент был проведен в трех повторностях. Эксперимент проводился на территории Никитского ботанического сада (Ялта, Крым).

Для выбора последовательности Авжеч-11 (5'-ACA-CCG-ACG-AC-3') был использован алгоритм веб-приложения BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Последовательность была синтезирована на ДНК-синтезаторе ASM-800E (БИОССЕТ, Россия). Затем её использовали в качестве контактного олинцида, растворенного в деионизированной воде в концентрации 100 нг/мкл, который наносили с помощью ручного распылителя на листья *P. tobira* (1 мг ДНК-инсектицида на 1 м² листьев). В качестве контроля использовалась группа, обработанная деионизированной водой. В ходе трех повторных экспериментов было обработано 3111 насекомых, которые были включены в статистическую выборку для определения смертности. Было проведено три эксперимента по исследованию экспрессии гена 28S рРНК у насекомых из разных групп в трехкратной повторности (Ребриков и др., 2009).

Для сравнения эффективности олигонуклеотидного инсектицида Авжеч-11 в отношении *I. purchasi* с коммерчески доступным химическим инсектицидом в качестве стандарта использовали неоникотиноидный инсектицид Актара® (тиаметоксам, 1 г/л). Авжеч-11 применяли к целевому растению *P. tobira*.

Суммарную РНК выделяли из личинок *I. purchasi* с помощью реагента ExtractRNA (Евроген, Россия) согласно инструкции производителя. Для получения повторностей для каждой обработки проводили три независимых экстракции. Качество и концентрацию выделенной тотальной РНК оценивали с помощью спектрофотометра NanoDrop Lite (Thermo Fisher Scientific, США). Качество выделенной тотальной РНК оценивали, загружая 5 мкл элюированного объема в гель с содержанием агарозы 1,8 %, и проводили электрофорез в трис-

боратном буфере (TBE) с напряжением 10 В/см в течение 40 минут. Выделение РНК проводили с использованием 25 мг личинок для каждой группы эксперимента. Количество, интенсивность и характер полос РНК были одинаковыми во всех экспериментальных группах, что подтверждает качество и воспроизводимость выделения РНК из материала насекомых.

Для обратной транскрипции использовали 0,1 мкг total РНК *I. purchasi* с обратным праймером Авжеч-Р (5'-GCA-AGT-GCA-CAA-CTT-GAA-CG-3') и набор MMLV Reverse Transcriptase (Евроген, Россия), осуществляя реакцию по методике производителя. Далее для оценки уровня представленности транскриптов 28S рРНК (Paule, White, 2000) в исследуемых образцах проводили ПЦР в реальном времени на амплификаторе LightCycler® (Roche, Швейцария) с геноспецифичными праймерами Авжеч-Ф 5'-AGG ATT CAC ACG GTG GAG TC-3' и Авжеч-Р 5'-GCA AGT GCA CAA CTT GAA CG-3' с использованием набора FastStart SYBR Green Master Mix (Roche, Швейцария) в соответствии с инструкциями производителя.

Для статистического анализа стандартную ошибку среднего определяли и оценивали с помощью t-критерия Стьюдента; $p < 0,05$ и $p < 0,01$ считались значимыми. 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

В результате проделанного эксперимента была обнаружена смертность личинок в группах Контроль, Актара® и Авжеч-11, соответственно, на третьи, седьмые и десятые сутки после обработки. Авжеч-11 по сравнению с контролем показал достоверный инсектицидный эффект на третьи ($\chi^2=53,6$, $p < 0,01$, $N=724$, $df=1$), седьмые ($\chi^2=42,3$, $p < 0,01$, $N=642$, $df=1$) и десятые ($\chi^2=96,5$, $p < 0,01$, $N=545$, $df=1$) сутки. В то же самое время, Актара® по сравнению с контролем показал более умеренный инсектицидный эффект на третьи ($\chi^2=19,8$, $p < 0,01$, $N=631$, $df=1$), 7-е ($\chi^2=12,7$, $p < 0,01$, $N=649$, $df=1$) и десятые ($\chi^2=3,2$, $p < 0,01$, $N=634$, $df=1$) сутки (табл. 1).

Таблица 1

Эффективность применения ДНК-инсектицидов в отношении личинок *Icerya purchasi*

Сутки	Смертность, %		
	Контроль (вода)	Актара® (тиаметоксам)	Авжеч-11
Третьи	14±2,8	28,7±3,5**	42,3±2,2**
Седьмые	20,1±6,3	33,7±2,5*	45±4,7**
Десятые	23,7±9	35,3±2,1	70,5±0,8**

Примечание к таблице. * – достоверное различие ($p < 0,05$) по сравнению с контрольной группой; ** – достоверное различие ($p < 0,01$) по сравнению с контрольной группой.

Мы оценили специфичность действия ДНК-инсектицида Авжеч-11 на экспрессию 28S рРНК вредителя. Снижение экспрессии гена-мишени является золотым стандартом для доказательства специфичности действия антисмысловых олигонуклеотидов (Dias, Stein, 2002). Концентрация 28S рРНК у насекомых, обработанных Авжеч-11, была ниже в 1,4 раза по сравнению с контрольной группой на третьи сутки и значительно ниже – в 6,4 раза по сравнению с контрольной группой на седьмые сутки (рисунок 1). Это свидетельствует о том, что целевая 28S рРНК разрушается и фрагмент Авжеч-11 снижает её концентрацию по механизму действия РНКазы Н зависимых антисмысловых олигонуклеотидов (Dias, Stein, 2002; Oberemok et al., 2018).

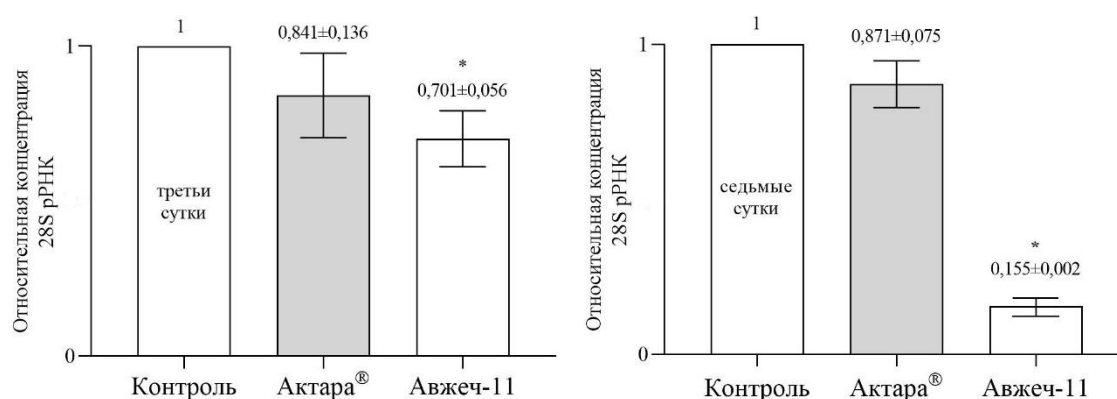


Рис. 1. Относительная концентрация 28S рРНК в *Icerya purchasi* на третьи и седьмые сутки после обработки Актарой® и Авжеч-11

Данные представляют собой средние значения и стандартные ошибки концентраций рибосомальной РНК для 3 повторов относительно контрольной (обработанной водой) группы. Значения для контроля равны 1 (100 %); * – достоверное различие по сравнению с контрольной группой ($p < 0,01$).

Более высокие температуры создают дисбаланс в природных системах, вызывая новые вспышки насекомых-вредителей. В свою очередь, это приводит к увеличению частоты использования инсектицидов и увеличению норм их применения, поскольку необходимо контролировать большее количество вредителей (Matzrafi, 2019). Еще одним негативным последствием, которое может возникнуть в результате повышения температуры, является снижение эффективности биологической борьбы на основе безвредных естественных врагов насекомых-вредителей, что может стать серьезной проблемой для будущих программ по защите растений (Skendžić et al., 2021). Современные инсектициды влияют на изменение климата в основном во время их производства, сопровождающегося выделением парниковых газов. Высокий уровень парниковых газов в атмосфере привел к глобальному потеплению, таянию ледниковых щитов, повышению уровня моря, возникновению экстремальных погодных явлений, изменению характера осадков и так далее (Kumar, 2012). Однако, несмотря на доступность инсектицидов с пониженным риском и более низким уровнем выбросов парниковых газов, многие специалисты по борьбе с вредителями продолжают полагаться на пиретроиды, органофосфаты и неоникотиноиды из-за их широкого спектра действия и более низкой стоимости.

Многие тактики борьбы с вредителями, снижающие потребность в применении химических инсектицидов, также могут способствовать дальнейшему сокращению выбросов парниковых газов (Heimpel et al., 2013). По нашему мнению, одним из решений сокращения выбросов парниковых газов в современных усилиях по борьбе с насекомыми-вредителями является использование разработанных нами олинцидов, которые имеют нулевой углеродный след.

Использование олигонуклеотидных инсектицидов (ДНК-инсектицидов) также могло бы решить проблему возникновения устойчивости насекомых к инсектицидам. Применение коротких одноцепочечных фрагментов высококонсервативных участков последовательностей генов насекомых-вредителей должно замедлить развитие устойчивости к олинцидам, поскольку исследования показали, что потенциальные мутации, ответственные за изменения в генах-мишенях, происходят с очень низкой скоростью в консервативных частях генов (Жимулёв, 2007). Таким образом, даже если мы не сможем остановить генетические процессы, ведущие к устойчивости к инсектицидам, мы можем замедлить ее появление, используя ДНК-инсектициды, основанные на очень консервативных областях функционально важных генов, таких как 5,8S, 18S и 28S рРНК гены (Oberemok et al., 2019; Gal'chinsky et al., 2020, Useinov et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Олигонуклеотидный инсектицид Авжеч-11 проявил более высокий инсектицидный эффект против *I. purchasi* по сравнению с классическим инсектицидом Актара®. Таким образом, высокая эффективность олигонуклеотидных инсектицидов, а также их нулевой углеродный след во время производства делают их перспективными кандидатами для крупномасштабного использования для борьбы с насекомыми-вредителями в эпоху глобального потепления.

Исследование выполнено в рамках государственного задания «Разработка олигонуклеотидных конструкций для получения избирательных и высокоэффективных препаратов для медицины и сельского хозяйства» (регистрационный номер FZEG-2021-0009).

Список литературы

- Жимулёв И. Ф. Общая и молекулярная генетика / [Ред. Е. С. Беляева, А. П. Акифьева]. – Новосибирск: Сиб. ун-в. изд-во, 2007. – 479 с.
- ПШР «в реальном времени» / [Ред. Д. В. Ребриков]. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2009. – 223 с.
- Biber-Freudenberger L., Ziemacki J., Tonnang H. E., Borgemeister C. Future Risks of Pest Species under Changing Climatic Conditions // PLOS ONE. – 2016. – Vol. 11, N 4. – P. e0153237.
- Cech R., Leisch F., Zaller J. G. Pesticide Use and Associated Greenhouse Gas Emissions in Sugar Beet, Apples, and Viticulture in Austria from 2000 to 2019 // Agriculture. – 2022. – Vol. 12, N 6. – P. 879.
- Dias N., Stein C. A. Antisense oligonucleotides: Basic concepts and mechanisms // Molecular Cancer Therapeutics. – 2002. – Vol. 1, N 5. – P. 347–355.
- Fand B. B., Kamble A. L., Kumar M. Will climate change pose serious threat to crop pest management: A critical review? // International Journal of Scientific and Research Publications. – 2012. – Vol. 2, N 11. – P. 1–14.
- Gal'chinsky N., Useinov R., Yatskova E., Laikova K., Novikov I., Gorlov M., Trikoz N., Sharmagiy A., 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, N 2. – P. 220–223.
- Heimpel G. E., Yang Y., Hill J. D., Ragsdale D. W. Environmental consequences of invasive species: greenhouse gas emissions of insecticide use and the role of biological control in reducing emissions // PLOS ONE. – 2013. – Vol. 8, N 8. – P. e72293.
- Kaliappan S. B., Gunasekaran Y., Smyrna R., Meena R. S. Soil and Environmental Management. In: Meena R., Kumar S., Bohra J. and Jat M. (Ed.), Sustainable management of soil and environment. Singapore: Springer. – 2019. – P. 1–28.
- Kocmánková E., Trnka M., Juroch J., Dubrovský M., Semerádová D., Mozny M., Žalud Z. A. Impact of climate change on the occurrence and activity of harmful organisms // Plant protection science. – 2010. – Vol. 45. – P. 48–52.
- Kumar S. V. Climate change and its impact on agriculture: a review // International Journal of Agriculture Environment and Biotechnology. – 2012. – Vol. 4, N 2. – P. 297–302.
- Matzrafi M. Climate change exacerbates pest damage through reduced pesticide efficacy // Pest Management Science. – 2019. – Vol. 75, N 1. – P. 9–13.
- Oberemok V. V., Laikova K. V., Repetskaya A. I., Kenyo I. M., Gorlov M. V., Kasich I. N., Krasnodubets A. M., Gal'chinsky N. V., Fomochkina I., Zaitsev A. S., Bekirova V. V., Seidosmanova E., Dydik K. I., Meshcheryakova A. O., Nazarov S., Smaglyi N. N., Chelengerova E. L., Kulanova A. A., Deri K., Subbotkin M. V., Useinov R. Z., Shumskykh M. N., Kubyshkin A. A Half-Century History of Applications of Antisense Oligonucleotides in Medicine, Agriculture and Forestry: We Should Continue the Journey // Molecules. – 2018. – Vol. 23, N 6. – P. 1302.
- Oberemok V. V., Laikova K. V., Gal'chinsky N. V., Useinov R. Z., Novikov I. A., Temirova Z. Z., Shumskykh M. N., Krasnodubets A. M., Repetskaya A. I., Dyadichev V., Fomochkina I. I., Bessalova E. Y., Makalish T. P., Gninenko Y., Kubyshkin A. V. 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.
- Pareek A., Meena B. M., Sharma S., Teterwal M. L., Kalyan R. K., Meena B. L. Impact of climate change on insect pests and their management strategies. In: Kumar P. S., Kanwat M., Meena P. D., Kumar V., Alone R. A. (Ed.), Climate change and sustain-able agriculture, New India Publishing Agency. – 2017. – P. 253–286.
- Paule M. R., White R. J. Transcription by RNA polymerases I and III // Nucleic Acids Research. – 2000. – Vol. 28, N 6. – P. 1283–1298.
- Shabani F., Kumar L., Ahmadi M. A comparison of absolute performance of different correlative and mechanistic species distribution models in an independent area // Ecology and Evolution. – 2016. – Vol. 6, N 16. – P. 5973–5986.
- Skendžić S., Zovko M., Živković I. P., Lešić V., Lemić D. The Impact of Climate Change on Agricultural Insect Pests // Insects. – 2021. – Vol. 12, N 5. – P. 440.

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.

Wells C. N., Tonkyn D. Changes in the Geographic Distribution of the Diana Fritillary (*Speyeria diana*: Nymphalidae) under Forecasted Predictions of Climate Change // Insects. – 2018. – Vol. 9, N 3. – P. 94.

Yoro K. O., Daramola M. O. CO₂ emission sources, greenhouse gases, and the global warming effect / In: Rahimpour M. R., Farsi M., Makarem M. A. (Ed.), Advances in Carbon Capture. Elsevier. – 2020. – P. 3–28.

Gal'chinsky N. V., Useinov R. Z., Novikov I. A., Oberemok V. V. Control of the cottony cushion scale (*Icerya purchasi* Maskell) using the innovative oligonucleotide insecticide Avzhech-11 // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 32–37.

Climate change creates favourable conditions for growth of pest populations. Currently, there is an increase in the number of outbreaks of insect pests in the world associated with a long-term increase in the average temperature. The damage caused by the citrus pest *Icerya purchasi* Maskell has also increased in recent years. It is extremely difficult to control this pest species as not all modern chemical insecticides are able to combat it. Moreover, the use of chemical insecticides is undesirable, as chemical agents cumulatively accumulate in the body and cause systemic harm to human health. Thus, climate change causes the demand of both agriculture and forestry for safe and effective insecticides with a low carbon footprint and a long operational life, such as oligonucleotide insecticides (DNA insecticides). The authors first demonstrate the successful application of a short antisense single-stranded fragment of the 28S ribosomal RNA (rRNA) gene, which they called Avzhech-11, to combat *Icerya purchasi* Maskell. The use of zero-carbon oligonucleotide insecticides is offered for large-scale implementation in agriculture and forestry.

Key words: *Icerya purchasi*, cottony cushion scale, oligonucleotides insecticides, DNA insecticides, climate change, carbon footprint, antisense technologies, plant protection.

Поступила в редакцию 07.11.22
Принята к печати 01.12.22

УДК: 595.371-15(262.5+262.54)

Экологические группы, экоморфы и жизненные формы амфипод (Crustacea, Amphipoda) Черного и Азовского морей

Гринцов В. А.

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

На основе анализа морфологии, биологии, этологии и экологии 141 вида амфипод Черного и Азовского морей выделено пять экологических групп: трубкожилы, перфораторы, комменсалы, кривофилы (от греческого «κρυφο» – прятаться, «phileo» – любить) и мезопсаммофилы (от греческого «meso» – внутри, «psammo» – песок, «phileo» – любить). В пределах данных пяти экологических групп обозначены экоморфы и жизненные формы. У кривофилов выделена капреллидная экоморфа (семейство Caprellidae) и 9 жизненных форм, названных по таксонам, входящим в них: хиалидная (род *Hyale*), дексаминидная (род *Dexamine*), гаммаридная (род *Gammarus*), эдицеротидная (семейство Oedicerotidae), мегалуропидная (род *Megaluropus*), талитридная (семейство Talitridae), харпинидная (род *Harpinia*), стеноидная (род *Stenothoe*), лизианассидная (семейство Lysianassidae). Жизненные формы всех 5 экологических групп не ограничены таксонами, по которым они названы. Трубкожилы разделены на ампелисцидную (род *Ampelisca*), ампитоидную (род *Ampithoe*) и монокорифидную (род *Monocorophium*) жизненные формы. У перфораторов выделена одна жизненная форма – бианколинидная (род *Biancolina*). У комменсалов обозначены три жизненные формы: кардиофилидная (род *Cardiophilus*), коломастигидная (род *Colomastix*) и лейкоидная (род *Leucothoe*). У мезопсаммофилов выделены две жизненные формы – батипорейная (род *Bathyporeia*) и маеотикоидная – вид *Pontogammarus maeoticus* (Sovinskij, 1894). В настоящей статье анализируются экологические группы, экоморфы и жизненные формы, а также их распределение по сообществам, биотопам, средам обитания или экотопам в соответствии с морфологическими идиоадаптациями амфипод, а также этологией, экологией и биологией этих ракообразных.

Ключевые слова: Amphipoda, экоморфы, экологические группы, жизненные формы, Черное море, Азовское море.

ВВЕДЕНИЕ

Экологические группы (Димо, Келлер, 1907), экоморфы (Алеев, 1980) и жизненные формы (термин введен А. Гумбольтом в 1806 году, в зоологии одним из первых в современном значении приведен А. Н. Формозовым (1929)) живых организмов формируются в процессе эволюции под влиянием той или иной среды обитания, в том числе через идиоадаптации, определяющие успех выживания организмов в предпочитаемых экотопах, биотопах, сообществах. Идиоадаптации не приводят к общему повышению уровня организации организмов как ароморфозы, но преобразуют частные изменения функции органов (Северцов, 1949).

В данной работе понятие «экологическая группа» описывается следующей формулировкой: «экологическая группа — совокупность видов, характеризующаяся сходными потребностями в величине какого-либо экологического фактора и возникшими в результате его воздействия в процессе эволюции сходными анатомо-морфологическими и иными признаками, закрепившимися в генотипе». Для описания экоморф взята формулировка: «экоморфа — целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющая общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа» (Алеев, 1980). Для описания жизненных форм использовали формулировку: «жизненная форма — внешний облик растений или животных, как систематически близких, так и далеких, отражающий их приспособленность к условиям среды» (Дедю, 1990).

Цель данных исследований – проанализировать морфологические идиоадаптации, определяющие экологические группы, экоморфы и жизненные формы амфипод Черного и Азовского морей, а также распределение этих категорий по сообществам, биотопам, средам обитания или экотопам в соответствии с их морфологическими идиоадаптациями, особенностями поведения, биологии и экологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На основе результатов многолетних исследований морфологии, экологии, этологии и биологии 141 вида амфипод Черного и Азовского морей (Булычева, 1957; Мордухай-Болтовской и др., 1969; Василенко, 1974; Грезе, 1977, 1985; Маккавеева, 1979; Киселева, 1981; Petrescu, 1998; Sezgin et al, 2001; Гринцов, 2009, 2010, 2011a, 2011b, 2016, 2017, 2021, 2022a, 2022b, 2022 в; Grintsov, 2009, 2010, 2014, 2018, 2021a, 2021b; Grintsov, Sezgin, 2011; Uzunova, 2012; Kudrenko, 2016) выделялись экологические группы, экоморфы и жизненные формы амфипод этих водоемов.

Для обозначения данных категорий были использованы морфологические идиоадаптации, выработанные амфиподами в ответ на наиболее критические условия той среды (или сред) обитания, которую (или которые) эти амфиподы предпочитают.

Фотографии габитусов и деталей тела взрослых самцов и самок сделаны с использованием микроскопа Hitachi SU 3500. Контурные зоологические рисунки ряда видов взяты из литературных источников.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим особенности выделенных категорий. Весь последующий анализ идиоадаптации и на их основе обозначенных категорий, рассматривается по сравнению с гаммаридной жизненной формой (сем. Gammaridae: рода *Gammarus*, *Echinogammarus*, *Chaetogammarus* и др.), предположительно более древней, поскольку известны окаменелые останки амфипод, близких по морфологии к этому семейству (Arfianti et al., 2018). Кроме того, представители данной жизненной формы менее специализированы, что условно указывает на это семейство как на предковую группу (Гурьянова, 1951). В качестве анализируемых морфологических элементов рассматриваются не любые морфологические элементы, а идиоадаптации, способствующие выживанию на фоне тех экстремальных условий среды обитания (или сред обитания), к которым эти экоморфы и жизненные формы наиболее приспособлены.

Рассмотрим выделенные категории. Анализировали только идиоадаптации в связи с определенными условиями среды обитания. Название элементов морфологии здесь и далее даны в соответствии с принятыми для этой группы (Гурьянова, 1951; Barnard, Karaman, 1991). Группа трубочкожилы характеризуется способностью строить трубки из «паутинного шелка» (Гурьянова, 1951). От других амфипод их отличает ряд следующих признаков: коксальные пластинки слабо развиты (функция защиты брюшной части тела ослаблена, боковые щиты не выражены), оостегиты самок (выводковые пластинки) узкие и длинные, не образующие сплошной камеры (Гурьянова, 1951). К этим признакам можно добавить несколько особенностей. Тело часто более округлое в поперечном сечении или сплющенное в спинно-брюшном направлении. Кутикула в спинной части сегментов тела без зубцов или шипов (отсутствует дополнительная функция защиты тела от хищников); переоподы вооружены «паутинными» железами и поэтому определенные членики утолщены.

У трубочкожилы, зарегистрированных в Черном и Азовском морях, можно обозначить три жизненных формы (рис. 1).

Тело амфипод монокорифидной жизненной формы (рис. 1 А) уплощено сверху вниз; четвертые членики стебельков 2-й пары антенн у самцов вооружены зубцами (имеет место



Рис. 1. Внешний вид представителей монокорофиидной (А) ампитоидной (Б) и ампелисцидной жизненных форм трубкажилов

А – *Monocorophium insidiosum* (Crawford, 1937); Б – *Ampithoe ramondi* Leach, 1814; В – *Ampelisca diadema* (Costa, 1853). Масштабная линейка 1 мм.

добавление функции по (Северцов, 1949), а именно функции захвата, рис. 1 А, «А 2, зубы»). Гнатоподы обеих пар с рядами длинных перистых щетинок, расположенных в виде ловчей сети (рис. 2 А, пища собирается по типу фильтрации).

Коксальные пластинки не смыкаются, слабо развиты (рис. 1 А, функция защиты брюшка с боков ослаблена). Плеоподы короткие (рис. 2 Б, указаны стрелкой) не вытянуты как у других групп амфипод, что возможно отражается на эффективности плавания. Уроподы 3-й пары короткие и широкие, с почти округлыми ветвями (рис. 2 В, указаны стрелкой), без крючков или развитых шипов, что указывает на отсутствие использования их как зацепа за какие-либо предметы. Особи монокорофиидной формы избегают прибойных участков, предпочитая места с накоплением детрита – бухты, лагуны, эстуарии рек. В Черном и Азовском морях в эту форму входят следующие рода: *Chelicorophium* (7 видов), *Corophium* (2), *Monocorophium* (2), *Medicorophium* (1), *Crassicorophium* (1).

Тело амфипод ампитоидной жизненной формы (рис. 1 Б) сжато с боков или близко к округлому в поперечном сечении. Коксальные пластинки 1–4 хорошо развиты и образуют щит, закрывающий брюшную часть с боков. Антенны 1-й и 2-й пар выполняют у одних видов сенсорную функцию, у других к ней добавляется функция собирания частиц с помощью плотных групп щетинок. Когти переопод морфологически однотипны, в виде крючков, часто дополнительно дистальный конец переона усилен шипами или зубцами рядом с креплением когтя (рис. 2 Г, указаны стрелками, функция зацепа за субстрат усилена). Иногда и когти усилены дополнительными шипами, например, у *Erichthonius difformis* (Spence Bate, 1857). Базиподиты 6-й и 7-й пар по форме однотипны. Уроподы 3-й пары у одних видов по типу гаммаридной формы, но ветви менее вооружены и менее развиты (рис. 2 Д, указаны стрелками). У других морфологически другие: стебельки короткие, ветви с крючками или мощными шипами (рис. 2 Ж, крючок указан стрелкой), что функционально выражается в смене роли рулей при плавании (роль рулей при плавании по (Barnard, Karaman, 1991), характерных для гаммаридной формы (рис. 10 К), на роль зацепа за элементы окружающей среды. Следует уточнить, что ветви 3-й пары уропод по типу рулей вытянутые, уплощенные или округлые в сечении, снабженные щетинками и шипами (рис. 10 К). Ветви уропод 3-й пары по типу зацепа короткие, конические, вооруженные развитыми зубцами, шипами и/или щетинками преимущественно терминально (рис. 2 Ж). Амфиподы ампитоидной жизненной формы предпочитают скопления водорослей в перифитоне и на дне. В Черном и Азовском морях в эту форму входят рода *Ampithoe* (1 вид), *Cheirocratus* (1), *Cymadusa* (1), *Erichthonius* (3), *Jassa* (3), *Pleonexes* (1), *Plumulojassa* (1), *Megamphopus* (1), *Photis* (1), *Microdeutopus* (5), *Microprotopus* (2), *Centraloecetes* (1), *Leptocheirus* (1).

У амфипод ампелисцидной жизненной формы (рис. 1 В) глаза рудиментарны, в виде отдельных маленьких линз (функция зрения ослаблена). Коксальные пластинки 1–4 хорошо развиты (функция защиты брюшка усилена с боков, выражены боковые щиты). Переоподы 4-й пары с длинным тонким когтем (рис. 2 З, коготь указан стрелкой) и рядами развитых

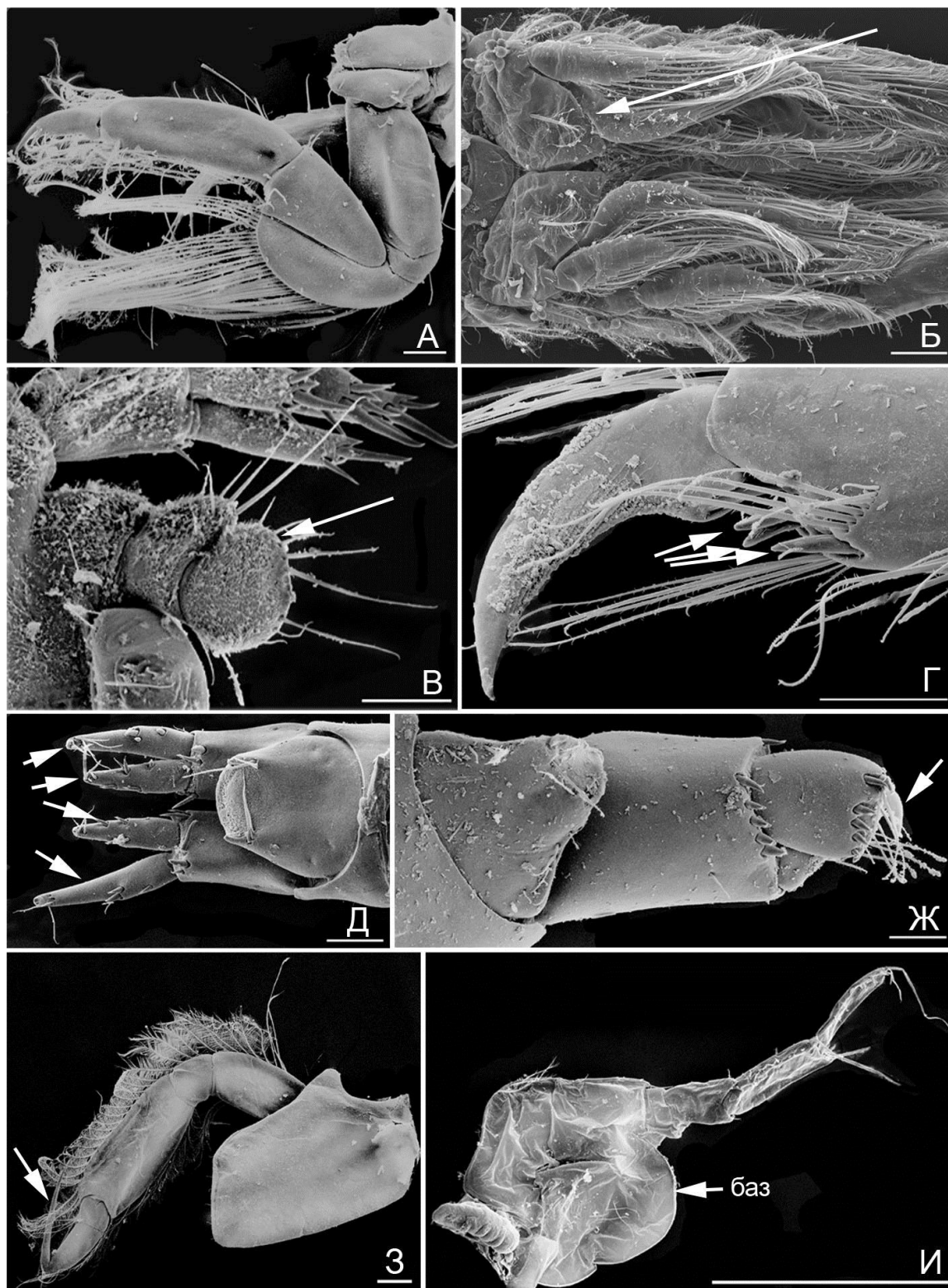


Рис. 2. Элементы морфологии амфипод

А – гнатопод 2, *M. insidiosum*; Б – плеоподы (стрелка), *M. insidiosum*; В – уросом и уропод 3 (стрелка), *M. insidiosum*; Г – *A. ramondi*, переопод 7, коготь и дистальная часть проподуса (стрелкой указаны шипы); Д – *M. gryllotalpa*, телсон и уроподы 3 (ветви указаны стрелкой); Ж – *A. ramondi*, телсон и уропод 3; (стрелкой указан зубец); 3 – *A. sevastopoliensis*, переопод 4 (стрелкой указан коготь); И – *A. diadema*, переопод 6 («баз» – базиподит). Масштабная линейка 0,1 мм.

щетиннок различного типа (простые, перистые, гребнистые), что указывает на использование этой пары конечностей для чистки тела и собирания частиц, возможно для собирания пищи. Базиподиты 6-й и 7-й пар переопод разной формы (рис. 2 И «баз»; рис. 3 А, «баз»). Когти переопод 6-й пары с группой дополнительных шипов (рис. 3 Б, указаны стрелками, функция захвата усилена, возможно добавление функции распределения «шелка» при постройке трубок).

Когти переопод 7-й пары каплевидной формы (рис. 3 А «ког», смена функции захвата на функцию упора). Уроподы 3-й пары с вытянутыми ветвями (рис. 3 В, ветви указаны стрелками), по типу рулей, но шипы и щетинки более редкие, чем у представителей гаммаридной жизненной формы. Особи ампелисцидной формы обитают почти исключительно среди детрита на рыхлом грунте. В Черном и Азовском морях в эту форму входит род *Ampelisca* (4 вида).

У амфипод-перфораторов выделена одна бианколинидная жизненная форма, внешний вид которой представлен на рис. 4.

Тело амфипод бианколинидной жизненной формы в поперечном сечении близко к округлому (рис. 4 А, Б); голова полушарообразная (рис. 4 А). Коксальные пластинки слабо развиты (рис. 4 А, Б, функция защиты брюшка ослаблена, за счет уменьшения коксальных пластинок, боковые щиты не выражены, функцию защиты при этом берут на себя ходы внутри перфорируемого объекта). Когти и проподальные членики вблизи когтей у некоторых видов (напр. *B. algicola*) могут быть усилены дополнительным вооружением (рис. 3 Г, шипы указаны стрелкой, функция зацепа усилена за счет усиления вооружения проподуса вблизи крепления когтя). Уроподы 3-й пары дополнительно вооружены (рис. 3 Д, шипы указаны стрелкой, функция зацепа усилена за счет добавления шипов или зубцов). Особи обитают либо внутри столонов крупных бурых макрофитов (*B. algicola*), либо в ходах внутри древесины (*C. terebrans*). В Черном и Азовском морях в эту форму входят два вида – *B. algicola*, *C. terebrans*.

Комменсалы были разделены на 3 жизненные формы (рис. 5).

Тело амфипод коломастигидной жизненной формы в поперечном сечении почти округлое (рис. 5 А). Антенны обеих пар короткие, жгутики слабо развиты (рис. 5 А, сенсорная функция ослаблена за счет снижения числа члеников жгутиков, вооруженных чувствительными органами). Коксальные пластинки узкие, не закрывают полностью брюшную часть переона с боков (рис. 5 А, функция защиты брюшка с боков ослаблена, не выражены боковые щиты). Переоподы близкие по длине, их когти короткие (функция зацепа когтями за предметы ослаблена). Ветви 3-й пары уропод вытянуты, сужаются дистально, по типу рулей, но с более редкими шипами и щетинками, чем у представителей гаммаридной формы (напр. у *Gammarus*, *Echinogammarus* и пр.). В Черном море в эту жизненную форму входит один вид – *C. pusilla*.

Тело амфипод лейкоидной жизненной формы (рис. 5 Б) сжато с боков. Антенны 1-й и 2-й пар почти равны по длине, со слабо развитыми жгутиками (рис. 3 Б, сенсорная функция ослаблена за счет снижения числа члеников жгутиков, вооруженных чувствительными органами). Коксальные пластинки 1–4 хорошо развиты, образуют боковые щиты. Гнатоподы обеих пар (особенно 1-й) с характерным развитым выростом на карпальном членике (рис. 5 Б, функция захвата предметов элементами гнатопод усилена). Когти переопод небольшие и слабо загнутые (рис. 5 Б, функция захвата субстрата ослаблена). Уроподы с ветвями по типу рулей, сужающимися дистально, вооружение шипами и щетинками относительно гаммаридной формы значительно редуцировано (вероятно, ослаблена функция рулей при плавании). В Черном море (исключительно побережье Турции) в эту форму входит *L. spinicarpa*.

Тело амфипод кардиофилидной жизненной формы (рис. 5 В) сжато с боков. Антенны 1-й пары длиннее антенн 2-й пары (рис. 5 В, сенсорная функция антенн 1-й пары усилена за счет увеличения числа члеников жгутиков с чувствительными органами). Гнатоподы 1-й и 2-й пар

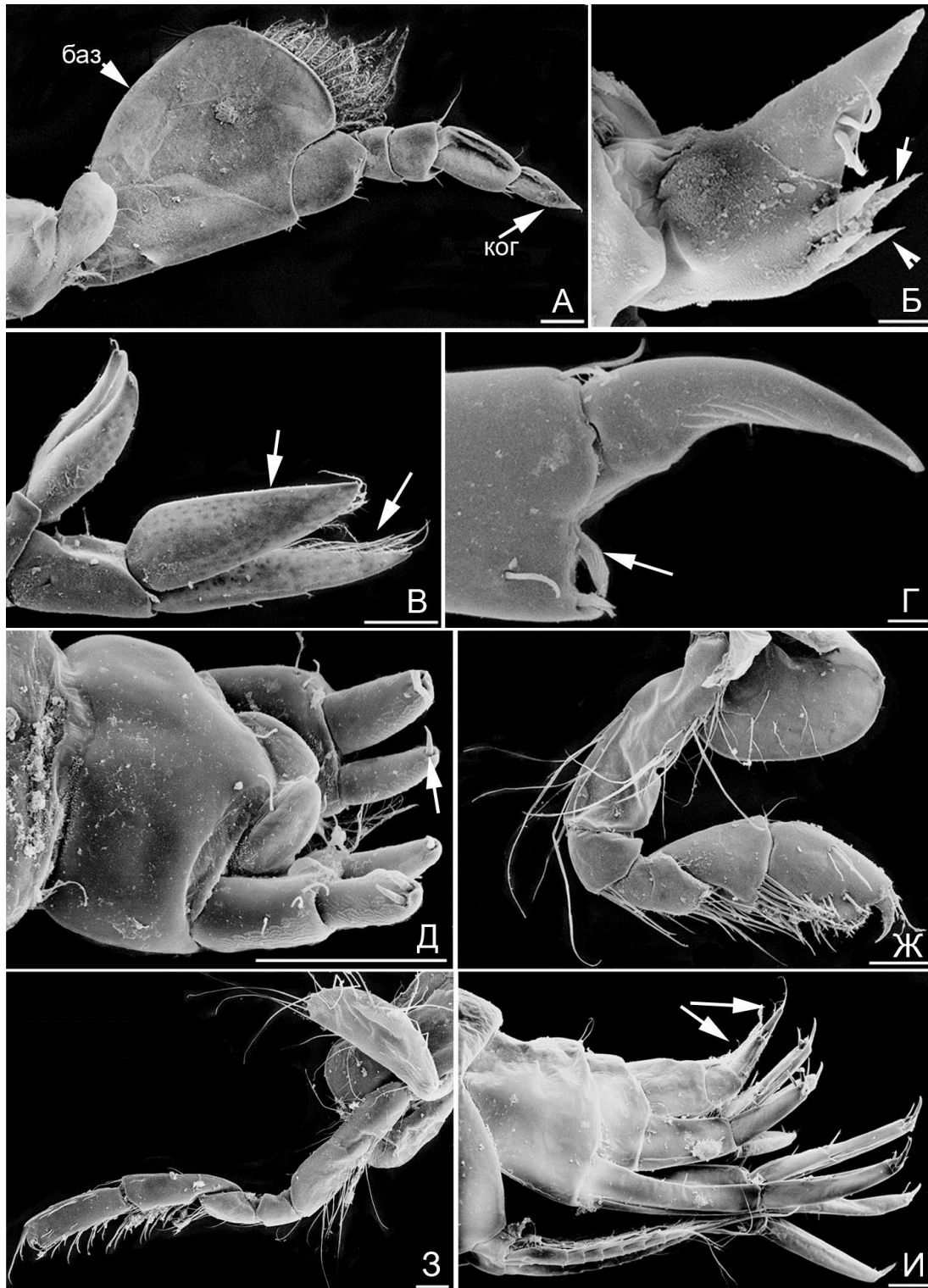


Рис. 3. Элементы морфологии амфипод

А – *A. sevastopoliensis*, переопод 7 («баз» – базиподит; «ког» – коготь); Б – *A. sevastopoliensis*, переопод 6, коготь (стрелкой указаны шипы); В – *A. sevastopoliensis*, уropод 3 (стрелкой указаны ветви); Г – *B. algicola*, переопод 5, коготь и дистальная часть проподуса (стрелкой указан шип); Д – *B. algicola*, уropод 3 и тельсон (стрелкой указаны шипы на ветвях уropодов 3); Ж – *C. baeri*, гнатопод 1; 3 – *C. baeri*, гнатопод 2; *C. baeri*, уросом, уropоды (стрелками указаны ветви уropод 3). Масштабная линейка: А, В, Д-И – 0,1 мм; Б, Г – 0,01 мм.

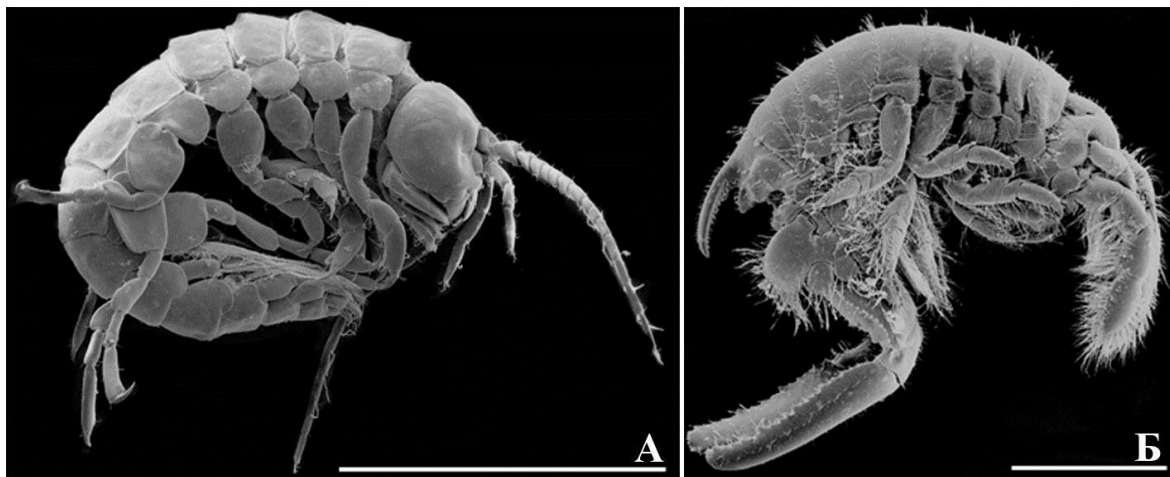


Рис. 4. Внешний вид особей бианколинидной жизненной формы
А – самка *Biancolina algicola* Della Valle, 1893; Б – самец *Chelura terebrans* Philippi, 1839. Масштабная линейка 1 мм.

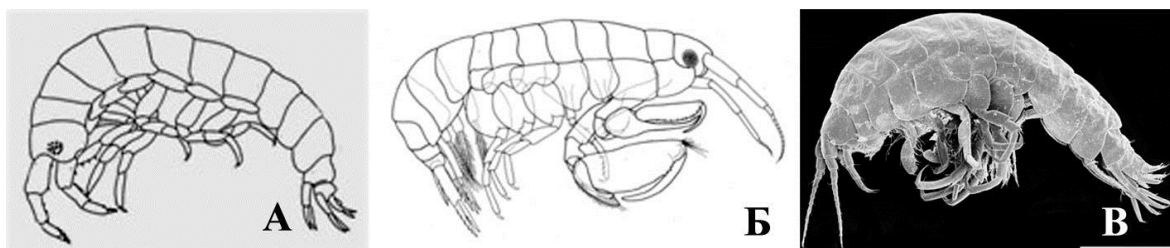


Рис. 5. Внешний вид представителей жизненных форм комменсалов: коломастигидной (А), леукотоидной (Б), кардиофилидной (В)
А – *Colomastix pusilla* Grube, 1861 (рис. по Barnard & Karaman, 1991); Б – *Leucothoe spinicarpa* (Abildgaard, 1789), (рис. по Krapp-Schickel, 1989); Г – *Cardiophilus baeri* G. O. Sars, 1896. Масштабная линейка 1 мм.

слабо развиты, разной формы (рис. 3 Ж, З, функция захвата предметов ослаблена). Коксальные пластинки 1–4 хорошо развиты (защита брюшной части переона с боков усилена). Уроподы 3-й пары с вытянутыми ветвями, но значительно меньше относительно тела и слабее вооружены, чем у гаммаридной жизненной формы (рис. 3 И, ветви указаны стрелками). Форма отмечена как комменсал двустворчатых моллюсков семейства *Cardiidae*, но также регистрируется в сообществах бентоса вне этих моллюсков. В Черном и Азовском морях эта форма представлена двумя видами рода *Cardiophilus*.

Мезопсаммофилы – амфиподы, зарывающиеся в песок (от греческого «meso» – внутри, «psammo» – песок, «phileo» – любить) были разделены на две жизненные формы (рис. 6).

Тело амфипод батипореидной жизненной формы (рис. 6 А) сужается от абдомена к голове (функция проникновения в песок облегчена). Между 1-м и 2-м члениками стебелька 1-й пары антенн имеется перегиб на 90°, а сам дистальный участок 1-го членика с усиленным выростом (рис. 7 А, защита жгутика антенны усилена, указано стрелкой).

Коксальные пластинки 1–5 хорошо развиты, перекрываются, с венчиками длинных щетинок по краям (рис. 6 А, функция защиты брюшка с боков усилена, выражены боковые щиты). Гнатоподы 2-й пары без когтя, обильно снабжены группами длинных щетинок, что указывает на их собирающую функцию, но не на захват пищи обычным способом с помощью когтя (рис. 7 Б). Членики переопод значительно расширены, роющего типа (рис. 7 В, функция зарывания в песок усилена), вооружены множеством шипов и щетинок; когти переопод массивные, не загнутые (рис. 7 Г, указаны стрелкой, смена функции захвата на таковую

зарывания). Уроподы 3-й пары по типу рулей, с одной, но сильно развитой ветвью (рис. 7 Д, указана стрелкой), другая ветвь редуцирована до небольшой пластинки, менее вооружена щетинками и шипами по бокам, чем у представителей гаммаридной формы. Обитает ниже прибойной зоны, преимущественно глубже 10 м (Грезе, 1985). В Черном и Азовском морях отмечен один вид *B. guilliamsoniana*.

Амфиподы маеотикоидной жизненной формы (рис. 6 Б) с массивными антеннами, обильно вооруженными плотными группами щетинок (рис. 7 Ж), членики жгутиков антенн четковидные, массивные (функция проникновения в песок усилена, выражена функция защиты ротовых органов от песчинок). Коксальные пластинки 1–4 хорошо развиты, перекрываются, снабжены по свободным краям (вентрально, антеро-вентрально и постеро-вентрально) венчиками длинных щетинок (рис. 6, защитная функция брюшка с боков усилена, боковые щиты выражены). Гнатоподы и переоподы массивные, членики снабжены множеством длинных щетинок (рис. 7 З, функция зарывания в песок усилена), когти переопод развитые (рис. 7 З, функция захвата субстрата выражена). Уроподы 3-й пары по типу рулей, с развитыми ланцетовидными лопастями, обе пары лопастей (рис. 7 И, особенно наружная, указанная стрелкой) снабжены густой щеткой длинных перистых щетинок. В Черном и Азовском морях в маеотикоидную форму входит два рода и два вида понто-каспийских амфипод – *Pontogammarus maeoticus* (Sowinskyi, 1894) и *Euxinia weidemanni* (G. O. Sars, 1896).

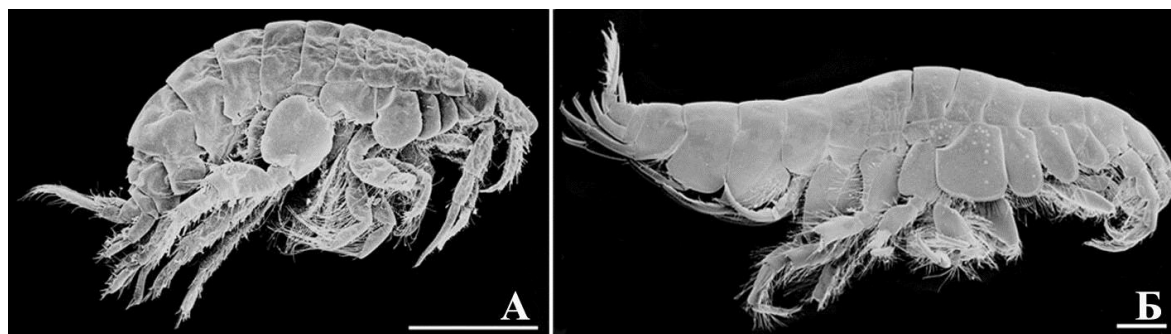


Рис. 6. Внешний вид представителей батипореидной (А) и маеотикоидной (Б) жизненных форм мезопсаммофилов

А – *Bathyporeia guilliamsoniana* (Bate, 1857); Б – *Pontogammarus maeoticus* (Sowinskyi, 1894). Масштабная линейка 1 мм.

Наконец, группа кривофилов (от греческого «kryvo» – прятаться, «phileo» – любить), предпочитает прятаться среди различных предметов (не используя указанные выше для других групп способы) – под камнями, среди водорослей, двустворчатых моллюсков, гидроидных полипов и пр. В данную группу входит большинство таксонов амфипод Черного и Азовского морей. К этой группе относится капреллидная экоморфа, отличающаяся от всех остальных амфипод Черного и Азовского морей (семейство Caprellidae) и 9 жизненных форм. Амфиподы всех других экологических групп и оставшиеся амфиподы гаммаридной экологической группы по отношению к капреллидной экоморфе условно можно отнести к гаммаридной экоморфе. Гаммаридная экоморфа названа по семейству Gammaridae, входящему в нее, поскольку известны окаменелые остатки близкие к этому семейству (Arfianti et. al, 2018). Кроме того, Gammaridae менее специализированы по выбору субстрата относительно многих других семейств (Гурьянова, 1951), что условно указывает на это семейство как на предковую группу. В дальнейшем гаммаридная экоморфа анализироваться не будет, поскольку в нее входят все остальные амфиподы Черного и Азовского морей (кроме Caprellidae), которые будут рассматриваться подробнее по жизненным формам.

Капреллидная экоморфа (рис. 8 А, Б) отличается от гаммаридной экоморфы палочковидным телом, олигомеризацией сегментов тела, цефализацией, редукцией придатков – переопод, плеопод, уропод, а также усилением проподального членика и когтя.

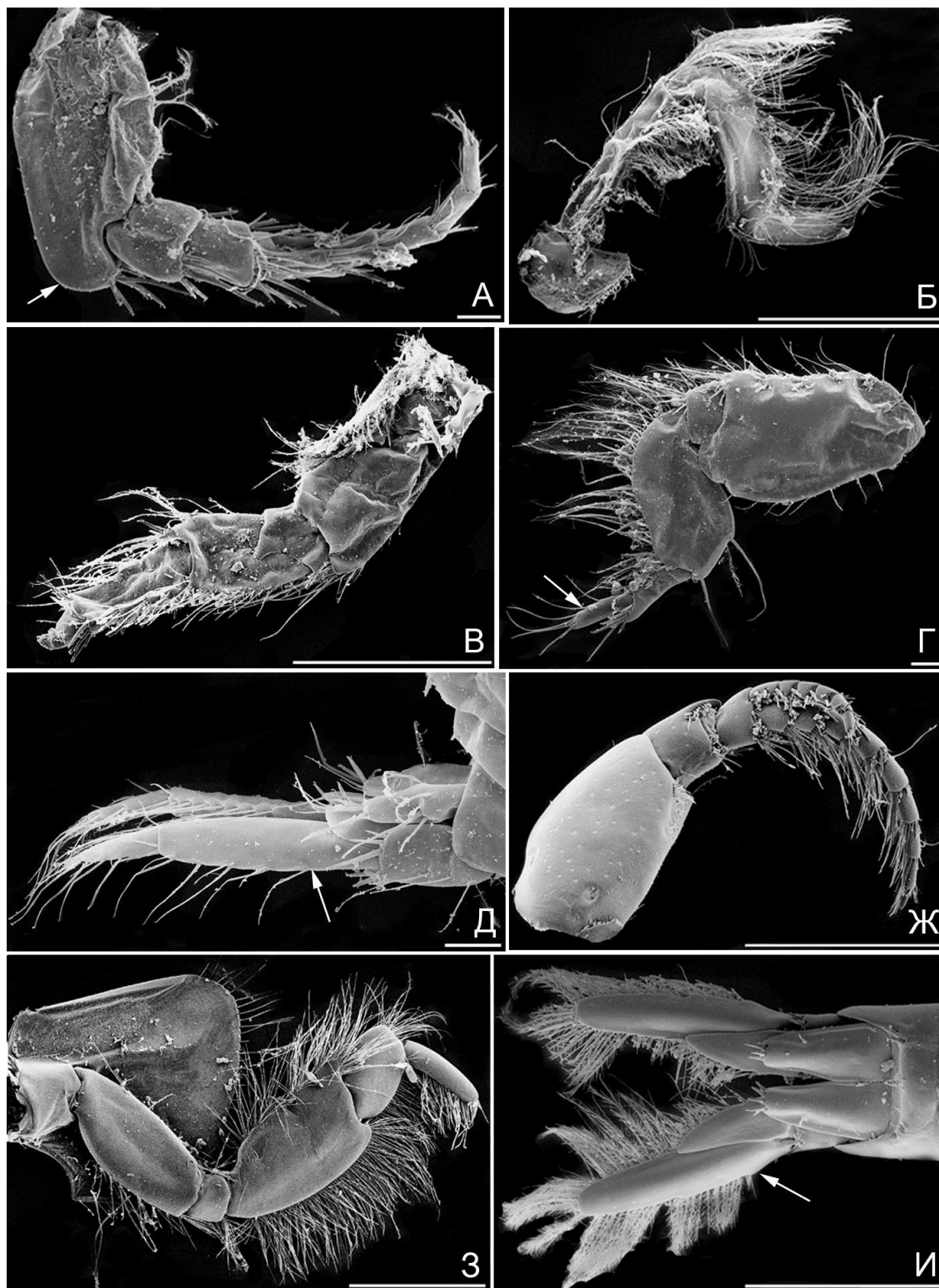


Рис. 7. Элементы морфологии амфипод

А – *B. guilamsoniana*, антенна 1 (стрелкой указан выступ 1-го членика стебелька); Б – *B. guilamsoniana*, гнатопод 2; В – *B. guilamsoniana*, переопод 7; Г – *B. guilamsoniana*, переопод 6 (стрелкой указан коготь); Д – *B. guilamsoniana*, уроподы 3 (стрелкой указана наружная ветвь уропод 3); Ж – *P. maeotica*, антенна 1; 3 – *P. maeotica*, переопод 3; И – *P. maeotica*, уроподы 3 (стрелкой указана наружная ветвь). Масштабная линейка 1 мм.



Рис. 8. Внешний вид представителей капреллидной экоморфы кривофилов
А – *Phtisica marina* Slabber, 1769; Б – *Caprella liparotensis* Haller, 1879. Масштабная линейка 1 мм.

Рассмотрим 9 жизненных форм кривофилов. Тело амфипод дексаминидной жизненной формы (рис. 9 А) с зубцами, либо валиками на спине (рис. 9 А, функция защиты от хищников усилена).

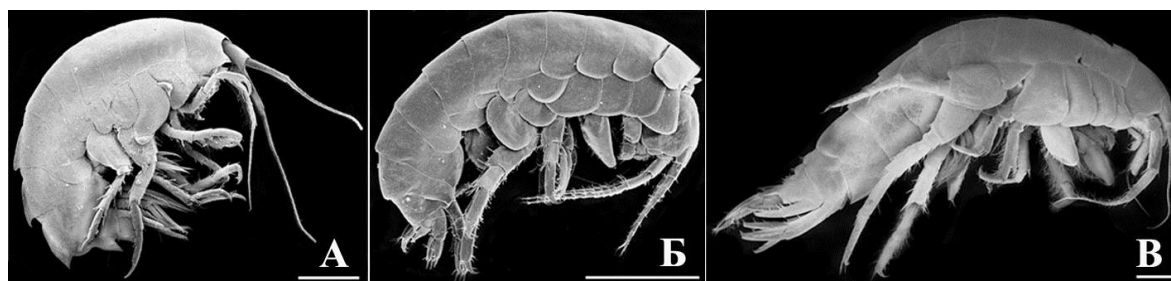


Рис. 9. Внешний вид представителей дексаминидной (А) хиалидной (Б) и гаммаридной
жизненных форм кривофилов
А – *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813); Б – *Apohyale crassipes* (Heller, 1866); В – *Gammarus subtypicus* Stock, 1866. Масштабная линейка 1 мм.

Капреллидная экоморфа обитает преимущественно на водорослях и гидроидных полипах. Несмотря на специализацию по среде обитания, эта экоморфа широко распространена из-за наличия водорослей почти во всех биотопах и сообществах перифитона и бентоса. В Черном море к данной экоморфе относятся рода *Caprella* (6 видов), *Phtisica* (1), *Pseudoprotella* (1).

Антенны длинные или снабжены множеством чувствительных органов (рис. 10 А, *Gammarellus*), что указывает на усиление сенсорной функции. Гнатоподы однотипные по морфологии и сходные по размерам (рис. 10 Б, В). Коксальные пластинки 1–4 хорошо развиты, перекрываются (рис. 9 А, защита брюшка с боков усилена, боковые щиты выражены). Когти переопод развитые, загнутые (рис. 10 Г, указано стрелкой, функция захвата субстрата усилена). Уроподы 3-й пары с развитыми ланцетовидными ветвями (рис. 10 Д, ветви по типу рулей, указаны стрелками), однако вооружение менее обильно, по сравнению с представителями гаммаридной формы. Амфиподы дексаминидной формы характерны для водорослевых сообществ, преимущественно перифитона или различных скоплений водорослей, как в перифитоне, так и в бентосе. К дексаминидной жизненной форме в Черном и Азовском морях относятся рода *Apherusa* (2 вида), *Dexamine* (3), *Gammarellus* (2), *Tritaeta* (1), *Nototropis* (2).

Амфиподы эдицеротидной жизненной формы (рис. 11 А), с глазами, сдвинутыми к теменной части головы, или глаза отсутствуют (изменение или потеря функции зрения).

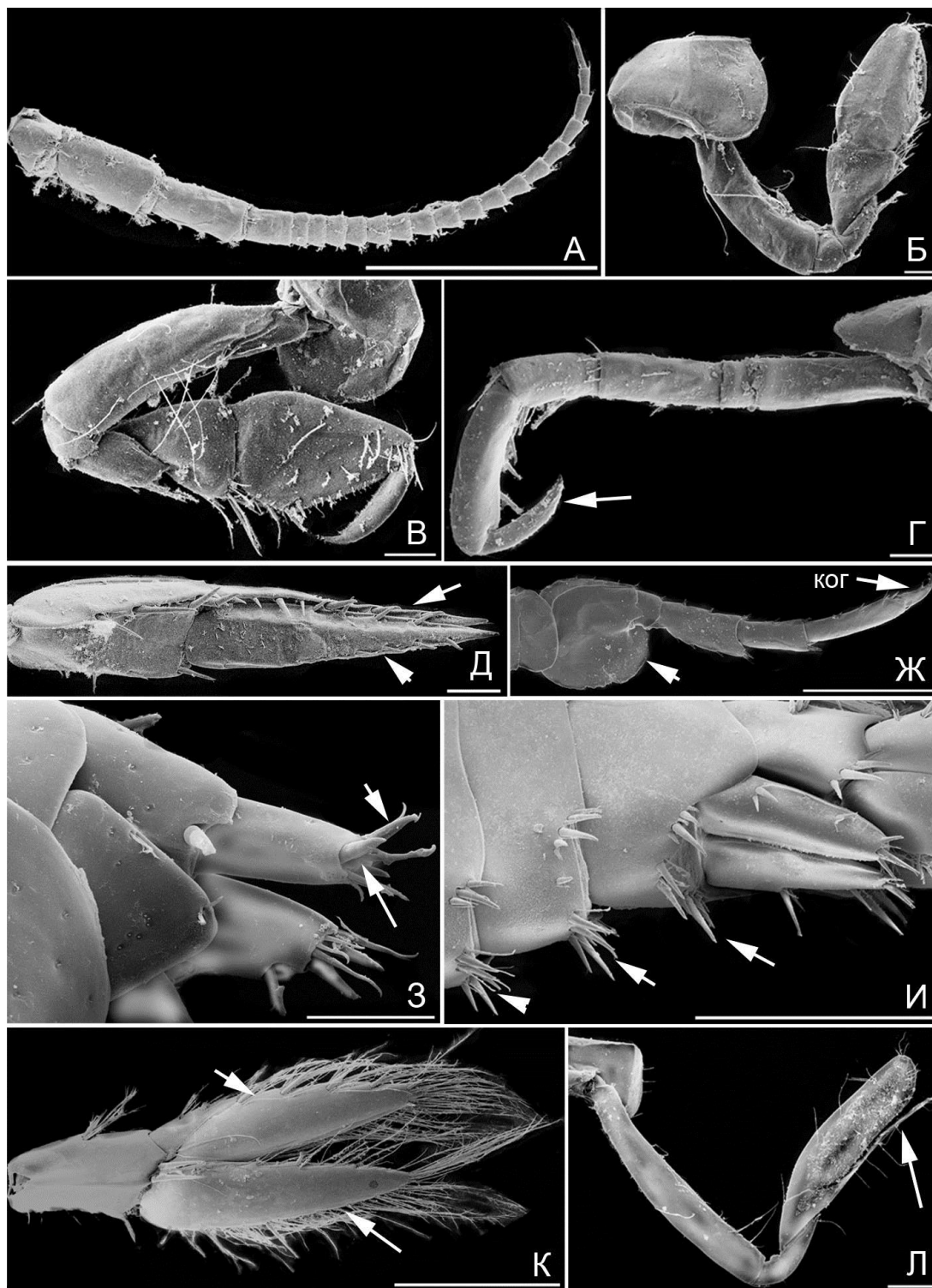


Рис. 10. Элементы морфологии амфипод

А – *G. angulosus*, антенна 1; Б – *D. spinosa*, гнатопод 1; В – *D. spinosa*, гнатопод 2; Г – *D. spinosa*, переопод 4 (стрелкой указан коготь); Д – *D. spinosa*, уропод 3 (стрелками указаны ветви); Ж – *A. perieri*, переопод 7 (стрелкой указан базиподит, «ког» – коготь); З – *A. perieri*, тельсон и уропод 3 (стрелками указаны шипы ветви уропода 3); И – *G. crinicornis*, уросом вид латеро-дорзальный (стрелками указаны группы шипов и щетинок); К – *G. aequicauda*, уропод 3 (стрелками указаны ветви уропода 3); Л – *P. longimanus*, гнатопод 2 (стрелкой указан выступ карпуса). Масштабная линейка 0,1 мм.

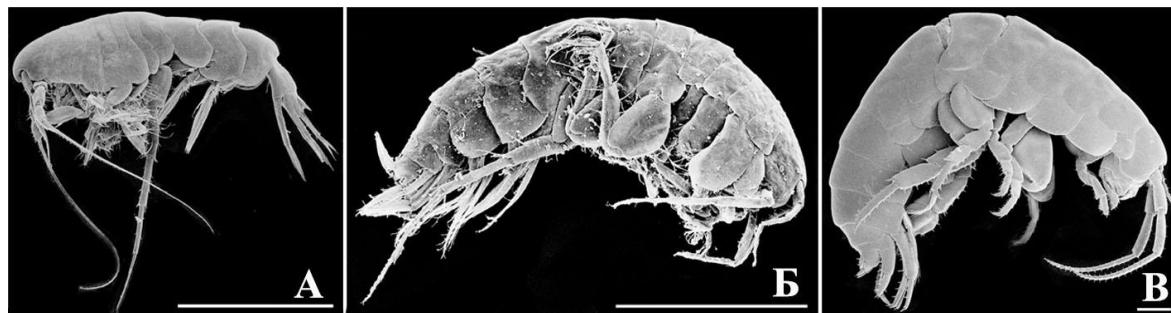


Рис. 11. Внешний вид представителей эдицеротидной (А) мегалуропиидной (Б) и талитридной жизненных форм кривофилов

А – *Perioculodes longimanus* (Spence Bate & Westwood, 1868); Б – *Megaluropus massiliensis* Ledoyer, 1976; В – *Orchestia mediterranea* Costa, 1853. Масштабная линейка 1 мм.

Коксальные пластинки 1–4 переона и эпимеральные пластинки 1–3 плеона образуют 2 боковых щита (рис. 11 А, функция защиты брюшка и плеопод усилена), частично отделенные зауженной частью. Карпальные членики гнатопод с выростами (рис. 10 Л, вырост указан стрелкой, функция захвата усилена). Переоподы 7-й пары чрезвычайно развиты относительно других пар, с прямым тонким и длинным когтем, не приспособленным для захвата субстрата, скорее он используется для упора на субстрат или погружения в рыхлый субстрат (рис. 11 А, смена функции захвата субстрата на функцию упора). Плеон удлинённый и массивный (рис. 11 А, функция плавания усилена), с развитыми плеоподами. Уроподы тонкие и длинные, дистально без шипов (рис. 12 А, часть ветвей указана стрелками, функция защиты уропод ослаблена за счет потери терминальных шипов).

Уроподы 3-й пары узкие, заостренные дистально (рис. 12 А, вероятно ослаблена функция рулей при плавании). Представители эдицеротидной формы обитают на рыхлых грунтах с примесью взвеси и детрита. Прямая форма когтей этой жизненной формы амфипод может затруднять их выживание в прибойной зоне, в том числе из-за ослабления или невозможности захвата за субстрат когтями во время штормов. В данную форму в Черном море входят рода *Deflexilodes* (2 вида), *Perioculodes* (1), *Synchelidium* (1).

Амфиподы хиалидной жизненной формы (рис. 9 Б) с хорошо развитыми коксальными пластинками 1–4 (рис. 6 Б, функция защиты брюшка с боков усилена, боковые щиты выражены) и расширенными базиподитами переопод с 5-й по 7-ю пары (рис. 10 Ж, базиподит указан стрелкой, функция защиты брюшка с боков усилена). Переоподы с развитыми загнутыми когтями и группами шипов в дистальной части проподального членика вблизи крепления когтя (рис. 10 Ж, «ког», функция захвата субстрата когтями усилена). Уроподы 3-й пары маленькие, ветви короткие, субцилиндрические, с развитыми шипами на концах (рис. 10 З, шипы указаны стрелками, смена функции рулей на таковую упора при прыгании). Форма характерная для водорослевых сообществ, преимущественно перифитона. В Черном и частично Азовском морях к этой форме относятся рода *Apohyale* (3), *Hyale* (1), *Micropythia* (1), *Protohyale* (2) *Parhyale* (2).

Амфиподы гаммаридной жизненной формы взяты за более древнюю, исходную Тело (рис. 9 В) вооружено в спинной части уросомы сочетанием шипов и щетинок или зубцов, шипов и щетинок (рис. 10 И, шипы частично указаны стрелками, выражена функция защиты от хищников). Коксальные пластинки 1–4 развитые, перекрывающиеся (рис. 9 В, функция защиты брюшка с боков усилена, боковые щиты выражены). Уроподы 3-й пары развиты, с ветвями в виде уплощенных вытянутых ланцетовидных лопастей (рис. 10 К, ветви указаны стрелками, ветви равны или одна существенно больше), снабженных различными щетинками и шипами по бокам (типичный тип рулей). Особи таксонов данной формы предпочитают скопления камней, водорослей и детрита на различных грунтах на дне. К этой форме относятся рода *Amathillina* (1), *Chaetogammarus* (3), *Cheirocratus* (1), *Compactogammarus* (1),

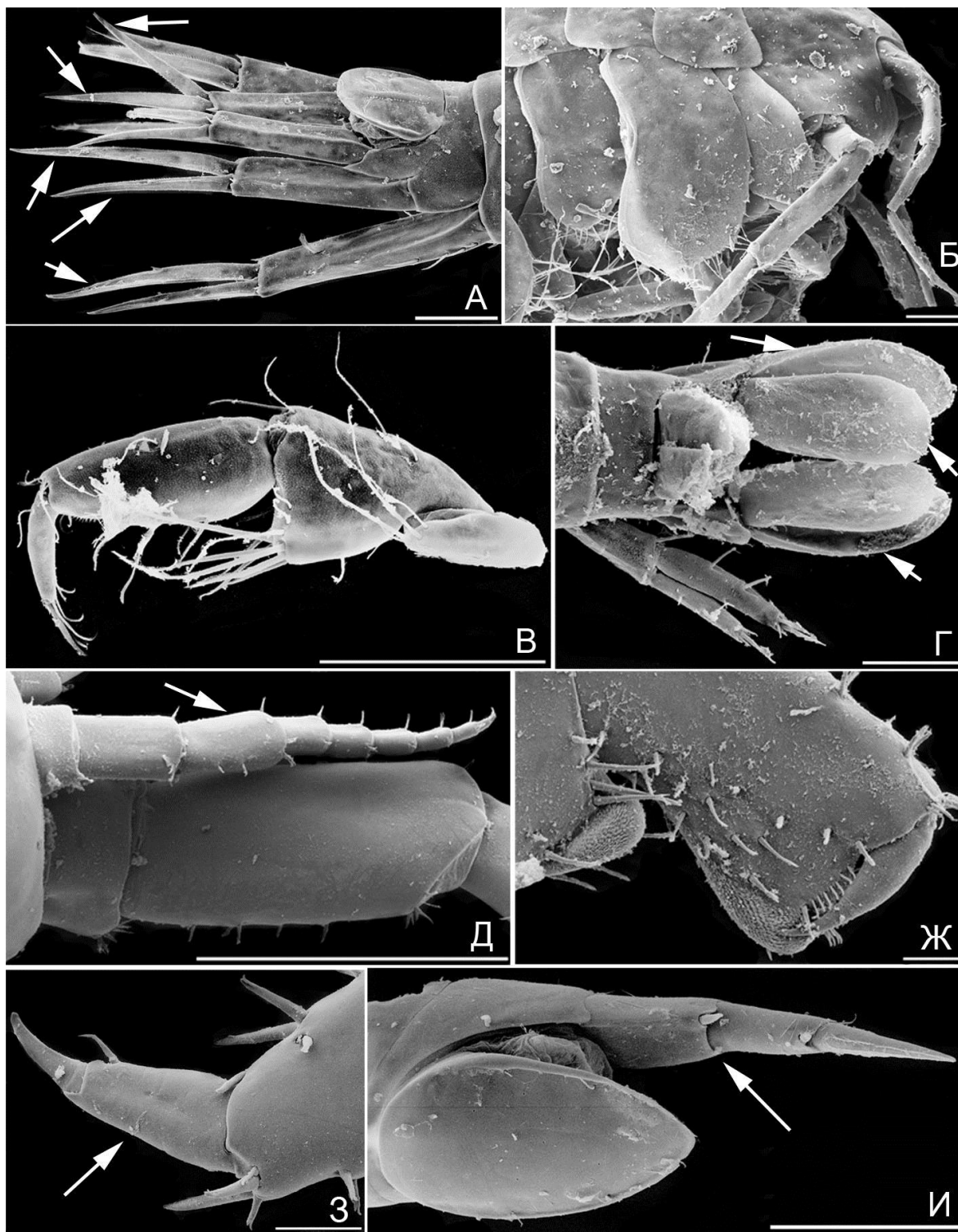


Рис. 12. Элементы морфологии амфипод

А – *P. longimanus*, уropоды (стрелками ветви); Б – *M. massiliensis*, коксальные пластинки 1-3; В – *M. massiliensis*, гнатопод 1, мерус-коготь; Г – *M. massiliensis*, тельсон, уropоды 3 (стрелками указаны ветви уropод); Д – *O. gammarellus*, антенна 1 (указана стрелкой); Ж – *O. gammarellus*, гнатопод 1, проподус и коготь; З – *O. gammarellus*, переопод 3, коготь (указан стрелкой); И – *S. monoculoides*, тельсон и уropод 3 (указан стрелкой). Масштабная линейка 0,1 мм.

Dikerogammarus (3), *Echinogammarus* (3), *Euxinia* (1), *Gammarus* (4), *Gmelina* (1), *Gmelinopsis* (1), *Iphigenella* (3), *Yogmelina* (1), *Kuzmelina* (1), *Melita* (2), *Niphargogammarus* (1), *Niphargoides* (1), *Obessogammarus* (2), *Pandorites* (1), *Paraniphargoides* (1), *Pontogammarus* (частично, 2 вида), *Shablogammarus* (1), *Stenogammarus* (5), *Turcogammarus* (1), *Uroniphargoides* (1).

Амфиподы мегалуропиидной жизненной формы (рис. 11 Б) с развитыми глазами, заходящими за боковые части головы (функция зрения усилена). Размеры коксальных пластинок специфически чередуются – вторая и четвертая больше, чем первая и третья (рис. 12 Б, усилена защита отдельных участков брюшной части переона). Гнатоподы обеих пар сходные морфологически, слабо развиты, без выраженного приспособления к захвату (рис. 12 В, не выражен край ладони проподуса со стороны когтя). Когти переопод вытянутые, прямые (функция захвата когтями субстрата ослаблена). Уроподы 3-й пары с развитыми листовидными широкими ветвями (рис. 12 Г, ветви указаны стрелками, по типу рулей). Представители этой формы обитают на рыхлых грунтах с примесью взвеси и детрита. Прямая форма когтей данной формы может затруднять выживание особей в прибойной зоне из-за ослабления захвата когтями за субстрат во время штормов. В мегалуропиидную форму в Черном море входят два вида из рода *Megaluropus*.

Амфиподы талитридной жизненной формы (рис. 11 В) с чрезвычайно маленькими и короткими антеннами 1-й пары (рис. 12 Д, антенна 1 указана стрелкой, сенсорная функция ослаблена за счет сокращения размеров и числа члеников жгутиков с чувствительными органами). Все придатки вооружены крепкими шипами, без щетинок. Все коксальные пластинки хорошо развиты (рис. 11 В, функция защиты брюшка с боков усилена). Гнатоподы 1-й пары самцов и самок маленькие, с рудиментарным краем со стороны когтя, сам коготь уменьшен в размерах (рис. 12 Ж, функция захвата предметов ослаблена). Когти переоподов мощные, загнутые (рис. 12 З, коготь указан стрелкой, функция захвата субстрата усилена). Уроподы 3-й пары маленькие, с уменьшенными короткими ветвями, близкие к конической форме, отсутствует щетка из щетинок разного типа, остаются только шипы (смена функции рулей при плавании на функцию элемента упора при прыгании). Данная форма исключительно наземная, особи обитают среди выбросов водорослей на пляжах. В Черном море в данную форму входят рода *Britorchestia* (1 вид), *Cryptorchestia* (1), *Orchestia* (4), *Platorchestia* (1), *Speziorchestia* (1), *Talitrus* (1).

Амфиподы харпиниидной жизненной формы (рис. 13 А) без глаз (в Черном море), либо глаза разной формы у разных таксонов, относящихся к этой жизненной форме (преим. семейство Phoxocephalidae).



Рис. 13. Внешний вид представителей харпиниидной (А) стеноидной (Б) и лизианассидной жизненных форм кривофилов

А – *Harpinia crenulata* (Boeck, 1871), по Karaman, 1993; Б – *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1815); В – *Orchomene humilis* (Costa, 1853). Масштабная линейка 1 мм.

Над антеннами имеется характерный широкий козырек (функция защиты антенн усилена). Сами антенны короткие, сходные по длине (сенсорная функция ослаблена за счет сокращения числа члеников жгутиков с чувствительными органами). Переоподы 6-й пары значительно массивнее и длиннее остальных переопод; базиподиты переопод 6-й и 7-й пар разной формы. Когти переопод почти прямые (функция захвата субстрата ослаблена). Уроподы 3-й пары с ветвями, сужающимися дистально, ветви не ланцетовидные, по типу

рулей, вооружение щетинками частично редуцировано относительно гаммаридной формы. Представители данной жизненной формы обитают на илистых грунтах с примесью детрита. Прямая форма когтей харпиниидной формы может затруднять выживание особей в прибойной зоне из-за ослабления захвата за субстрат во время штормов. В Черном море харпиниидная жизненная форма представлена двумя видами рода *Harpinia*, обитающими а побережье Турции на глубине около 70 м.

Тело амфипод стеноидной жизненной формы (рис. 13 Б), близко по контуру к овальному. Третья и особенно четвертая коксальные пластинки чрезвычайно развиты и образуют мощные боковые защитные щиты для брюшка и частично переопод (рис. 13 Б). Уроподы 3-й пары с одной палочковидной ветвью, слабо вооруженной шипами (рис. 12 И, ветвь указана стрелкой, по типу рулей). Данная форма характерна для водорослей. В Черном море отмечены представители рода *Stenothoe* (2 вида).

Амфиподы лизианассидной жизненной формы (рис. 13 В) со специфической формой 1-й пары антенн: стебельки вздутые, их членики бочёнковидные (рис. 14 А, членики стебелька указаны стрелкой).

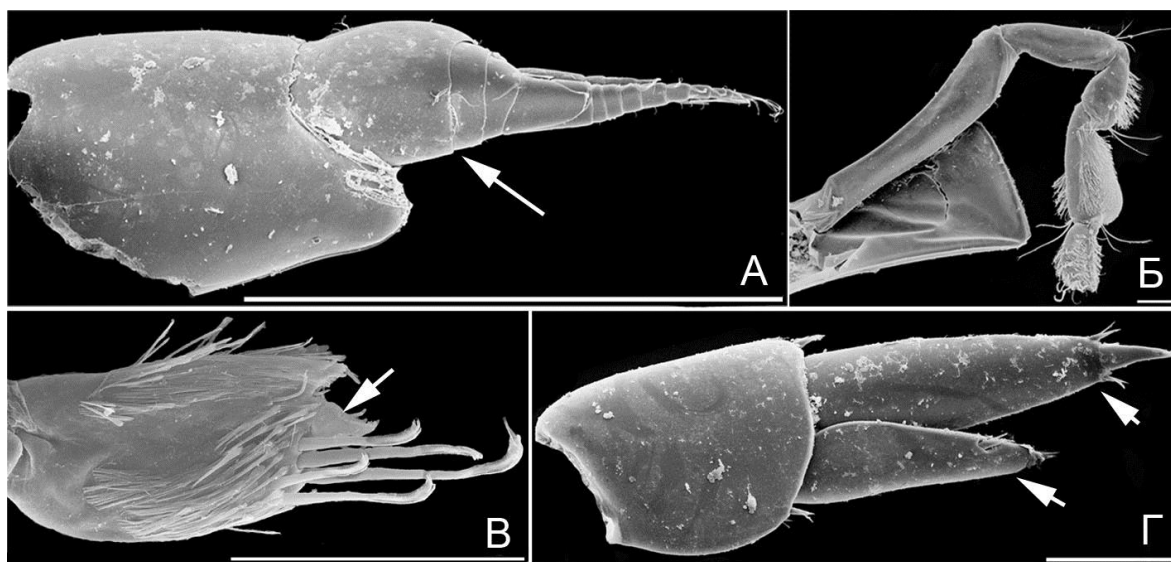


Рис. 14. Элементы морфологии амфипод

А – *O. humilis*, антенна 1 (стебелек указан стрелкой); Б – *O. humilis*, гнатопод 2; В – *N. goesi reductus*; гнатопод 2, проподус и коготь (коготь указан стрелкой); Г – *O. humilis*, уропод 3 (ветви указаны стрелкой). Масштабная линейка 0,1 мм.

Все коксальные пластинки хорошо развиты (рис. 13 В, функция бокового защитного щита усилена). Гнатоподы 2-й пары весьма специфические, тонкие; карпальный и проподальный членики близки по ширине и толщине, опушены специфически расположенной густой щеткой мелких, близких по длине щетинок (рис. 14 Б, преимущественно на задних поверхностях, вероятно выполняют роль чистящего органа), коготь маленький (рис. 14 В, коготь указан стрелкой, функция захвата предметов ослаблена). Уроподы 3-й пары с ветвями вытянуто-треугольными, без щетки щетинок (рис. 14 Г, ветви указаны стрелками, по типу рулей). У представителей данной формы нет выраженного предпочтения субстрата. В Черном море форма представлена родами *Orchomene* (1 вид) и *Nannonyx* (2).

В итоге, в результате исследований разработана общая схема выделенных экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей представленная в виде дендрограммы на основе экологии и морфологии на рисунках 15, 16.

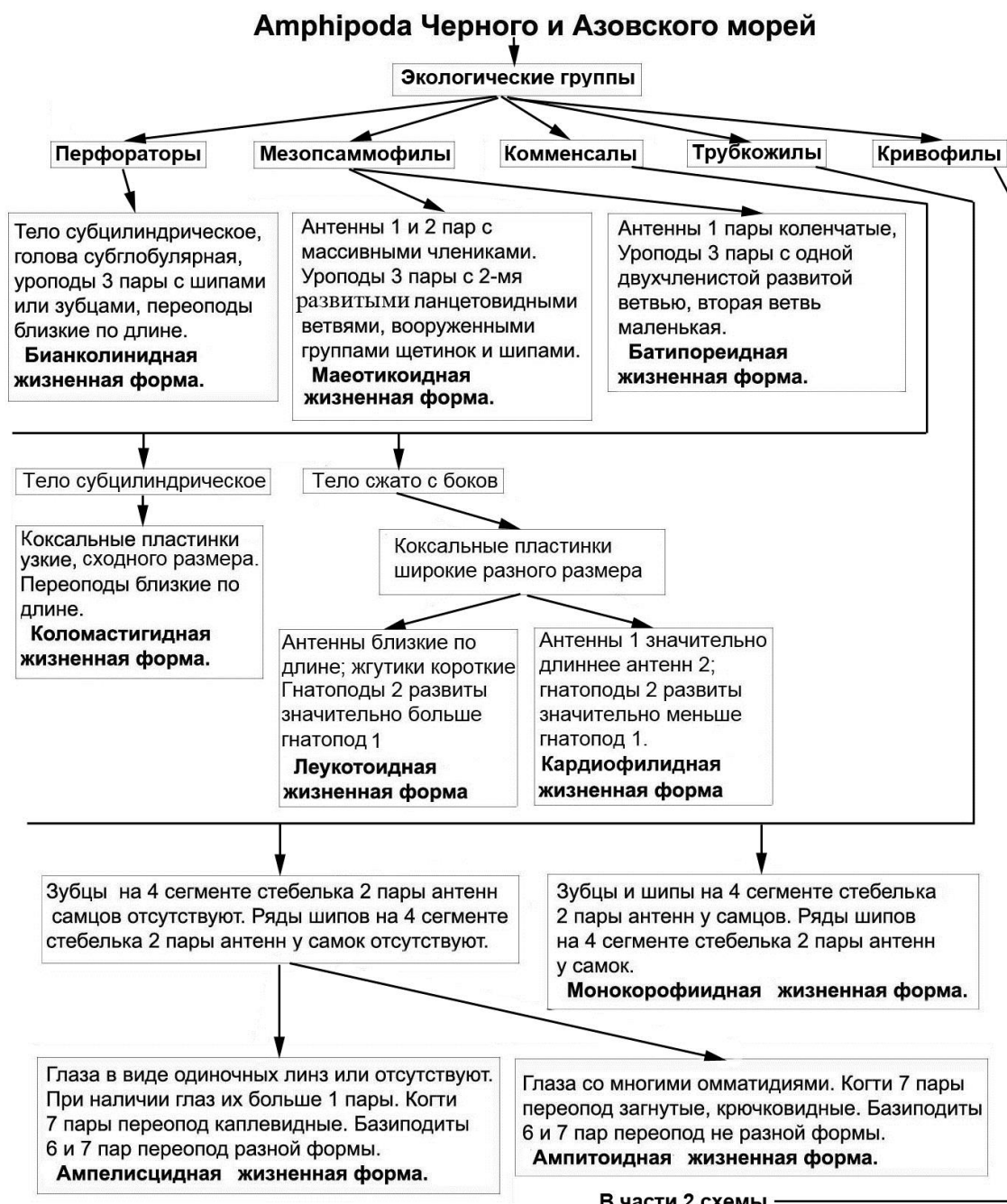


Рис. 15. Первая часть общей схемы выделения экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей

Данная схема позволяет проанализировать, какие вышеописанные идиоадаптации и другие морфологические преобразования способствовали сформированному в настоящее время эколого-морфологическому комплексу амфипод в Черном и Азовском морях. Как следует из схемы, наибольшими морфологическими преобразованиями подверглись амфиподы капреллидной экоморфы. Далее выделяется группа, способная строить трубки (трубнокожилы). Выделение других групп связано со спецификой скрываться от хищников и опасностей (перфораторы, кривофилы, мезопсаммофилы, комменсалы). Образование внутри

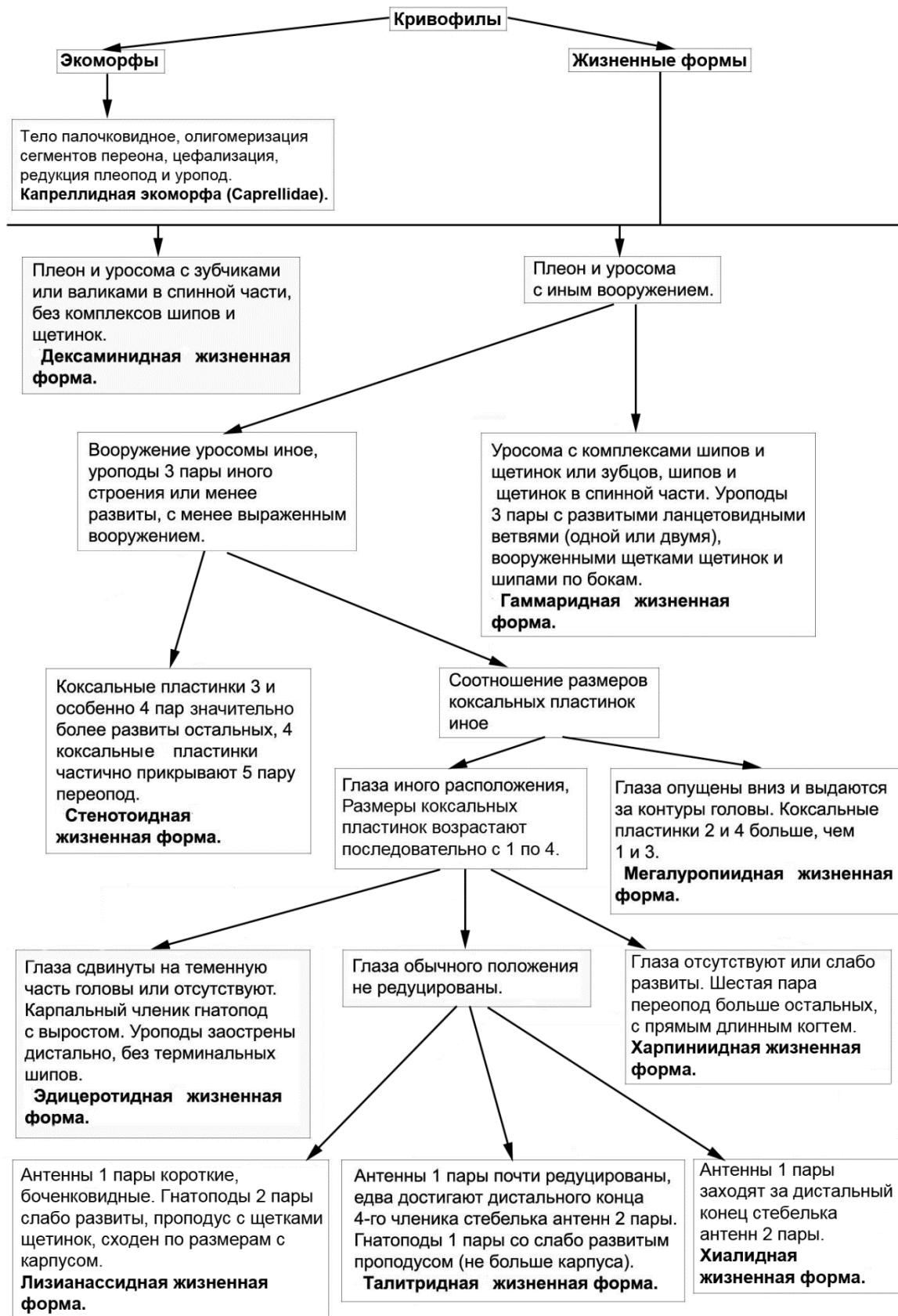


Рис. 16. Вторая часть общей схемы выделения экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей

экологических групп жизненных форм связано с появлением тех или иных идиоадаптаций, отчасти определяющих преимущественное выживание в тех или иных условиях.

Сообщества, биотопы, экотопы заселены различными экологическими группами, экоморфой и жизненными формами амфипод неравномерно. Наибольшее число жизненных форм и капреллидная экоморфа отмечены в перифитоне и водорослевых ассоциациях – монокороевидная, ампитоидная, ампелисцидная жизненные формы трубкожилов; капреллидная экоморфа кривофилов; дексаминидная, хиалидная, гаммаридная, стенотоидная, лизианассидная жизненные формы кривофилов; бианколинидная жизненная форма перфораторов (*B. algicola*).

Выявленное разнообразие экологических групп и жизненных форм амфипод в данной экотопической группе (перифитон) отчасти объясняется сложной конфигурацией перифитона и водорослевых ассоциаций, населенных множеством организмов. Так, в Черном море у берегов Крыма в перифитоне отмечено 275 видов макроорганизмов – макрофитов и беспозвоночных, относящихся к различным таксонам (Гринцов и др. 2004а, 2004б, 2005а, 2005б, 2005в; 2009). Подобное разнообразие способствует образованию множества микроусловий, обеспечивающих выживание разных амфипод и увеличивает пищевой спектр этих ракообразных. В результате к данной среде оказались приспособлены жизненные формы с разной адаптивной морфологией. Всего в перифитоне отмечено 42 вида этих ракообразных.

Следующая среда обитания относительно разнообразия экологических групп и жизненных форм – детрит и различные органические остатки на дне. В этой среде отмечены капреллидная экоморфа кривофилов; ампелисцидная жизненная форма трубкожилов; гаммаридная, эдицеротидная, мегалуропаидная, харпиниидная, стенотоидная, лизианассидная жизненные формы кривофилов (Грезе, 1977, 1985; Киселева, 1980). Разнообразие жизненных форм и наличие капреллидной экоморфы в этой среде обитания объясняется отчасти богатой пищевой базой, включающей фрагменты растительного и частично животного происхождения. Кроме того, при достаточном слое детрита, мелкие особи различных жизненных форм могут спрятаться в нем, что способствует выживанию и как следствию увеличения разнообразия отмеченных категорий амфипод.

Несколько жизненных форм, представляющих две экологические группы, оказались связаны с различными беспозвоночными как комменсалы. Это коломастигидная, лейкоидная и кардиофилидная жизненные формы комменсалов, а также дексаминидная жизненная форма кривофилов – вид *Tritaeta gibbosa* (Spence Bate, 1862). В первую очередь в Черном море они связаны с губками, частично с двустворчатыми моллюсками семейства Cardiidae. Наличие нескольких жизненных форм сумевших приспособиться к комменсализму на вышеуказанных беспозвоночных, свидетельствует о возможности выбора разных путей адаптации к подобной среде.

Для остальных биотопов отмечено меньше экологических групп и жизненных форм, что свидетельствует об относительной ограниченности условий в плане выживания. Внутри дровясыны в ходах успешно выживает только 1 вид, относящийся к бианколинидной форме перфораторов (*C. terebrans*). В толще песка ниже прибойной зоны отмечен один вид мезопсаммофилов (*B. guilliamsoniana*). В толще песка зоны заплеска зарегистрированы 2 вида мезопсаммофилов (*P. maeoticus*, *E. weidmanni*). Толща песка в зоне супралиторали успешно заселена единственным видом талитридной формы *Deshayesorchestia deshayesii* (Audouin, 1826). В зоне заплеска галечно-песчаных пляжей отмечены некоторые представители гаммаридной формы кривофилов – *Echinogammarus foxi* Chellenberg, 1828; *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899); *Chaetogammarus olivii* (H. Milne Edwards, 1830); *Echinogammarus karadagiensis* Grintsov, 2009. Эти же виды, некоторые представители хиалидной жизненной формы кривофилов: *Apohyale crassipes* (Heller, 1866); *Apohyale perieri* (Lucas, 1849); *Parhyale taurica* Grintsov, 2009, а также один представитель ампитоидной жизненной формы – *Plumulojassa ocia* (Spence Bate, 1862), отмечены в зоне заплеска каменисто-валунных пляжей.

В сообществах бентоса по данным Киселевой (Киселева, 1980) отмечены представители ампелисцидной, ампитоидной, монокороевидной жизненных форм трубкожилов, капреллидной экоморфы кривофилов, гаммаридной и стенотоидной жизненных форм

кривофилов. Всего в сообществах бентоса по данным (Киселева, 1980) отмечено 11 видов. Следует отметить, что почти все экологические группы, экоморфы и жизненные формы широко распространены в Мировом океане. Исключение составляют виды понто-каспийской реликтовой фауны, представляющие маеотикоидную жизненную форму маезопсаммофилов и кардиофилидную жизненную форму комменсалов, ограниченные бассейнами Черного, Азовского и отчасти Каспийского морей. Общий список отмеченных видов в Черном и Азовском морях (с учетом литературных данных) представлен в таблице 1. Экологические группы, экоморфы и жизненные формы указаны только для видов.

Таблица 1

Список таксонов амфипод Черного и Азовского морей с указанием экологических групп, экоморфы и жизненных форм

Таксоны амфипод	Экологические группы	Экоморфы	Жизненные формы
1	2	3	4
Ampeliscidae			
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	трубкожилы	гаммаридная	ампелисцидная
<i>Ampelisca pseudosarsi</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Ampelisca pseudospinimana</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Ampelisca spinipes</i> Boeck, 1861	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Ampithoidae			
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	--/--/--	--/--/--	ампитоидная
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893	перфораторы	--/--/--	бианколинидная
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853)	трубкожилы	--/--/--	ампитоидная
<i>Pleonexes gammaroides</i> Spence Bate, 1856	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Aoridae			
<i>Microdeutopus algicola</i> Della Valle, 1893	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Microdeutopus stationis</i> Della Valle, 1893	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Atylidae			
<i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853	кривофилы	--/--/--	дексаминидная
<i>Nototropis massiliensis</i> (Bellan-Santini, 1975)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Bathyporeiidae			
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Spence Bate, 1857)	мезопсаммофилы	--/--/--	батипореидная
Behningiellidae			
<i>Cardiophilus baeri</i> G. O. Sars, 1896	комменсалы	--/--/--	кардиофилидная
<i>Cardiophilus marisnigrae</i> Miloslawskaya, 1931	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Calliopiidae			
<i>Apherusa bispinosa</i> (Spence Bate, 1857)	кривофилы	--/--/--	дексаминидная
<i>Apherusa chiereghinii</i> Giordani-Soika, 1949	--/--/--	--/--/--	--/--/--

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4
Caprellidae			
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	--/--/--	капреллидная	----
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868	--/--/--	--/--/--	----
<i>Caprella equilibra</i> Say, 1818	--/--/--	--/--/--	----
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	--/--/--	--/--/--	----
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	--/--/--	--/--/--	----
<i>Caprella rapax</i> Mayer, 1890	--/--/--	--/--/--	----
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	--/--/--	--/--/--	----
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)	--/--/--	--/--/--	----
Cheirocratidae			
<i>Cheirocratus sundevallii</i> (Rathke 1843)	трубожилы	гаммаридная	ампитоидная
Cheluridae			
<i>Chelura terebrans</i> Philippi, 1839	перфораторы	--/--/--	бианколинидная
Colomastigidae			
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861	комменсалы	--/--/--	коломастигидная
Corophiidae			
<i>Chelicorophium chelicorne</i> (G. O. Sars, 1895)	трубожилы	--/--/--	монокорофиидная
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G. O. Sars, 1895)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Chelicorophium maeoticum</i> (Sowinsky, 1898)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Chelicorophium mucronatum</i> (G. O. Sars, 1895)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Chelicorophium nobile</i> (G. O. Sars, 1895)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Chelicorophium robustum</i> (G. O. Sars, 1895)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> (Martynov, 1924)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Corophium orientale</i> Schellenberg, 1928	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Crassikorophium crassicorne</i> (Bruzellius, 1859);	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach, 1844	--/--/--	--/--/--	ампитоидная
<i>Medicorophium runcicorne</i> (Della Valle, 1893)	--/--/--	--/--/--	монокорофиидная
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Dexaminidae			
<i>Dexamine spiniventris</i> (Costa, 1853)	кривофилы	--/--/--	дексаминидная
<i>D. spinosa</i> (Montagu, 1813)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>D. thea</i> Boeck, 1861	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Spence Bate, 1862)	--/--/--	--/--/--	--/--/--

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4
Gammarellidae			
<i>Gammarellus angulosus</i> (Rathke, 1843)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1837)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Gammaridae			
<i>Amathillina cristata</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	гаммаридная
<i>Chaetogammarus placidus</i> (G. O. Sars, 1896)	--/--/--	--/--/--	
<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinskyi, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Dikerogammarus gruberi</i> Mateus & Mateus, 1990	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Dikerogammarus istanbulensis</i> Özbek, 2011	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Gmelina costata</i> G. O. Sars, 1894	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Gmelinopsis tuberculata</i> G. O. Sars, 1896	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Yogmelina pusilla</i> (G. O. Sars, 1896)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Kuzmelina kusnezowi</i> (Sowinskyi, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Shablogammarus subnudus</i> (G. O. Sars, 1896) 1896	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Echinogammarus foxi</i> (Schellenberg, 1928)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Echinogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1899)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Echinogammarus karadagiensis</i> Grintsov, 2009	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Echinogammarus warpachowsky</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Gammarus crinicornis</i> Stock, 1966	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Gammarus subtypicus</i> Stock, 1966	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Hyalidae			
<i>Apohyale crassipes</i> (Heller, 1866)	--/--/--	--/--/--	хиалидная
<i>Apohyale perieri</i> (Lucas, 1849)	--/--/--	--/--/--	
<i>Apohyale prevostii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Hyale pontica</i> Rathke, 1836	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Protohyale (Boreohyale) camptonyx</i> (Heller, 1866)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Protohyale (Protohyale) schmidtii</i> (Heller, 1866)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Parhyale aquilina</i> (Costa, 1857)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Parhyale taurica</i> Grintsov, 2009	--/--/--	--/--/--	--/--/--

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4
Iphigenellidae			
<i>Iphigenella acanthopoda</i> G. O. Sars, 1896	--/--/--	--/--/--	гаммаридная
<i>Iphigenella andrussowi</i> G. O. Sars, 1894	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Iphigenella shablensis</i> Carausu, 1943	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Ischyroceridae			
<i>Centraloecetes dellavallei</i> (Stebbing, 1899)	трубкожилы	--/--/--	ампитоидная
<i>Erichthonius difformis</i> H. Milne Edwards, 1830	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Erichthonius punctatus</i> (Spence Bate, 1857)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Erichthonius rubricornis</i> (Simpson, 1853)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Jassa marmorata</i> Holmes, 1905	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Jassa ocia</i> (Spence Bate, 1862)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Jassa pusilla</i> (G.O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Kuriidae			
<i>Micropythia carinata</i> (Spence Bate, 1862)	кривофилы	--/--/--	хиалидная
Leucothoidae			
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	комменсалы	--/--/--	леукотоидная
Lysianassidae			
<i>Nannonyx propinquus</i> Chevreux 1911	кривофилы	--/--/--	лизианассидная
<i>Nannonyx goesi reductus</i> Greze, 1975		--/--/--	
Megaluropiidae			
<i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889	кривофилы	--/--/--	мегалуропиидная
<i>Megaluropus massiliensis</i> Ledoyer, 1976	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Melitidae			
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	--/--/--	--/--/--	гаммаридная
Microprotopidae			
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1887	трубкожилы	--/--/--	ампитоидная
<i>Microprotopus maculatus</i> Norman, 1867	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Oedicerotidae			
<i>Deflexilodes gibbosus</i> (Chevreux, 1888)	кривофилы	--/--/--	эдицеротидная
<i>Deflexilodes griseus</i> (Della Valle, 1893)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Periocolodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Phoxocephalidae			
<i>Harpinia crenulata</i> (Boeck, 1871)	--/--/--	--/--/--	харпиниидная
<i>H. dellavallei</i> Chevreux, 1910	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Photidae			
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869	трубкожилы	--/--/--	ампитоидная
<i>Photis longicaudata</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)	--/--/--	--/--/--	--/--/--

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4
Pontogammaridae			
<i>Compactogammarus compactus</i> (G. O. Sars, 1895)	кривофилы	--/--/--	гаммаридная
<i>Euxinia sarsi</i> (Sowinsky, 1898)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Euxinia weidemanni</i> (G. O. Sars, 1896)	мезопсаммофилы	--/--/--	маеотикоидная
<i>Niphargogammarus intermedius</i> (Carausus, 1943)	кривофилы	--/--/--	гаммаридная
<i>Niphargoides corpulentus</i> G. O. Sars, 1895	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Obesogammarus crassus</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Obesogammarus obesus</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Pandorites podoceroideus</i> G. O. Sars, 1895	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Paraniphargoides motasi</i> (Carausus, 1943)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Pontogammarus aestuarius</i> (Derzhavin, 1924)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sovinskij, 1894)	мезопсаммофилы	--/--/--	маеотикоидная
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. O. Sars, 1894)	кривофилы	--/--/--	гаммаридная
<i>Stenogammarus compressus</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Stenogammarus deminutus</i> (Stebbing, 1906)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Stenogammarus kereuschi</i> Derzhavin & Pjatkova, 1962	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Stenogammarus (Stenogammarus) macrurus</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Stenogammarus similis</i> (G. O. Sars, 1894)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Turcogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1875)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Turcogammarus turcarum</i> (Stock, 1974)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Uroniphargoides spinicaudatus</i> (Carausus, 1943)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Stenothoidae			
<i>Stenothoe marina</i> (Spence Bate, 1856)	--/--/--	--/--/--	стенотоидная
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1813)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Talitridae			
<i>Britorchestia brito</i> (Stebbing, 1891)	--/--/--	--/--/--	талитридная
<i>Cryptorchestia cavimana</i> (Heller, 1865)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Orchestia bottae</i> H. Milne Edwards, 1840	--/--/--	--/--/--	--/--/--

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4
<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Orchestia mediterranea</i> Costa, 1853	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Orchestia montagui</i> Audouin, 1826	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Platorchestia platensis</i> (Krøyer, 1845)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Speziorchestia stephenseni</i> Cecchini, 1928	--/--/--	--/--/--	--/--/--
<i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)	--/--/--	--/--/--	--/--/--
Tryphosidae			
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	--/--/--	--/--/--	лизианассидная

ВЫВОДЫ

В Черном и Азовском морях отмечено 5 экологических групп амфипод – трубкожилы, кривофилы, комменсалы, мезопсаммофилы, перфораторы. У трубкожилов выделены монокороевидная, ампитоидная и ампелисцидная жизненные формы, идиоадаптации которых затронули следующие морфологические признаки: характер уплощения тела (с боков или сверху вниз), когти переопод, антенны 2-й пары, коксальные пластинки, переоподы, уropоды третьей пары. Сочетание данных идиоадаптаций специфично для каждой жизненной формы.

У кривофилов Черного и Азовского морей отмечена капреллидная экоморфа (семейство Caprellidae), отличающаяся палочковидным телом, олигомеризацией сегментов тела, цефализацией, редукцией придатков – переопод, плеопод, уropод, усилением проподальных члеников и когтей переопод.

Отмечено 9 жизненных форм кривофилов: дексаминидная, хиалидная, гаммаридная, эдицеротидная, мегалуропиидная, талитридная, харпиниидная, стенотоидная, лизианассидная идиоадаптации которых затронули следующие морфологические элементы: рострум, глаза, вооружение спины, антенны 1 и 2 пар, коксальные пластинки, гнатоподы 1-й и 2-й пар; уropоды, особенно 3-й пары, переоподы, когти переопод, вооружение уросомы. Сочетание морфологических идиоадаптаций специфично для каждой жизненной формы.

Бианколинидная жизненная форма перфораторов отличается цилиндрилизацией тела, полушарообразной головой, слабой развитостью коксальных пластинок, близкой длиной переопод. Идиоадаптации батипорейной и маеотикоидной жизненных форм мезопсаммофилов затронули антенны, гнатоподы, переоподы, уropоды 3-й пары. У коломастигидной, леукотоидной и кардиофилидной жизненных форм комменсалов идиоадаптации затронули антенны, коксальные пластинки, характер уплощенности тела, гнатоподы, переоподы, уropоды 3-й пары. Все вышеуказанные жизненные формы амфипод кроме кардиофилидной и маеотикоидной широко распространены в Мировом океане.

Наибольшее разнообразие экологических групп и жизненных форм в Черном море отмечено для перифитона и скоплений органических остатков (включая макрофиты) на дне. Меньше заселяется древесина, оказавшаяся в морской воде; заплеск галечно-песчанного пляжа; толща песка в зоне супралиторали пляжей.

Исследование выполнено в рамках темы госзадания «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0)

Список литературы

- Алеев Ю. Г. Жизненная форма как система адаптаций // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 90, вып. 3. – С. 462–477.
- Булычева А. И. Морские блохи морей СССР и сопредельных вод. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 185 с.
- Василенко С. В. Капреллиды (морские козочки) морей СССР и сопредельных вод. – Л.: Наука, 1974. – 287 с.
- Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь. – Кишинев.: Главная редакция Молдавской советской энциклопедии, 1990. – 406 с.
- Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни. – Саратов.: Изд. Саратовского губернского земства. Почвенная лаборатория, 1907. – 608 с.
- Грезе И. И. Амфиподы Чёрного моря и их биология. – Киев.: Наук. думка, 1977. – 154 с.
- Грезе И. И. Фауна Украины. Высшие ракообразные. Амфиподы. – Киев.: Наук. думка, 1985. – Т. 26, вып. 5. – 172 с.
- Гринцов В. А., Мурина В. В., Евстигнеева И. К., Макаров М. А. Сообщество обрастания на искусственном рифе в п. Курортное (Карадаг) // Карадаг. Гидробиологические исследования (сб. науч. тр. посвящ. 90-летию Карадаг науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природ. Заповедника НАНУ). – Симферополь: 2004а. – Т. 2. – С. 152–165.
- Гринцов В. А. Отряд амфиподы или разноногие раки (амфиподы) // Карадаг. Гидробиологические исследования (сб. науч. тр. посвящ. 90-летию Карадаг науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природ. Заповедника НАНУ). – Симферополь, 2004б. – Т. 2. – С. 391–397.
- Гринцов В. А., Костенко Н. С., Мурина В. В., Евстигнеева И. К. Биоразнообразие и структура сообщества акватории Карадагского природного заповедника // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование: Матер. III науч. конф. (Симферополь, 22 апреля 2005 г.). – Симферополь, 2005а. – Часть 2. Зоология беспозвоночных, Зоология позвоночных. Экология. – С. 207–212.
- Гринцов В. А., Мурина В. В., Евстигнеева И. К. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания твердых субстратов Карадагского природного заповедника (Чёрное море) // Морской экологический журнал – 2005б. – Т. 4, № 3. – С. 37–47.
- Гринцов В. А., Мурина В. В., Евстигнеева И. К. Новые сведения о биоразнообразии сообщества обрастаний твердых субстратов в прибрежной зоне Крыма // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету Серія. Біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія – 2005в. – № 4 (27). – С. 54–55.
- Гринцов В. А. Биоразнообразие и экология бокоплавов побережья Карадага // Карадаг – 2009 (сб. науч. Тр. посвящ. 95-летию Карадаг науч. станции и 30-летию Карадаг. природ. Заповедника НАНУ). – Севастополь, 2009б. – С. 361–365.
- Гринцов В. А. Морфофункциональные параметры плавательных ножек плеопод (Амфипод) и некоторые моменты филогении и систематики // Бюллетень МОИП – 2010. – Т. 115, вып. 5. – С. 36–42.
- Гринцов В. А. Морфологические различия видов рода *Hyale* (Amphipoda, Hyalidae) из Чёрного моря (прибрежье Крыма) // Весник Зоології. – 2011а. – № 45 (5). – С. 447–455.
- Гринцов В. А. Морфологические различия самок рода *Orchestia* и *Platorchestia* (Amphipoda, Talitridae) супралиторали Чёрного моря (Крым) // Зоологический журнал – 2011б. – Т. 90, № 2. – С. 143–148.
- Гринцов В. А. Динамика структуры популяции двух видов бокоплавов рода *Echinogammarus* (Gammaridae, Amphipoda) из бухты Ласпи (Крым, Чёрное море) // Морской биологический журнал – 2016в. – Т. 1, № 3. – С. 22–26.
- Гринцов В. А. Биоразнообразие и динамика численности бокоплавов на коллекторах мидийной фермы (Севастополь, Черное море) // Морской биологический журнал – 2017. – Т. 2, № 4. – С. 30–37.
- Гринцов В. А. Амфиподы морских ферм побережья Севастополя (Черное море) // Водные биоресурсы и среда обитания – 2021. – Т. 4, № 4. – С. 27–35.
- Гринцов В. А., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Новый вид амфиподы *Melita* Leach, 1814 (Crustacea, Amphipoda, Melitidae) для Азово-Черноморского бассейна // Российский журнал биологических инвазий – 2022а. – Т. 5, № 1. – С. 41–54. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-41-54>
- Гринцов В. А. Амфиподы Черного моря: иллюстрированный атлас-определитель // ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН». – Севастополь: ФИЦ ИНБИОМ, 2022б. – 476 с.
- Гурьянова Е. Ф. Амфиподы морей СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 1029 с.
- Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – Киев, Наук. думка, 1981. – 168 с.
- Маккавеева Е. Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря. – Киев, Наукова думка, 1979. – 228 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Грезе И. И., Василенко С. В. Отряд амфиподы или разноногие. Amphipoda // – В кн.: Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. – Киев, Наук. думка, 1969. – Т. 2. – С. 440–494.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л.: Изд-во. АН СССР, 1949. – Т. 5. – С. 1–536.
- Формозов А. Н. Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции 1926 г. – М.: 1929. – 144 с.
- Arfianti T., Wilson S., Costello M. J. Progress in the discovery of amphipod crustaceans. – 2018. PeerJ 6:e5187; DOI 10.7717/peerj.5187
- Barnard J. L., Karaman G. S. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids) // Records of the Australian Museum. – 1991. – Suppl. 13 (Parts 1–2). – P. 866.

Grintsov V. A new amphipod species *Echinogammarus karadagiensis* sp. n. (Amphipoda, Gammaridae) from Crimean coasts (Black Sea, Ukraine) // Vestnik Zoologii. – 2009. – Vol. 43, N 2. – P. 23–26.

Grintsov V. On finding *Dexamine thea* (Amphipoda, Dexaminidae) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea) // Vestnik zoologii – 2010. – Vol. 44, N 3. – P. 281–283.

Grintsov V. Dynamics of population structure of the Amphipod *Dexamine thea* (Dexaminidae, Amphipoda), a new species for the Black Sea in the coastal areas in Laspi Bay (Black Sea, Sevastopol) // Russian Journal of Biological Invasions. – 2014. – Vol. 5, N 1. – P. 18–20.

Grintsov V. On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black sea), a new species for this region // Marine biological journal. – 2018. – Vol. 3, N 2. – P. 33–39.

Grintsov V. A. First finding of *Centraloecetes* cf. *neapolitanus* (Schiecke, 1978) (Ischyroceridae, Amphipoda) in coastal zone of Sevastopol (Crimea, Black Sea) // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2021а. – № 2 (18). – С. 3–11.

Grintsov V. A. First finding of *Caprella* cf. *equilibrata* Say, 1818 (Amphipoda, Caprelliidae) in coastal zone south-west of Crimea (Black Sea) // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2021б. – № 4 (20). – С. 3–9.

Grintsov V., Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from The Black Sea // Sevastopol. Digit Print. – 2011. – 151 p.

Kudrenko S. A. Amphipod (Crustacea, Amphipoda) communities in the north-western part of the Black Sea // Vestnik zoologii – 2016. – Vol. 50 (5). – P. 387–394.

Petrescu I. A. Contribution to the knowledge of Amphipods (Crustacea: Amphipoda) from Romania. 7. Amphipods from Agigea (Black Sea) // Travaux du Museum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa". – 1998. – Vol. 15. – P. 51–73.

Sezgin M., Kocataş A., Katakın T., Amphipod Fauna of the Turkish Central Black Sea Region. // Turkish Journal of Zoology – 2001. – Vol. 25. – P. 57–61.

Uzunova S. Checklist of marine Amphipoda (Crustacea, Malacostraca) from the Bulgarian Black Sea area // Известия на съюза на учение – Варна, Серия «Морски науки». – 2012. – С. 72–79.

Grintsov V. A. Ecological groups, ecomorphs and life forms of amphipods (Crustacea, Amphipoda) of the Black Sea and the Sea of Azov // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 38–63.

On the basis of the analysis of morphology, biology, ethology, ecology of 141 species of amphipods of the Black Sea and the Sea of Azov, five ecological groups were identified: tubebuilders, perforators, commensals, kryvophiles (from the Greek "kryvo" – to hide, "phileo" – to love) and mesopsammophiles (from the Greek "meso" – inside, "psammo" – sand, "phileo" – to love). Moreover, ecomorphs and life forms are defined within these five ecological groups. The caprellid ecomorph (family Caprellidae) and nine life forms named after the taxa included in them are designated in the kryvophiles: hialid (genus *Hyale*), dexaminid (genus *Dexamine*), gammarid (genus *Gammarus*), edicerotid (family *Oedicerotidae*), megaluropiid (genus *Megaluropus*), talitrid (family Talitridae), harpiniid (genus *Harpinia*), stenotoid (genus *Stenothoe*), Lisianassid (family *Lisianassidae*). The life forms of all five ecological groups are not restricted to the taxa they are named after. Tubebuilders are divided into ampeliscid (genus *Ampelisca*), ampitoid (genus *Ampithoe*) and monocorophiid (genus *Monocorophium*) life forms. The perforators have one life form – biancolinid (genus *Biancolina*). The commensals have three life forms: cardiophilid (genus *Cardiophilus*), colomastigid (genus *Colomastix*) and leukotoid (genus *Leucothoe*). Two life forms were identified in mesopsammophiles – bathyporeid (genus *Bathyporeia*) and maeoticoid (species *Pontogammarus maeoticus*). This article analyzes ecological groups, ecomorphs and life forms, as well as their distribution in communities, biotopes, habitats or ecotopes in accordance with morphological idioadaptations of amphipods, ethology, ecology and biology.

Key words: Amphipoda, ecomorphs, ecological groups, life forms, Black Sea, Sea of Azov.

Поступила в редакцию 11.01.23

Принята к печати 05.02.23

УДК 581.41

Онторморфогенез спорофита *Ceterach officinarum* Willd. (Aspleniaceae)

Державина Н. М.¹, Ковынёва С. В.¹, Силаева Ж. Г.²

¹ Орловский государственный университет имени И. С. Тургенева
Орел, Россия

d-nm@mail.ru, kovineva_88@inbox.ru

² Орловский государственный аграрный университет имени Н. В. Парахина
Орел, Россия

silaevazhanna@rambler.ru

Изучение онтогенеза папоротников вносит существенный вклад в проблемы их биоморфологии, систематики, экологии и физиологии, а также служит основой для популяционных исследований и выявления закономерностей адаптации онтогенеза. Целью работы явилось описание онтоморфогенеза спорофита скального папоротника хазмофита *Ceterach officinarum*. Материалом для исследования послужили сборы, проведённые в Крыму в 2016 году. Применены подходы дискретного описания онтогенеза, разработанные для цветковых растений, с коррективами в терминологии, касающейся специфики репродуктивной биологии папоротников. Охарактеризованы онтогенетические состояния спорофита, начиная с момента появления зародыша после полового процесса и оплодотворения, затем – проростка, ювенильного, имматурного и, заканчивая формированием взрослых структур в надземной и подземной сферах у виргинильного растения. Описан переход папоротника к спороношению у молодых, средневзрослых и стареющих спорофитов, сопровождаемый появлением грабчатых сорусов на абаксиальной стороне вай. Показан переход к постепенному снижению всех жизненных функций у субсенильного и сенильного спорофитов, ведущий, в конечном счёте, к отмиранию растения. В онтогенезе *Ceterach officinarum* выявлены следующие фазы морфогенеза: первичной вертикальной розетки у ювенильных растений; неветвящегося розеточного короткокорневищного растения у имматурных и виргинильных спорофитов; ветвящегося розеточного короткокорневищного спорофита, соответствующего возрастным состояниям молодых, зрелых и старых спороносящих растений; короткокорневищной розеточной партикулы, формирующейся в онтогенетических состояниях субсенильных и сенильных растений. Существенная онтогенетическая трансформация формы пластинок вай позволяет говорить о гетеробластии у этого вида.

Ключевые слова: *Ceterach officinarum*, спорофит, онтоморфогенез, возрастные состояния.

ВВЕДЕНИЕ

Обе фазы гетероморфного жизненного цикла папоротников – спорофиты и гаметофиты исследуются в наши дни как в естественных, так и в лабораторных условиях в аспектах их морфологии, физиологии, экологии, биохимии, популяционной и репродуктивной биологии, эволюции, геносистематики.

Спорофит, как правило, играет доминирующую роль в цикле воспроизведения папоротников, отличаясь от гаметофита не только кормофитным уровнем организации, функционально и габитуально, но и плоидностью, экологией и фитоценотической ролью.

Онтогенез спорофита в случае амфимиксиса, как известно, начинается на гаметофите после процесса оплодотворения, формирования зиготы и зародыша, у которого наблюдается смена типов питания: гетеротрофное уступает место миксотрофному, а затем – автотрофному.

Учитывая то, что в цикле воспроизведения каждая из генераций папоротников проходит собственный онтогенез, его изучение смогло активизироваться лишь после того, как в российской птеридологии применили подходы дискретного описания онтогенеза, разработанные для цветковых растений Т. А. Работновым (1950), А. А. Урановым (1975) и дополненные авторами книг «Ценопопуляции растений ...» (Смирнова и др., 1976; Заугольнова и др. 1988).

Подобные исследования папоротников вносят существенный вклад в проблемы их биоморфологии, систематики, экологии и физиологии, а также могут быть основой для

популяционных исследований и выявления закономерностей адаптациогенеза. Однако по сравнению с цветковыми растениями эти сведения продолжают оставаться весьма ограниченными.

В числе первых авторов, применивших концепцию описания онтогенеза спорофитов папоротников, оказались Г. П. Серая с соавторами (1980), Н. М. Державина (1982, 1983), Н. Н. Лашинский и Н. И. Шорина (1985), И. И. Гуреева (1990, 2001), Н. М. Державина и Н. И. Шорина (1992), И. Г. Криницын (2004) и др., позднее – и гаметофитов (Шорина, Силантьева, 1998; Гуреева, 2001, 2006; Шорина, 2001; Барабанщикова, 2002, 2007), правда, эти исследования касались преимущественно лесных видов.

Учитывая специфику репродуктивной биологии развивающегося спорофита, птеридологи внесли коррективы в названия его онтогенетических состояний: генеративные растения стали называть «молодыми, зрелыми и старыми спороносящими» (Лашинский, Шорина, 1985).

В зависимости от морфологического выражения качественных признаков и дополнительных биометрических характеристик, позволяющих идентифицировать отдельные возрастные состояния спорофита, стали использовать: число, форму и размеры его вай, тип филлотаксиса, особенности морфологии ризома, положение в пространстве, тип его ветвления и нарастания, число и расположение кладогенных корней, способность к споровому и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания.

В качестве объекта исследования онтоморфогенеза был избран спорофит скального папоротника-хазмофита *Ceterach officinarum* Willd. – скребницы аптечной (Aspleniaceae), интересной своей толерантностью к понижению увлажнения среды. Это один из немногих обитающих в России пойкилогидричных равноспоровых папоротников (Державина, 2021). Скребница ценна и своим прикладным значением: благодаря богатому химическому составу она широко применяется в народной медицине, а зимостойкость позволяет использовать её в качестве декоративного растения, выращиваемого на альпийских горках (Дикорастущие полезные..., 2001; Коновалова, Шевырева, 2004).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили сборы, проведённые в Крыму в Байдарской долине Балаклавского района в окрестностях села Новобобровка на левом берегу реки Бага в 2016 году.

В силу того, что у цветковых и папоротников сходны и подчинены единым закономерностям основные этапы индивидуального развития особей, мы воспользовались той же периодизацией онтогенеза с небольшими изменениями (Лашинский, Шорина, 1985; Гуреева, 2001), которая разработана для цветковых растений.

Выделены периоды: пререпродуктивный с онтогенетическими состояниями зародыша (**em**), проростка (**ps**), ювенильного (**j**), имматурного (**im**) и виргинильного (**v**) спорофитов; репродуктивный с онтогенетическими состояниями молодого (**sp₁**) средневозрастного (**sp₂**) и стареющего (**sp₃**) спороносящих спорофитов; пострепродуктивный или сенильный с онтогенетическими состояниями субсенильного (**ss**) и сенильного (**s**) спорофитов.

При характеристике жизненной формы скребницы использована морфо-экологическая методика И. Г. Серебрякова (1962, 1964), Т. И. Серебряковой (1972, 1980), Л. Е. Гатцук (1974) и синтетическая, объединяющая разные классификационные принципы, предложенная Н. И. Шориной (1994).

Вслед за А. П. Хохряковым (1976, 1979) и Н. И. Шориной (1994) вертикально-розеточными называли папоротники, у которых розетки вай завершают короткие ортотропные ризомеры.

Фазы морфогенеза спорофита выделены на основе разработок представителей школы И. Г. Серебрякова.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Папоротник *Ceterach officinarum* – средиземноморский петрофитный вид, встречающийся в расселинах скал (хазмофит) на Аравийском полуострове, в Гималаях, в Европе (Атлантической, Центральной, Юго-Восточной (Крым); в Азии: Юго-Западной (Турция, Иран), Средней, Центральной; Средиземноморье, Кавказе. В России: на Северном Кавказе, в Северной Осетии, в Дагестане от уровня моря до субальпийки (Красная книга Краснодарского края, 2017).

А. Е. Бобров (1982) относит его к бореально-южноевразийским видам, встречающимся в лесном и субальпийском поясах. А. М. Аскеров (1986) включает его на Кавказе в число 19 альпийских папоротников, живущих в трещинах крупных скал и валунов. Встречается не только на скалах, но и на рукотворных стенах. Предпочитает известняки. Оптимум pH лежит в нейтральной среде, но он может расти как на слабо кислых, так и на слабо щелочных субстратах, то есть является субнейтрофилом бази- и окситолерантным (Gams, 1938). На Северном Кавказе встречается до высоты 3000 м (Литвинская, Муртазалиев, 2013).

В Крыму скребница предпочитает горные местности с климатом от умеренно жаркого полувлажного до прохладного избыточно влажного, обитая в широком диапазоне местообитаний: чаще всего на полном свету, но при этом лучше растёт на речных бортах в моховых подушках при некотором затенении. Этот папоротник скорее является теневыносливым растением.

Жизненная форма спорофита – короткокорневищный, радиально-симметричный, вертикально- или косо-розеточный, неявнополицентрический, многолетний, вечнозеленый гемикриптофит (Державина, 2021).

Споры *Ceterach officinarum* прорастают по *Vittaria*-типу, а проталлий развивается по *Adiantum*-типу (Nayar, Kaur, 1971).

Пререпродуктивный период в жизни спорофита начинается с момента появления зародыша спорофита после полового процесса и оплодотворения и завершается полным формированием взрослых структур в надземной и подземной сферах растения.

Зародыш спорофита (em) образуется на гаметофите с момента деления зрелой зиготы, проходит эмбриогенез, образуя на вентральной стороне таллома полярную структуру, как у всех представителей класса Polypodiopsida ориентированную поперечно (Воронин, 1964). Органогенез начинается с формирования зачатка корня, гаустории, зачатка вайи и оси ризома, которые благодаря геотропным движениям приобретают разные направления: будущая вайя и ось – геометрически вверх, будущий корень – вниз, а гаустория, врастая в ткань гаметофита, обеспечивает гетеротрофное питание зародыша.

Проростки (ps) – миниатюрные розеточные растеньица высотой 3–6 мм связанные с гаметофитом, несущие от 1 до 3–4 длинно-черешковых спирально расположенных вай с пластинками ромбической и округло-почковидной формы (рис. 1). Соотношение длины черешка и пластинки 2:1. Жилка – одна неветвящаяся, либо дихотомирующая. Число придаточных разветвлённых до 2-го порядка корней соответствует числу вай. Черешки и пластинки с обеих сторон покрыты редкими бесцветными чешуйками, которые сохраняются на верхней стороне пластинки вплоть до достижения спороношения. За счёт фотосинтеза и контакта с гаметофитом осуществляется миксотрофное питание. Вайи проростков и спорофитов всех возрастных состояний живут более года, поэтому скребницу можно считать вечнозелёным растением.

Ювенильные (j) растения отличаются несколько большими размерами: 10–20 мм и возросшим до 5–6 числом вай в ортотропной розетке, с учетом образовавшихся у проростков. Форма пластинок вай становится широко-обратно-яйцевидной, соотношение длины черешка и пластинки 2:1 не изменяется. Чешуи на вайях сохраняются. Порядок ветвления жилок при открытом дихотомическом жилковании возрастает до 3–4. Слабо выраженная терминальная почка ортотропного ризома несёт обычно 1–2 зачатка вай. Корневая система усиливается, так как от основания каждой вайи отходит по корню.

После отмирания гаметофита спорофит переходит к автотрофному питанию.

Имматурные растения (*im*) приобретают некоторые черты взрослых спорофитов, позволяющие определить видовую принадлежность папоротника. При увеличении размеров растения становится заметным ортотропный ризом диаметром 2–3 мм. Отделительный слой между пластинкой и основанием черешка вайи не образуется, поэтому отмирают они постепенно, а в основании ризома сохраняются черешки, сформированные в предыдущих возрастных состояниях. Филлоподии вай входят в состав ризома, обеспечивая его увеличение в диаметре, а черешки прошлогодних вай играют защитную роль для заложённых в верхушечной почке 3–6 зачатков. Число вай составляет 5–6, их длина достигает 20–40 мм. Пластинки приобретают полувзрослые черты, становясь дважды-перистыми. Соотношение длины черешка и пластинки меняется до 1:1, за исключением спорофитов, растущих в густом моховом покрове, у которых черешки вытягиваются, сохраняя соотношение 2:1 и даже 3:1. Порядок ветвления жилок вай достигает 6–7. Корневая система включает все корни (ветвление до 3-го порядка), образовавшиеся за время жизни спорофита.

У взрослых неспороносящих (виргинильных) растений (*v*) доминируют черты взрослых спорофитов: ортотропный эпигеогенный ризом уже хорошо выражен, его диаметр достигает 3–4 мм и более, он, расширяясь к верхушке, приобретает обратно-узко-конусовидную форму. Емкость терминальной почки возрастает до 5–10 зачатков. Вайи в числе 4–10 на верхушке ризома образуют розетку. Их длина составляет 60–90 мм, пластинки непарноперисторассечённые с 4–5 парами перьев. Перья очередные, но не супротивные, расположены чередуясь по обеим сторонам центральной жилки. У перьев округлая форма, край – слабо волнистый.

Светло-бурые клатратные чешуи, налегающие друг на друга, обильно покрывают черешки, нижнюю поверхность вай и терминальную почку. На верхней стороне сформированных ранее вай они сохраняются только вдоль средней жилки. Чешуи имеют широкое основание, оттянутую верхушку и редкие головчатые клетки по краю (рис. 1). Вайи приобретают жесткость. Соотношение длины черешка и пластинки существенно меняется и составляет 1:2. Тип жилкования максимально приближается к кладодромному, характерному для дефинитивных спорофитов. При этом дихотомирующие жилки разных порядков свободно выходят на край пера.

Ветвление корней достигает двух порядков, формируется первично гоморизная корневая система из кладогенных корней. Участки проксимальной части ризома, возникшие в ювенильном онтогенетическом состоянии, начинают разрушаться или уже разрушились.

Переход особей к спороношению маркирует начало **репродуктивного периода**

Спороносящие растения (*sp*) отличает появление градатных сорусов на абаксиальной стороне вай. Сорусы продолговатые, линейные, длиной 3–5 мм, находятся, как и у других видов семейства Aspleniaceae, с одной стороны дихотомирующих жилок. Покрывальце одностороннее линейное, закрывающее весь сорус (рис. 1).

У молодых спороносящих растений (*sp₁*) сорусы располагаются только на верхних перьях вай, у **средневозрастных спороносящих (*sp₂*)** – на всей пластинке вайи, сорусы находятся среди плотно расположенных чешуй.

Особенностью молодых спороносящих растений является начало ветвления ризома (рис. 1).

Если смотреть на дефинитивные спорофиты сверху, то, в отличие от виргинильных растений, можно обнаружить уже несколько плотно расположенных розеток из 5–(8)–12 вай (рис. 2). Подобная картина создается за счет акрогенного дихотомического ветвления ризома при моноподиальном нарастании осей. Продольные разрезы ризомов позволяют увидеть особенности этого ветвления: на апексе формируются две равноценные дочерние оси, каждая из которых продолжает нарастать моноподиально-дихотомически, при многократном ветвлении возникает расширяющаяся вверх структура, напоминающая «многоярусный дихазий» (Державина, 2021).

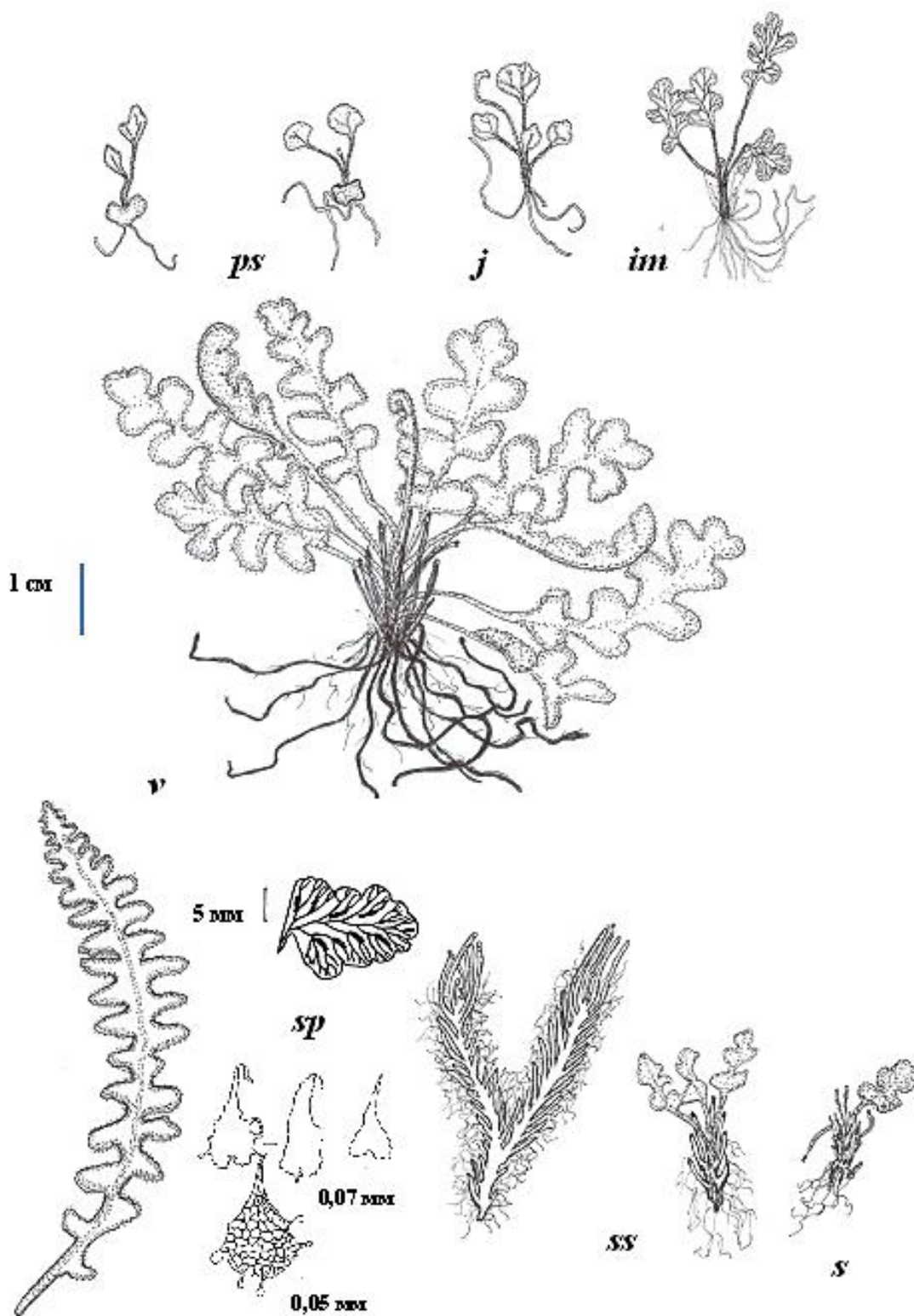


Рис. 1. Онтогенез спорофита *Ceterach officinarum*

Условные обозначения: *ps* – проросток; *j* – ювенильное растение; *im* – имматурное растение; *v* – виргинильное растение; *sp* – спороносящее растение: вайя, перо вайи, чешуи с черешка, фрагмент ризома средневозрастной особи (корни, чешуи и вайи удалены); *ss* – субсенильное растение; *s* – сенильное растение.



Рис. 2. Дефинитивный спорофит *Ceterach officinarum*

Крым, Севастополь, Балаклавский р-н, Байдурская долина, окрестности с. Новобобровка, левый берег реки Бага, май 2016 г. (фото Н. М. Державиной).

Кожистые мономорфные вайи средневозрастных спорофитов зелёного цвета на верхней стороне и бежево-коричневатые отчешуй на нижней. Продолжительность их жизни составляет более года, поэтому этот папоротник можно назвать вечнозелёным.

Основания черешков вай, теряя чешуи, становятся коричневыми. Пластинки достигают максимальных размеров: длина составляет 13–17 см, ширина – 1,5– 2,0 см, число пар перьев варьирует от 10 до 15. Перья имеют округлую, яйцевидную или продолговатую форму, тупую верхушку и лопастной или крупно-волнистый край. Соотношение длины черешка и пластинки – 1:3. Жилки ветвятся до восьмого порядка. Изредка можно наблюдать частичный переход от открытого жилкования к сетчатому, когда появляются ареолы, образованные жилками 6-го порядка. Сорусы, как правило, возникают сбоку от жилок 3-го порядка. Емкость верхушечной почки достигает максимальных значений и составляет 10–12 зачатков вай, которые защищены не только живыми вайями, но и черешками отмерших.

Ветвящиеся до 4–5 порядка корни глубоко внедряются в расселины между камнями.

Процессы отмирания на базальном конце ризома продолжают и наступает момент, когда ось первого порядка полностью разрушается и происходит партикуляция. Растение при этом не распадается на партикулы, они остаются плотно связанными за счёт переплетающихся корней. Образуется подобие кочки с несколькими верхушками, окруженными розетками вай.

Одной из редких особенностей скребницы является её пойкилогидричность: способность переносить нехватку воды в состоянии криптобиоза. При этом пластинки вай совершают ксеротропные движения, свёртываясь покрытой чешуями нижней поверхностью наружу. В

таком состоянии растение находится до улучшения увлажнения среды, после чего жизненные процессы восстанавливаются.

У **стареющих спороносящих растений (*sp₃*)** процессы отмирания начинают доминировать над новообразованием. Снижаются интенсивность спороношения и нарастания ризома. Усиливается его разрушение на проксимальном конце, которое ведёт к возрастанию числа укороченных партикул. Растения представляют собой мощные дерновиноподобные кочки с 5–6 и более розетками вай. Емкость терминальной почки, как бы погружённой внутрь розетки, снижается, размеры вай уменьшаются. Форма пластинок остаётся примерно такой же, как и у молодых спороносящих растений. Сорусы образуются только на нескольких верхних перьях вай.

Наступление **постгенеративного периода** свидетельствует о переходе к постепенному снижению всех жизненных функций и, в конечном счёте, отмиранию растения.

У **субсенильных и сенильных растений (*ss, s*)** наблюдается максимальное упрощение жизненной формы: спороношение отсутствует, а число живых вегетативных структур минимально. Преобладающие процессы разрушения ризома приводят к тому, что субсенильные и сенильные спорофиты представляют собой небольшие чешуйчатые не разветвлённые партикулы или одну коротенькую верхушку оси, увенчанную 2–3 вайями имматурного облика с 2–3 парами перьев. Жилки ветвятся до 2-го порядка. Корневая система состоит в основном из разрушающихся корней, ветвящихся до 2-го порядка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Судя по полученным данным, в онтогенезе *Ceterach officinarum* прослеживаются следующие фазы морфогенеза: первичной вертикальной розетки, формирующейся у спорофитов в ювенильном возрастном состоянии; неветвящегося розеточного короткокорневищного растения, характерного для имматурных и виргинильных растений; ветвящегося розеточного короткокорневищного спорофита, типичного для молодых, зрелых и старых спороносящих растений; короткокорневищной розеточной партикулы, возникшей у субсенильных и сенильных спорофитов.

Исследование показало, что форма пластинок вай в онтогенезе претерпевает существенную трансформацию вследствие усложнения, а затем – упрощения. Это позволяет говорить о гетеробластии у *Ceterach officinarum*.

Список литературы

- Аскеров А. М. Высокогорные папоротники Кавказа // Растительный покров высокогорий. – Л: Наука, 1986. – С. 6–9.
- Барабанщикова Н. С. Онтогенез гаметофитов папоротников и его поливариантность на примере некоторых представителей рода *Dryopteris* в природных условиях // Труды первой Российской птеридологической конференции и школы-семинара по птеридологии (Томск – Барнаул, 2007). – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2007. – С. 12–25.
- Барабанщикова Н. С. Биология спорового размножения некоторых папоротников Подмосковья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05: Ботаника. – Москва: МПГУ, 2002. – 16 с.
- Бобров А. Е. Папоротникообразные высокогорных экосистем СССР // Пространственная структура экосистем. – Л: Геогр. общ. АН СССР, 1982. – С. 102–109.
- Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Ученые записки Калужского государственного педагогического ин-та им. К. Э. Циолковского. – Калуга, 1964. – Вып. 13. – С. 3–179.
- Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1974. – Т. 79. – Вып. 3. – С. 84–100.
- Гуреева И. И. Подходы к изучению онтогенеза равноспоровых папоротников // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2005» (п. Борок, 11–16 октября 2005 г.). – Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2006. – С. 87–96.
- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2001. – 158 с.
- Державина Н. М. Онтогенез и структура спорофита *Polypodium cambricum* L. // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1982. – Т. 87. – Вып. 5. – С. 89–101.

- Державина Н. М. Онторморфогенез спорофита *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching. // Биоморфология растений Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 63–75.
- Державина Н. М. Структурные адаптации устойчивого к десикации папоротника *Ceterach officinarum* Willd. (Aspleniaceae) Сибирский экологический журнал (Contemporary Problems of Ecology). – 2021. – № 5. – С. 501–511. DOI: 10.15372/SEJ20210501
- Державина Н. М., Шорина Н. И. Структура и динамика ценопопуляционных поселений *Polypodium vulgare* L. в лесах Западного Закавказья // Ботанический журнал – 1992. – Т. 77, № 2. – С. 46–54
- Дикорастущие полезные растения России. [Ред. А. Л. Буданцев, Е. Е. Лесиовская]. – СПб.: Изд-во СП ХВА, 2001. – 663 с.
- Коновалова Т. Ю., Шевырева Н. А. Папоротники для сада. – Москва: Кладезь-Букс, 2004. – 96 с.
- Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы / [Отв. ред. С.А. Литвинская и др.]. – Краснодар, 2017. – 850 с.
- Криницын И. Г. Онтонез и структура популяций спорофитов некоторых видов рода *Botrychium* Sw. в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.05: Ботаника. – Барнаул, 2004. – 19 с.
- Лашинский Н. Н., Шорина Н. И. Онтонез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee в черновой тайге Салаирского края // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. – 1985. – Вып. 2, № 13. – С. 35–44.
- Литвинская С. А., Муртазалиев Р. А. Флора Северного Кавказа: Атлас-определитель. – М.: Фитон XXI, 2013. – 688 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Серия 3: Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
- Серая Г. П., Комов С. В., Мыльников Н. М., Безденежная Н. Л. Особенности морфогенеза и возрастные состояния спорофита некоторых видов крупнокорневищных лесных папоротников // Онтонез травянистых поликарпических растений: Межвузовский тематический сборник Уральского ун-та. – Свердловск, 1980. – С. 91–101.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – Москва: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.
- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. – Москва: ВИНТИ. – Серия «Ботаника», 1972. – Т. 1. – С. 84–169.
- Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1980. – Т. 85. – Вып. 6. – С. 75–86.
- Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы «Биологические науки». – 1975. – № 2. – С. 7–34.
- Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных и возможные пути их эволюции // Материалы V Московского совещания по филогении растений – Москва: Наука, 1976. – С. 184–187.
- Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных, их происхождение и эволюция // Известия АН СССР. Серия биологическая. – 1979. – № 2. – С. – 251–264.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) – М.: «Наука», 1976. – 216 с.
- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. и др. Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). – М.: «Наука», 1988. – 184 с.
- Шорина Н. И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.05: Ботаника. – Москва: МГУ, 1994. – 34 с.
- Шорина Н. И. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых папоротников Polypodiophyta // Экология. – 2001. – № 3. – С. 182–187.
- Шорина Н. И., Силантьева Л. А. Особенности онтогенеза некоторых представителей рода *Asplenium* (Aspleniaceae) в связи с их ксерофилизацией // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: тез. докл., представленных на II (X) съезде Русского ботанического общества. – Санкт-Петербург, 1998. – Т. 1. – С. 93.
- Gams S. H. Ökologie der extratropischen Pteridophyten / [Ed. F. Verdoorn)]. – Manual of Pteridology. – M. Nijhoff, The Hague, 1938. – P. 382–419.
- Nayar B. K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // Botanical Review. – 1971. – Vol. 37, N 3. P. – 295–396.

Derzhavina N. M., Kovyneva S. V., Silaeva Zh. G. Ontomorphogenesis of the sporophyte *Ceterach officinarum* Willd. (Aspleniaceae) // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 64–72.

The study of ferns ontogenesis makes a significant contribution to solution of issues of their biomorphology, systematics, ecology and physiology, and also it serves as the basis for population studies and identification of patterns of adaptatiogenesis. The aim of this research is to describe ontomorphogenesis of the sporophyte of the rock fern *Ceterach officinarum*. The material for the study was collected in Crimea in 2016. The approach of discrete description of ontogenesis developed for flowering plants was applied for the research but some adjustments were made in terminology concerning the specifics of the reproductive biology of ferns. The age-related conditions of the sporophyte were described starting from the moment of an embryo appearance after sexual process and fertilization, then – the seedling, juvenile, immature, and ending with the complete formation of adult structures in the aboveground and underground spheres of the virginal plant. The transition of ferns to sporulation in young, middle-aged and aging sporophytes, accompanied by appearance of graded soruses on the abaxial side of fronds is characterized. Moreover, the paper outlined transition to a gradual decrease in all vital functions in the subsenile and senile sporophytes, leading, ultimately, to the death of the plant. The following phases of morphogenesis were revealed in the ontogenesis of *Ceterach officinarum*: primary vertical rosette in juvenile plants; non-branching rosette of short-rhizomatous plants in immature and virginal sporophytes; branching rosette of short-rhizomatous sporophyte corresponding to the age conditions of young, mature and old spore-bearing plants; short-rhizomatous rosette particula formed in ontogenetic conditions of subsenile and senile plants. A significant ontogenetic transformation of the shape of the fronds plates indicates heteroblasty in this species.

Key words: *Ceterach officinarum*, sporophyte, ontomorphogenesis, age-related conditions.

Поступила в редакцию 05.03.23

Принята к печати 20.03.23

УДК 57.085.23

Морфогенез в каллусной культуре катрана приморского – *Crambe maritima* L.

Ковальчук Д. И., Бугара И. А., Омельченко А. В., Котов С. Ф., Ржевская В. С.

Институт биохимических технологий, экологии и фармации Крымского федерального университета
имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
dara.kovalchuk@mail.ru; bia.05@mail.ru; omelchenko_tnu@mail.ru; sfktv@mail.ru; viktoriyar45@mail.ru

В статье представлены данные по получению каллусных культур катрана приморского (*Crambe maritima* L.), индукции морфогенеза, получению растений-регенерантов и их последующей реинтродукции. Для получения каллусных культур в культуре листовых эксплантов *C. maritima* использовали агаризованную питательную среду Мурасиге и Скуга, в которую были добавлены следующие вещества: 6-БАП – 0,5 мг/л, 2,4-Д – 2,0 мг/л и кинетин – 0,5 мг/л. Сформированный каллус характеризовался светло-зеленой окраской. По мере культивирования каллусной культуры окраска изменялась до светло-коричневой или даже коричневой. Показано, что для индукции морфогенеза, каллусные культуры пассировали на питательную среду Мурасиге и Скуга, содержащую 6-БАП – 5,0 мг/л и ИУК – 0,5 мг/л. Признаки морфогенеза проявлялись в закладке листьев и развитии корневой системы. Отмечаются результаты проведенных цитологических исследований каллусных тканей *C. maritima*, которые показали наличие клеток меристематического и паренхимного типов различных размеров и формы. Также указываются условия содержания полученных растений-регенерантов, смена субстрата по мере культивирования растений в условиях лаборатории. Через 100 суток культивирования в лабораторном помещении, опытные образцы растений *C. maritima* в осенний период переносили в условия природного растительного сообщества (пгт. Прибрежное, Сакский район, Республика Крым) для дальнейшего наблюдения. Растения в ходе исследований проявляли признаки роста и развития, что свидетельствует об удачном опыте реинтродукции.

Ключевые слова: *Crambe maritima*, культура изолированных клеток, тканей и органов *in vitro*, морфогенез в каллусной культуре, цитологические исследования, растения-регенеранты, реинтродукция.

ВВЕДЕНИЕ

Crambe maritima L. (катран приморский) – вид, принадлежащий семейству Brassicaceae и произрастающий на прибрежных песках, галечниках, ракушечниках, проявляющий свойства ценофоба. Популяции как многочисленные (более 3000 экземпляров), так и небольшие (несколько десятков растений). На территории Республики Крым ареал распространения – побережья Чёрного и Азовского морей. Ввиду своего «редкого» статуса *C. maritima* является охраняемым растением в заповедниках, а также иных особо охраняемых природных территориях Крыма. Охраняемый статус растения обусловлен разрушением мест произрастания вследствие рекреации и строительства в прибрежной зоне, сбором соцветий для букетов, слабой конкурентоспособностью вида, низкой всхожестью семян и жизненностью проростков (Красная книга..., 2015).

C. maritima не является фармакопейным растением, однако, данный вид можно считать перспективным для использования в медицине. Практическое применение и значение *C. maritima* связано со способностью накапливать потенциально антимикробные глюкозинолаты, основным из которых является эиппрогоитрин. Содержание эиппрогоитрина в этиолированных проростках достигает 80–85 % и 95 % в семенах. Также, в проростках были идентифицированы шесть других глюкозинолатов (прогоитрин, глюконапин, глюкобрассикапан, синалбин, глюконастуртин и глюкобрассацин), вместе с тем, только пять из них были идентифицированы в семенах (Sanjal, Decosq, 2015).

Учитывая биохимический состав, растение перспективно для использования в качестве лекарственного сырья при разработке антибактериальных препаратов. Вместе с тем,

охраняемый статус растения не позволяет получать лекарственное растительное сырьё при культивировании в промышленных масштабах.

Выполненные авторами ранее исследования по культивированию *C. maritima in vitro* были связаны, в основном, с разработкой методов получения каллусных культур, решением вопросов индукции морфогенеза, а также биохимическими и генетическими исследованиями растений-регенерантов (Bowes, 1976; Drew, Fellows, 1986; Peron, Regnier, 1987; Fusheng, Peron, 1998; Пушкарьова, 2017). Однако, работ, связанных с адаптацией растений-регенерантов в условиях природных растительных сообществ до настоящего времени не проводилось.

В связи с этим является актуальной разработка эффективных биотехнологических приёмов размножения *C. maritima* на основе культивирования клеток, тканей и органов растений *in vitro* для решения вопросов сохранения данного вида, массового размножения и последующей реинтродукции.

Цель настоящего исследования – индукция морфогенеза в каллусной культуре катрана приморского (*C. maritima*) и получение растений-регенерантов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Подготовку посуды, инструментов, питательных сред и растительного материала, проводили по методике, общепринятой в работах по культивированию изолированных клеток, тканей и органов растений (Калинин и др., 1980).

В качестве эксплантов использовали молодые листья растений *C. maritima*. Для поверхностной стерилизации эксплантов применяли 15 % раствор гипохлорита натрия. Обработку проводили в течение 14 минут на магнитной мешалке при скорости вращения 300 об/мин, предварительно нарезав листья на сегменты и поместив в марлевый «узелок» вместе с магнитным перемешивающим элементом.

Для получения каллусных культур использовали агаризованную питательную среду Мурасиге и Скуга (МС), содержащую 6-бензиламинопурин (6-БАП) – 0,5 мг/л, 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д) – 2,0 мг/л и кинетин – 0,5 мг/л (Murashige, Skoog, 1962). С целью индукции морфогенеза, каллусные культуры пассировали на агаризованную питательную среду МС, содержащую 6-БАП – 5,0 мг/л и индолил-3-уксусную кислоту (ИУК) – 0,5 мг/л.

Приготовленные питательные среды разливали по 30 мл в культуральные сосуды объемом 250 мл и автоклавировали при температуре 115 °С в течение 25 минут.

После поверхностной стерилизации, экспланты промывали в трех сменах автоклавированной дистиллированной воды, по 15 минут в каждой, разрезали на сегменты размером 5x10 мм и помещали на поверхность питательной среды. Работу выполняли в ламинарном боксе MSC Advantage™ Thermo Fisher Scientific II класса биологической безопасности.

Культивирование эксплантов, каллусных культур и растений-регенерантов на ранних этапах онтогенеза проводили в инкубаторе лабораторном Climacell при 16-ти часовом фотопериоде, освещенности 70 % от максимальной, влажности 60 %, температуре световой фазы 26 °С, темновой – 22 °С.

Изучение путей дифференциации клеток каллусной культуры на ранних этапах морфогенеза, проводили с использованием временных давленных препаратов участков каллуса. Фрагмент каллусной ткани размером не более 2,0 мм помещали на предметные стекла и окрашивали в 0,1 % растворе метиленового синего в течение 5 минут, а также в 2 % растворе ацетокармина в течение 10 минут. Для того, чтобы получить монослой клеток, каллусные культуры мацерировали в 1 Н растворе HCl в течение 10 минут при температуре 60 °С. Затем препараты анализировали под микроскопом Olympus CKX53. Объем выборки составлял не менее 30 клеток каждого типа (Бугара и др., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При культивировании листовых эксплантов *C. maritima* на питательной среде МС, содержащей 6-БАП – 0,5 мг/л, 2,4-Д – 2,0 мг/л и кинетин – 0,5 мг/л начальные признаки каллусообразования визуально обнаруживались на 12–14 сутки культивирования. Первичный каллус образовывался в местах среза и на поверхности экспланта. Сформированный каллус отличался средней плотностью и характеризовался светло-зеленой окраской (рис. 1а).

По мере дальнейшего роста каллусной культуры наблюдалось изменение окраски до светло-коричневой или даже коричневой. Через 45 суток культивирования, каллусные культуры пассировали на агаризованную питательную среду МС, содержащую 6-БАП –



Рис. 1. Морфогенез в каллусной культуре катрана приморского – *Crambe maritima*
 а – каллусообразование в культуре вегетативных органов: питательная среда Мурасиге и Скуга, содержащая 2,0 мг/л 2,4-Д, 0,5 мг/л 6-БАП и 0,5 мг/л кинетина; б – морфогенез в каллусной культуре: питательная среда Мурасиге и Скуга, содержащая 6-БАП – 5,0 мг/л и ИУК – 0,5 мг/л; в – морфогенез в культуре каллусных тканей: 1 – каллусная ткань; 2 – закладка листовой пластинки. Ув. 600×; д – *C. maritima* (растение-регенерант), возвращённое в природные условия; е – проростки *C. maritima* на 50 сутки культивирования в субстрате из почвы и песка в соотношении 1:1. Одно деление масштабной линейки – 1 см; ф – растения *Crambe maritima* на 90 сутки культивирования в субстрате из почвы и песка в соотношении 1:3. Одно деление масштабной линейки – 1 см.

5,0 мг/л и ИУК – 0,5 мг/л, для индукции морфогенеза, как одного из ключевых этапов биотехнологического процесса, направленного на сохранение и размножение растений. Первые признаки морфогенеза визуально обнаруживались через 25–30 суток и были связаны с закладкой листьев и развитием корневой системы (рис. 1b).

Были проведены цитологические исследования каллусных тканей *C. maritima* 0- и I- пассажей.

Исследования цитологических особенностей каллусных культур 0-пассажа показали наличие в них клеток меристематического и паренхимного типов, а также трахеальных элементов (адвентивных трахеид). Клетки меристематического типа первичного каллуса располагались крупными скоплениями в местах локализации трахеальных элементов. Клетки паренхимного типа составляли основную массу каллуса и имели округлую форму.

Цитологические исследования каллусных тканей I-пассажа выявили наличие клеток паренхимного типа, имеющих округлую форму, клеток меристематического типа, которые располагались крупными скоплениями, а также трахеальных элементов, характеризующихся одиночным расположением, либо расположением небольшими группами и крупными скоплениями (рис. 1c).

Через 60 суток культивирования *in vitro* растения-регенеранты извлекали из культуральных сосудов и переносили в пластиковые стаканы с субстратом из смеси песка, почвы, агроперлита в соотношении 3:1:1. Стаканы с растениями-регенерантами располагали в условиях лабораторного помещения с температурой 20 °С. Для создания повышенной влажности первые 15 суток, их накрывали стеклянными колпаками. Полив проводили по мере необходимости, но не реже двух раз в неделю. Следует отметить смену субстрата по мере культивирования (рис. 1 e, f). Далее проростки переносили в субстрат из почвы и песка в соотношении 1:1 (50 суток культивирования). На 90 сутки культивирования снова производили смену субстрата: из почвы и песка в соотношении 1:3. Таким образом, данные манипуляции были проведены с целью подбора субстрата, наиболее близкого по составу к природному.

Через 100 суток культивирования в лабораторном помещении, 10 растений *C. maritima* в осенний период переносили в условия природного растительного сообщества (пгт. Прибрежное, Сакский район, Республика Крым). В ходе дальнейшего наблюдения зафиксировано развитие растений, которое проявлялось в увеличении количества листьев, размеров листовых пластин (рис. 1d).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Каллусные культуры *C. maritima* были получены при культивировании листовых эксплантов на питательной среде МС, содержащей 6-БАП – 0,5 мг/л, 2,4-Д – 2,0 мг/л и кинетин – 0,5 мг/л. Цитологические исследования каллусных тканей *C. maritima* 0- и I- пассажей показали наличие клеток меристематического и паренхимного типов различных размеров и формы. Через 45 суток культивирования *in vitro*, каллусные культуры пассировали на питательную среду МС, содержащую 6-БАП – 5,0 мг/л и ИУК – 0,5 мг/л, для индукции морфогенеза. Первые признаки морфогенеза визуально обнаруживались через 25–30 суток. Через 60 суток культивирования растения-регенеранты извлекали из культуральных сосудов и переносили в пластиковые стаканы с субстратом из смеси песка, почвы, агроперлита в соотношении 3:1:1. Через 100 суток культивирования в лабораторном помещении, 10 растений *C. maritima* были перенесены в условия природного растительного сообщества. В ходе дальнейших наблюдений было отмечено развитие растений, которое проявлялось в увеличении количества и размеров листьев.

Таким образом, проведенные нами исследования показали возможность использования культуры *C. maritima in vitro*, для получения первичного и пассируемого каллуса с последующей индукцией морфогенеза. Перспективы применения данного способа размножения заключаются в восстановлении популяций редких и исчезающих растений, для которых характерны сложности с вегетативным размножением и низкая всхожесть семян.

Список литературы

- Бугара И. А., Омельченко А. В., Газель Е. В., Кирилин К. О. Получение каллусных культур *Crambe maritima* L. и их цитологическая характеристика // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология, химия. – 2018. – Т. 4 (70), № 2. – С. 3–10.
- Калинин Ф. Л., Сарнацкая В. В., Полищук В. Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. – К.: Наукова думка, 1980. – 488 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: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
- Пушкарьова Н. О. Розробка способів мікроклонального розмноження та вивчення впливу культивування *in vitro* на біохімічні властивості та генетичну мінливість рослин рідкісних видів роду *Crambe*: дис. ...канд. біол. наук: спец. 03.00.20 Біотехнологія. – Київ: Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 2017. – 155 с.
- Bowes B. G. *In vitro* morphogenesis of *Crambe maritima* L. // Protoplasma. – 1976. – Vol. 89. – P. 185–188.
- Drew R. L. K., Fellows J. R. Generation of Seakale (*Crambe maritima* L.) plantlets by tissue culture // Annals of Botany. – 1986. – Vol. 58, iss. 2. – P. 179–181.
- Fusheng L., Peron J.-Y. Study of the dynamics of nutritional elements in seakale (*Crambe maritima* L.) during growth // Acta Horticulturae. – 1998. – Vol. 467. – P. 215–226.
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth, and bioassays with tobacco tissue culture // Plant Physiology. – 1962. – Vol. 15, N 13. – P. 473–497.
- Peron J.-Y., Regnier E. *In vitro* propagation of *Crambe maritima* // Canadian Journal of Botany. – 1987. – Vol. 65, N 1. – P. 72–75.
- Sanyal A., Decocq G. Biological Flora of the British Isles: *Crambe maritima* // Journal of Ecology. – 2015. – Vol. 103, N 277. – P. 769–788.

Kovalchuk D. I., Bugara I. A., Omelchenko A. V., Kotov S. F., Rzhetskaya V. S. Morphogenesis in the callus culture of *Crambe maritima* L. // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 73–77.

The article presents the data of the production of the callus cultures of *Crambe maritima* L., the induction of morphogenesis, the production of regenerated plants and their subsequent reintroduction. To obtain of the callus cultures in the culture of leaf explants of *C. maritima*, agar nutrient medium of Murashige and Skoog was used, to which the following substances were added: 6-BAP – 0.5 mg/l, 2,4-D – 2.0 mg/l and kinetin – 0.5 mg/l. The formed callus was characterized by a light green colour. As the callus culture was cultivated, the colour changed to light brown or even brown. It was shown that for the induction of morphogenesis, callus cultures were passaged on nutrient medium of Murashige and Skoog containing 6-BAP – 5.0 mg/l and IAA – 0.5 mg/l. Signs of morphogenesis were evident in the laying of the leaves and the development of the root system. The results of the conducted cytological studies of the callus tissues of *C. maritima* showed the presence of cells of meristematic and parenchymal types of various sizes and shapes. The conditions for keeping the obtained regenerated plants and changes of the substrate during laboratory plants cultivation are also indicated. In autumn, after 100 days of cultivation in the laboratory, experimental specimens of *C. maritima* were transferred to a natural plant community (settlement Pribrezhnoye, Saksy district, the Republic of Crimea) for further observation. During the research the plants demonstrated signs of growth and development, proving successful reintroduction.

Key words: *Crambe maritima*, the culture of isolated cells, tissues, and organs *in vitro*, morphogenesis in the callus culture, cytological investigations, the regenerated plants, reintroduction.

Поступила в редакцию 20.12.22

Принята к печати 30.12.22

УДК 595.7:574.3

Влияние электромагнитного излучения ЛЭП на морфометрические показатели жужелицы *Poecilus cupreus* (L.) (Coleoptera, Carabidae)

Короткова А. А., Дубинин М. С.

Тульский государственный педагогический университет имени Л. Н. Толстого
Тула, Россия
korotkova123@mail.ru; dubinin91@yandex.ru

Изучены морфометрические показатели *Poecilus cupreus* (L.) в зоне действия линий электропередач (ЛЭП) и на контрольной территории. Установлено, что вариабельность изученных морфометрических показателей жужелиц на участках ЛЭП и контрольной территории невысока. Коэффициент вариации (V) лежит в интервале от 6,5 до 13,5 %. Наиболее изменчивыми признаками являются «длина головы» (V=13,5 %) и «расстояние между глазами» (V=11,4 %). В пунктах с высокими показателями электрического и магнитного полей морфометрические показатели *P. cupreus* имеют либо меньшие величины, либо более узкий диапазон значений. Жуки с участка ЛЭП вблизи завода, несмотря на более низкие показатели электрического и магнитного полей, также имеют аналогичные отклонения. Статистическая обработка полученных данных показала достоверность отличий метрических показателей морфологических признаков у жужелиц с разных территорий. Установлена зависимость от места обитания жуков таких признаков как «длина тела», «длина надкрылий», «длина переднеспинки» и «расстояние между глазами». Апостериорные сравнения (критерий Тьюки) однородных выборок показали, что наиболее значимые отличия особей, обитающих в зонах действия ЛЭП, от особей с контрольной территории, касаются таких морфологических признаков как «длина переднеспинки» и «расстояние между глазами».

Ключевые слова: жужелицы, *Poecilus cupreus*, морфометрические показатели, ЛЭП, влияние электромагнитное излучение.

ВВЕДЕНИЕ

Размерные показатели тела насекомого являются значимыми признаками, отражающими как особенности онтогенеза самого организма, так и влияние средовых факторов. Разнообразие и взаимодействие существующих экологических факторов, в том числе и антропогенного, способствуют формированию специфических вариантов морфометрической структуры популяций насекомых в различных экосистемах. В определенной степени этот факт можно использовать как индикатор состояния среды. Среди насекомых хорошие биоиндикаторные свойства присущи жужелицам (Coleoptera, Carabidae), обладающим большим видовым разнообразием, большой численностью и представленностью в биоценозах, а также высокой чувствительностью к различного рода воздействиям. Влияние антропогенных факторов на размеры жужелиц многими авторами трактуется как неоднозначное (Weller, Ganzhorn, 2004; Lagisz, 2008; Суходольская, Савельев, 2014). Однако антропогенные факторы неоднородны и включают в себя и влияние урбанизации, и вырубку древесной растительности, и техногенные воздействия, и тому подобное. Одной из разновидностей этих факторов в техногенном варианте, несомненно, является воздействие электрического и магнитного полей линий электропередач (ЛЭП). В большинстве известных работ описывается влияние электромагнитного излучения (ЭМИ) ЛЭП на поведенческие и физиологические характеристики насекомых. Это проявляется в потере ориентации в пространстве (Аникин, Шляхтин, 2000; Balmori, 2015), уменьшении летной активности (Shepherd, 2018; Biasotto, Kindel, 2018). Помимо этого, вблизи линий электропередач наблюдается усиление агрессии у насекомых (Антонов и др., 2016; Shepherd, 2019), а также изменение суточной миграционной активности, например, зеленых кузнечиков в зависимости от напряженности линии электропередач и показателей электрического поля (Еськов, Карев, 2009). Электромагнитное излучение вблизи ЛЭП может оказывать влияние на численность

насекомых. Так, наблюдалось снижение численного обилия Hemiptera, Coleoptera, Diptera вблизи линий электропередач по сравнению с контрольной территорией, которая располагалась на расстоянии 30–50 м от ЛЭП (Гордиенко, 2017). Электромагнитное излучение может оказывать влияние на развитие насекомых. В лабораторных условиях выявлено снижение двигательной активности у саранчевых и торможение ориентировочной реакции мучного хрущака под воздействием электромагнитного излучения (Шейман, Шкутин, 2003; Шейман, Крещенко, 2009; Wyszowska, 2016), а также отмечалось увеличение периода жизненного цикла бобового долгоносика *Callosobruchus chinensis* (L.) и снижение продолжительности жизни имаго (Maharjan, 2019). Для сообществ жужелиц в районе линий электропередач выявлено изменение видового состава из-за вырубок (Лакотко, Сушко, 2021).

Информации о влиянии электромагнитного излучения ЛЭП на морфометрические показатели жужелиц обнаружить не удалось. Однако в целом изучению морфометрии жужелиц посвящено немало исследований, в том числе и выявлению влияния антропогенных факторов на изменчивость морфометрических показателей представителей карабидофауны. Так, установлено уменьшение размеров длины надкрылий *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) при увеличении уровня тяжелых металлов в почве (Lagisz, 2008). В лабораторных условиях кормление жужелиц вида *Poecilus cupreus* (L.) на протяжении всей жизни куколками комнатных мух, загрязненными кадмием и цинком, привело к значительному снижению размера надкрылий, голеней и задней части бедра (Maryanski et al., 2002). Представители семейства Carabidae накапливают в своем организме тяжелые металлы (Skaldina, Sorvari, 2019; Tözsér et al., 2019). Морфометрические показатели жужелиц изменяются вблизи промышленных объектов – металлургического завода и нефтепровода, а также вблизи автодорог (Бутовский 2001; Бельская, Золоторев, 2017; Суходольская и др., 2018). Использование пестицидов в сельском хозяйстве также приводит к уменьшению размеров их тела (Blake et al., 1994, 1996). Доказано влияние урбанизации на размеры тела и на отдельные морфометрические показатели *Abax parallelepipedus* (Piller), *Carabus scheidleri* (Panzer), *Carabus violaceus* (L.), *Carabus nemoralis* (Müller.), *P. cupreus* и *P. oblongopunctatus* такие как длина надкрылий, нижнегубной щупик, нижнечелюстной щупик, антенны, длина голени и длина бедра (Weller, 2004; Magura et al., 2006; Суходольская и др., 2017; Саяхова, Суходольская, 2018; Papp et al., 2020). Установлена зависимость размеров *Carabus granulatus* (L.) от характера биотопа, места обитания в ареале, степени антропогенного воздействия (Суходольская, Савельев, 2014).

Ранее нами была рассмотрена морфологическая структура *C. granulatus* вблизи ЛЭП с напряжением 750 и 220кВ в лесных экосистемах. Отмечено небольшое увеличение величины метрических показателей вблизи маршрутов с высокими показателями электрического и магнитного полей (Короткова, Дубинин, 2017).

Цель данного исследования – изучить влияние электромагнитного излучения линий электропередач на морфометрические показатели жужелицы *Poecilus cupreus* (Coleoptera, Carabidae).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – жужелица *P. cupreus* (Coleoptera, Carabidae). Длина тела 10,5–14 мм. Плечевой зубчик надкрылий неявственный. Голова и основание переднеспинки в ясных точках. Надкрылья несколько шире основания переднеспинки. Верх медно-красный, бронзовый, зеленый или черный с зеленым блеском, редко синий. Низ и ноги чёрные, бедра иногда красные. Первый и второй членики усиков красные или рыжие. *P. cupreus* – палеарктический вид, распространенный практически во всех странах Европы и во многих странах Азии, в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири (Löbl, 2003). Это лугово-полевой мезофильный вид, который относится к группе зоофагов. По известной классификации жизненных форм *P. cupreus* относится к подстилочно-почвенным зарывающимся стратобионтам (Шарова, 1981).

Сбор жуков проводился на территории трех линий электропередач, а также на контрольном участке в пределах Тульской области (табл. 1). Первый модельный участок выделен в зоне действия ЛЭП с напряжением 750кВ. Второй участок определен на территории линий электропередач с напряжением 220кВ. Оба участка расположены вдали от крупных автомагистралей, застроек и предприятий. Третий модельный участок определен вблизи ЛЭП с напряжением 220кВ на территории санитарно-защитной зоны металлургического завода. Это одно из ведущих предприятий в своей отрасли в Тульской области, основная деятельность которого производство чугуна и ферромарганца. Выплавка последнего позволяет отнести завод к первому классу опасности согласно официальной классификации предприятий (СанПиН 2.2.1/2.1.1.1200-03, 2007). Территории всех трех модельных участков расположены в луговых экосистемах и имеют идентичный фитоценоз, характерный для региона исследования.

Таблица 1

Характеристики модельных участков

Модельный участок	Показатели электрического и магнитного полей				
	Напряжение электросети (кВ)	Средняя напряженность электрического поля (В/м)	Интервал значений напряженности электрического поля (В/м)	Средняя напряженность магнитного поля (А/м)	Интервал значений напряженности магнитного поля (А/м)
1. ЛЭП-750	750	2312	635–3550	2,48	0,72–3,5
2. ЛЭП-220	220	768	196–1139	0,53	0,2–0,66
3. ЛЭП-220 завод	220	765	198–1131	0,52	0,24–0,67
4. Контрольная территория	0	0	0	0	0

Помимо вышеописанных мест исследования был выделен контрольный участок. С помощью измерителя напряженности поля ПК-50 определено, что величины электрического и магнитного полей промышленной частоты равны нулю уже на удалении 200 метров от центра ЛЭП с напряжением 750кВ и на расстоянии 100 метров у ЛЭП с напряжением 220кВ. Контрольная территория установлена на расстоянии 3,3 км от ближайших линий электропередач для исключения вероятности попадания жуков в зону действия линий электропередач и удалена более чем на 4 км от других антропогенных источников.

Имаго собирались в период с апреля по сентябрь в 2014–2016 и 2019 годах с помощью стандартной методики с использованием почвенных ловушек Барбера. В качестве последних применялись стеклянные емкости объемом 0,5 л, вкопанные вровень с поверхностью почвы и заполненные на треть 4 % раствором формалина. Ловушки устанавливались в линию по 10 штук через 2,5 м и снимались каждые 10 суток. В течение сезона снималось 3240 ловушек Барбера. Всего же обработано 12960 ловушек.

Всего в ходе исследования было собранно 297 экземпляров жуков *P. cupreus* (табл. 2).

Согласно центральной предельной теореме, сумма большого количества независимых случайных величин имеет распределение близкое к нормальному. В соответствии с законом распределения Стьюдента в выборках, объем которых превышает 30 единиц, величина t распределяется нормально и приближена к таковой в генеральной совокупности. Следовательно, выборки объемом $N \geq 30$ являются статистически достоверными и могут быть использованы для статистического анализа (Лакин, 1990).

Таблица 2

Объем выборки *Poecilus cupreus* на модельных участках

Модельный участок	Экземпляры, шт.
ЛЭП-750	81
ЛЭП-220	75
ЛЭП-220 завод	65
Контрольная территория	76

В ходе камеральной обработки произведены замеры всех особей по следующим параметрам: длина надкрылий – расстояние по шву от середины бортика до вершины надкрылий (1), ширина левого надкрылья, ширина правого надкрылья – расстояние между плечевыми углами надкрылий (2, 3), длина переднеспинки – расстояние по средней линии от основания до вершины (4), ширина переднеспинки – ширина основания (5), длина головы – расстояние от шеи до верхней губы (6), расстояние между глазами (7). Общую длину тела вычисляли путем суммирования мерных признаков 1, 4 и 6 (рис. 1). Измерения морфометрических параметров проводились при помощи бинокулярного микроскопа МБС-9 с микрометрической шкалой в окуляре (цена деления 0,1 мм) по общепринятой методике (Гринько, 2002; Тимофеева, 2010; Суходольская и др., 2018, 2020).

Статистическая обработка данных проводилась в программе Statistica 10.0. Был проведен однофакторный дисперсионный анализ, основная задача которого поиск зависимостей в экспериментальных данных путём исследования значимости различий в средних значениях. В качестве методов дисперсионного анализа использовались: критерий однородности Левена (Levene's Test), критерий Фишера (F), критерий множественного сравнения Тьюки (Tukey's HSD test).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

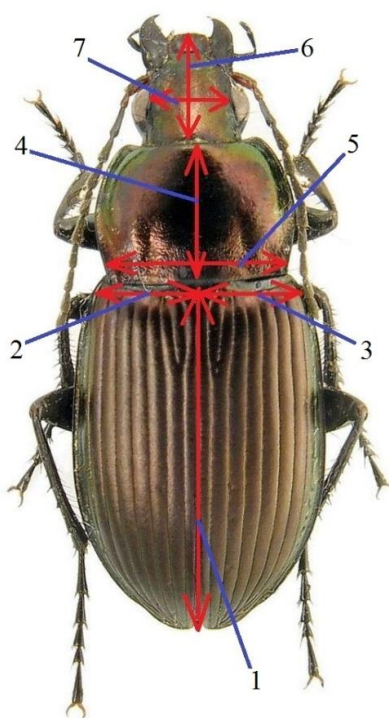
Результаты индивидуального обмера жуков вида *P. cupreus* на исследуемых территориях представлены в таблице 3. Анализ полученных данных позволяет утверждать, что наиболее изменчивыми являются параметры головы *P. cupreus* – ее длина и расстояние между глазами. Коэффициент их вариации составляет 13,5 % и 11,4 % соответственно.

Размеры головы колеблются в интервале от 1,5 до 2,8 мм при средней величине 1,9 мм. Наибольшие средние размеры длины головы отмечены на контрольной территории и в зоне действия ЛЭП-220 – 2,0 мм. В районе ЛЭП-750, где показатели электрического и магнитного полей значительно выше, а также вблизи ЛЭП-220 вблизи металлургического предприятия средняя длина головы меньше и равняется 1,8 и 1,9 мм соответственно. На этих же участках выявлены минимальные размеры описываемого параметра, а максимальные – на контрольной территории и в районе ЛЭП-220. Таким образом, нельзя исключать снижения размеров признака вследствие воздействия электромагнитного излучения ЛЭП и присоединяющегося на одном из модельных участков воздействия выбросов промышленного предприятия.

Аналогичные тенденции проявляет и признак «расстояние между глазами». Так, минимальные средние размеры (1,5 мм) отмечены на участке ЛЭП-750 и ЛЭП-220_завод, максимальные – на территориях с меньшим воздействием ЭМИ или с полным его отсутствием.

Остальные морфологические признаки *P. cupreus*, в том числе и общая длина тела, изменяются гораздо меньше. Коэффициенты вариации составляют 6,5–7,5 %, что говорит о незначительной вариабельности признака (Лакин, 1990). Распределение средних значений признаков *P. cupreus* по модельным участкам аналогично.

В районах с высокой техногенной нагрузкой (ЛЭП-750 и ЛЭП-220_завод) в половине случаев средние значения морфометрических показателей снижены по сравнению с участком ЛЭП-220 и контрольной территорией. Это отмечено для признаков «длина тела», «длина

Рис. 1. Исследованные морфологические признаки *Poecilus cupreus*

1 – длина надкрылий; 2 – ширина левого надкрылья в основании; 3 – ширина правого надкрылья в основании; 4 – длина переднеспинки; 5 – ширина переднеспинки в основании; 6 – длина головы; 7 – расстояние между глазами.

Таблица 3

Размеры и вариабельность морфометрических показателей *Poecilus cupreus*
в зонах действия ЛЭП и на контрольной территории

Признак	Значение признака на участке ЛЭП-750, мм	Значение признака на участке ЛЭП-220, мм	Значение признака на участке ЛЭП-220_завод, мм	Значение признака на контрольной территории, мм	Коэффициент вариации, %
Длина тела	$\frac{10,5 - 13,3}{11,6}$	$\frac{10,5 - 13,5}{11,8}$	$\frac{10,5 - 13,3}{11,5}$	$\frac{10,5 - 13,0}{11,7}$	6,6
Длина надкрылий	$\frac{6,5 - 8,2}{7,2}$	$\frac{6,5 - 8,3}{7,2}$	$\frac{6,5 - 8,2}{7,1}$	$\frac{6,7 - 8,5}{7,4}$	6,5
Ширина левого надкрылья	$\frac{1,6 - 1,9}{1,7}$	$\frac{1,6 - 2,1}{1,8}$	$\frac{1,6 - 1,9}{1,7}$	$\frac{1,6 - 2,0}{1,7}$	6,6
Ширина правого надкрылья	$\frac{1,6 - 1,9}{1,7}$	$\frac{1,6 - 2,1}{1,8}$	$\frac{1,6 - 1,9}{1,7}$	$\frac{1,6 - 2,0}{1,7}$	6,6
Длина переднеспинки	$\frac{2,1 - 2,9}{2,4}$	$\frac{2,2 - 2,7}{2,5}$	$\frac{2,1 - 2,9}{2,4}$	$\frac{2,2 - 2,8}{2,5}$	6,6
Ширина переднеспинки	$\frac{2,8 - 3,7}{3,3}$	$\frac{2,9 - 3,8}{3,2}$	$\frac{2,7 - 3,6}{3,3}$	$\frac{2,8 - 3,9}{3,2}$	7,6
Длина головы	$\frac{1,5 - 2,3}{1,9}$	$\frac{1,6 - 2,6}{2,0}$	$\frac{1,5 - 2,1}{1,8}$	$\frac{1,5 - 2,8}{2,0}$	13,5
Расстояние между глазами	$\frac{1,2 - 1,7}{1,5}$	$\frac{1,4 - 1,9}{1,6}$	$\frac{1,2 - 1,7}{1,5}$	$\frac{1,2 - 2,0}{1,6}$	11,4

переднеспинки», «длина головы» и «расстояние между глазами». На первый взгляд результаты измерений остальных параметров выпадают из общей закономерности. Однако можно заметить, что у жуков с контрольной территории и вблизи ЛЭП-220 отмечены максимальные абсолютные значения признаков «ширина переднеспинки», «длина надкрылий», «ширина левого надкрылья» и «ширина правого надкрылья» по сравнению с особями, обитающих в зоне действия ЛЭП-750 и ЛЭП-220 вблизи завода. Для последних трех признаков также характерен более широкий диапазон значений у жукицы с контрольной территории и с участка ЛЭП-220.

В ходе однофакторного дисперсионного анализа было установлено, что дисперсии выборок *P. cupreus* в зоне действия исследуемых ЛЭП и на контрольной территории по большинству морфометрических параметров однородны. Это подтверждается критерием однородности Левена (Levene's Test) (табл. 4). Данный показатель позволяет установить, что взятые выборки являются частью одного распределения. Равенство дисперсий является необходимым условием для дальнейшего применения дисперсионного анализа.

В результате гомогенными являются выборки жуков по длине тела, длине надкрылий, ширине левого надкрылья, ширине правого надкрылья, длине переднеспинки и расстоянию между глазами.

Таблица 4

Критерий однородности дисперсий Левена (Levene's Test) показателей морфологических признаков *Poecilus cupreus* в зонах действия ЛЭП и на контрольной территории

	MS эффект	MS ошибка	F	P
Длина тела	0,205622	0,160069	1,28459	0,280021
Длина надкрылий	0,098858	0,064131	1,54149	0,204095
Ширина левого надкрылья	0,010199	0,006065	1,68166	0,171258
Ширина правого надкрылья	0,010199	0,006065	1,68166	0,171258
Длина переднеспинки	0,015319	0,008407	1,82214	0,143411
Ширина переднеспинки	0,100395	0,017029	5,89554	0,000655
Длина головы	0,205581	0,018455	11,13950	0,000001
Расстояние между глазами	0,016744	0,06558	2,55336	0,055869

Для параметров «ширина переднеспинки» и «длина головы» критерий однородности статистически не значим ($p < 0,05$). Следовательно, можно сделать вывод о неравенстве средних значений морфометрических показателей на разных территориях. К дальнейшей статистической обработке методами дисперсионного анализа эти параметры не могут быть использованы в связи с невозможностью принятия нулевой гипотезы (гомогенность дисперсий).

Таким образом, имеющаяся выборка не является гомогенной, и сравнивать все параметры не представляется возможным. Неоднородность дисперсий выборок для признаков «ширина переднеспинки» и «длина головы» может быть обусловлена в большой разнице в значениях морфологических признаков и, соответственно, особи на модельных участках и на контрольной территории имеют отличия в средних размерах.

Исключая признаки «ширина переднеспинки» и «длина головы» данная выборка является однородной, что дает возможность получить значение критерия Фишера (F) и выделить его уровень значимости. Это в свою очередь покажет наличие или отсутствие зависимости размеров морфометрических параметров от места обитания жуков. Результаты, представленные в таблице 5, позволяют определить критерий Фишера как значимый для морфометрических параметров «длина тела», «длина надкрылий», «длина переднеспинки» и

Таблица 5

Критерий Фишера (F-test) для шести морфологических признаков *Poecilus cupreus* в зонах действия ЛЭП и на контрольной территории

Признак	Сум. квад. эффект	Ст. св. эффект	Ср. квад. эффект	Сум. квад. ошибки	Ст. св. ошибки	Ср. квад. ошибки	F	P
Длина тела	5,532225	3	1,844075	171,9044	293	0,586704	3,14311	0,02559
Длина надкрылий	2,128620	3	0,709540	64,2442	293	0,219263	3,23602	0,02263
Ширина левого надкрылья	0,080129	3	0,026710	5,2987	293	0,018084	1,47696	0,22090
Ширина правого надкрылья	0,080129	3	0,026710	5,2987	293	0,018084	1,47696	0,22090
Длина передне–спинки	0,401513	3	0,133838	7,6840	293	0,026225	5,10339	0,00186
Расстояние между глазами	1,762999	3	0,587666	6,9904	293	0,023858	24,63181	0,00000

Примечание к таблице. F – критерий Фишера; P – уровень значимости.

«расстояние между глазами» ($p < 0,05$). Следовательно, результаты дают возможность отклонить нулевую гипотезу и сделать вывод, что отличия в размерах вышеназванных признаков у жукелиц напрямую связаны с их местом обитания.

Для обнаружения статистически значимых различий внутри однородных выборок выполнены апостериорные сравнения с использованием критерия множественного сравнения Тьюки (Tukey's HSD test). Такой метод представляет собой попарные сравнения изучаемых групп для выявления различий между ними. Критерий Тьюки достаточно объективен и хорош тем, что исключает появление ошибки 1 типа, когда неверно отвергается нулевая гипотеза. За исключением вышеописанных случаев выявления неоднородности (этап 1 – критерий Левена) и невозможности отклонения нулевой гипотезы (этап 2 – критерий Фишера), полученные результаты позволяют применить критерий множественного сравнения Тьюки HSD. Поскольку выборки жуков на исследуемых территориях были не равными по объему, мы использовали скорректированный критерий Тьюки (для неравных N).

В результате попарных сравнений выявлены статистически значимые различия у жукелиц по морфометрическим параметрам «длина надкрылий», «длина переднеспинки» и «расстояние между глазами» (табл. 6).

Длина переднеспинки у жуков со всех участков ЛЭП, в том числе и вблизи металлургического завода отличается от жукелиц с контрольной территории. Такие же результаты отмечены для признака «расстояние между глазами». Кроме того для этого параметра выделены различия между жуками найденными в зоне действия ЛЭП-220 и насекомыми с территории ЛЭП-750 и ЛЭП-220_завод. Последние два участка различий по данному признаку не имеют. Следовательно, особи *P. cupreus* достаточно схожи по признаку «расстояние между глазами» с этих модельных участков и сильно отличаются от обитающих вблизи ЛЭП-220 и на контрольной территории. Длина надкрылий жуков с контрольного маршрута отличаются от особей с территории ЛЭП-220_завод. Статистически достоверных отличий по длине тела *P. cupreus* на исследуемых участках не обнаружено.

Таблица 6

Критерий множественного сравнения Тьюки (Tukey's HSD test) для разных
морфометрических параметров *Poecilus cupreus*

Длина тела

Пункт	ЛЭП-750	ЛЭП-220	ЛЭП-220_завод	Контрольная территория
Л ЛЭП-750		0,340064	0,885095	0,244628
Л ЛЭП-220			0,101737	0,997919
Л ЛЭП-220 завод				0,067712
Контрольная территория				

Длина надкрылий

Пункт	ЛЭП-750	ЛЭП-220	ЛЭП-220_завод	Контрольная территория
ЛЭП-750		1,000000	0,712794	0,189065
ЛЭП-220			0,715330	0,192341
ЛЭП-220_завод				0,019032
Контрольная территория				

Длина переднеспинки

Пункт	ЛЭП-750	ЛЭП-220	ЛЭП-220_завод	Контрольная территория
ЛЭП-750		0,999742	0,961034	0,004295
ЛЭП-220			0,977078	0,006320
ЛЭП-220_завод				0,043750
Контрольная территория				

Расстояние между глазами

Пункт	ЛЭП-750	ЛЭП-220	ЛЭП-220_завод	Контрольная территория
ЛЭП-750		0,000008	0,869378	0,006622
ЛЭП-220			0,000008	0,000952
ЛЭП-220_завод				0,000990
Контрольная территория				

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пунктах исследований с высокими показателями электрического и магнитного полей (территории под ЛЭП) жуки *P. cupreus* имеют либо меньшие размеры, либо более узкий диапазон значений морфометрических показателей. Аналогичная тенденция наблюдается на территории ЛЭП вблизи металлургического завода. Полученные результаты согласуются с ранее полученными данными других авторов (Бутовский, 2001; Бельская, Золоторев, 2017).

Статистическая обработка полученных данных методами дисперсионного анализа показала, что уже на этапе определения однородности выборки отмечена ее гетерогенность. С помощью критерия Фишера установлена зависимость величины ряда морфометрических показателей жуков от места обитания. К таковым относятся следующие параметры: «длина тела», «длина надкрылий», «длина переднеспинки» и «расстояние между глазами».

Апостериорные сравнения однородных выборок показали, что наибольшие отличия особей, обитающих в зоне действия ЛЭП (в том числе и вблизи металлургического

комбината) от особей с контрольной территории проявляются в таких морфологических признаках как «длина переднеспинки» и «расстояние между глазами».

Таким образом, исследуемые выборки жуужелиц *P. cupreus* статистически достоверно отличаются по морфометрическим показателям. Поскольку и на модельных участках, и на контрольной территории одинаковые природные условия (рельеф местности, механический состав и тип почвы, фитоценоз), очевидно, что различия эти обусловлены влиянием антропогенных факторов. На территориях ЛЭП-750 и ЛЭП-220 к таковым относится электромагнитное излучение линий электропередач. В зоне ЛЭП-220 вблизи металлургического завода присоединяется воздействие выбросов промышленного предприятия. В частности, ранее вблизи него отмечены повышенные концентрации тяжелых металлов в почве (Бутовский, 2001). В обоих случаях антропогенное (техногенное) воздействие негативно влияет на морфометрические показатели жуужелиц *P. cupreus*, снижая их.

Список литературы

- Аникин В. В., Шляхтин Г. В. Обследование состояния энтомофауны в зоне влияния ЛЭП-500 // Электромагнитная безопасность. Проблемы и пути решения: материалы науч.-практич. конф. – Саратов: Изд-во СГУ, 2000. – С. 3–6.
- Антонов В. И., Ларетин Н. А., Волкова Т. И. Эффективность опыления пчёлами клевера лугового // Кормопроизводство. – 2016. – № 4. – С. 34–38.
- Бельская Е. А., Золоторев М. П. Изменение размерной структуры сообществ жуужелиц при техногенной трансформации лесных экосистем // Экология. – 2017. – № 2. – С. 107–115.
- Бутовский Р. О. Устойчивость комплексов почвообитающих членистоногих к антропогенным воздействиям: дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.16 Экология. – Москва: Московская сельскохозяйственная Академия имени К. А. Тимирязева, 2001. – 401 с.
- Гринько Р. А. Динамика экологической структуры популяций жуужелиц зональных и интразональных экосистем при разной степени их изоляции: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.16 Экология. – Казань: Институт экологии природных систем Академии наук Республики Татарстан, 2002. – 179 с.
- Гордиенко Т. А. Влияние антропогенной трансформации луговых экосистем национального парка «Нижняя Кама» на сообщества наземных и почвенных беспозвоночных // Российский журнал прикладной экологии. – 2017. – № 3. – С. 7–11.
- Еськов Е. К., Карев В. А. Фауна просек высоковольтных линий электропередач // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2009. – Т. 11. – № 1. – С. 127–132.
- Короткова А. А., Дубинин М. С. Морфометрическая структура микропопуляций *Carabus granulatus* L. в районах линий электропередач в Тульской области // Вестник ВГУ. Сер. «Химия, Биология, Фармация». – 2017. – № 3. – С. 58–61.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: «Высшая школа», 1990. – 351 с.
- Лакотко А. А., Сушко Г. Г. Вырубки под линии электропередач в сосновых лесах Белорусского Поозерья – как места обитания жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Журнал Белорусского государственного университета. Экология – 2021. – № 1. – С. 15–28.
- Приложение. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы СанПиН 2.2.1/2.1.1.1200-03 «Санитарно-защитные зоны и санитарная классификация предприятий, сооружений и иных объектов» (новая редакция) [Электронный ресурс]. – Информационно-правовой портал Гарант.ру. – 2008. – Режим доступа: <http://base.garant.ru/12158477/b89690251be5277812a78962f6302560/#friends> (просмотрено 01.12.2022).
- Саяхова Г. Р., Суходольская Р. А. Изменчивость размеров и структуры популяций жуужелицы *Pterostichus niger* (Coleoptera, Carabidae) в г. Уфе // Экология городской среды: история, современность и перспективы. – 2018. – С. – 57–60.
- Суходольская Р. А., Савельев А. А. Влияние экологических факторов на размерные признаки жуужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Экология. – 2014. – № 5. – С. 369–369.
- Суходольская Р. А., Савельев А. А., Шамаев Д. Е. Влияние факторов среды на изменчивость размеров жуужелицы *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Принципы экологии. – 2017. – № 3. – С. 118–131.
- Суходольская Р. А., Гордиенко Т. А., Саяхова Г. Р., Вавилов Д. Н. Морфометрические особенности жуужелицы *Harpalus rufipes* (Deg.) (Coleoptera, Carabidae) нарушенных и естественных местообитаний // Урбозекосистемы: проблемы и перспективы развития. – 2018. – С. 170–173.
- Суходольская Р. А., Вавилов Д. Н., Гордиенко Т. А., Мухаметнабиев Т. Р. Изменчивость структуры сообществ и размеров жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в градиенте антропогенного воздействия // Поволжский экологический журнал. – 2020. – № 1. – С. 99–114.
- Тимофеева Г. А. Морфометрическая структура популяций жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в антропогенных ландшафтах: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.16 Экология. – Казань: ГБУ Институт экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, 2010. – 169 с.
- Шарова, И. Х. Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) – М.: Наука, 1981. – 360 с.

- Шейман И. М., Шкутин М. Ф. Действие слабого электромагнитного излучения на развитие личинок и метаморфоз мучного хрущака *Tenebrio molitor* // Биофизика. – 2003. – Т. 48, № 1. С. 99–104.
- Шейман И. М., Крещенко Н. Д. Влияние слабого электромагнитного излучения на разные формы поведения у мучного хрущака, *Tenebrio molitor* // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 2009. – Т. 59, № 4. – С. 488–494.
- Balmori A. Anthropogenic radiofrequency electromagnetic fields as an emerging threat to wildlife orientation // Science of the Total Environment. – 2015. – Т. 518. – P. 58–60.
- Biasotto L. D., Kindel A. Power lines and impacts on biodiversity: A systematic review // Environmental Impact Assessment Review. – 2018. – Т. 71. – P. 110–119.
- Blake S., Foster G. N., Eyre M. D., Luff M. L. Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles // Pedobiologia. – 1994. – Т. 38, N 6. – P. 502–512.
- Blake S., Foster G. N., Fisher G. E., Ligertwood G. L. Effects of management practices on the carabid faunas of newly established wildflower meadows in southern Scotland // Annales Zoologici Fennici. – Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 1996. – P. 139–147.
- Lagisz M. Changes in morphology of the ground beetle *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Coleoptera; Carabidae) from vicinities of a zinc and lead smelter // Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal. – 2008. – Т. 27, N 8. – P. 1744–1747.
- Löbl I., Smetana A. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Archostemata – Myxophaga – Adephaga // Stenstrup: Apollo Books, 2003. – Vol. 1. – 820 p.
- Magura T., Tóthmérész B., Lövei G. L. Body size inequality of carabids along an urbanisation gradient // Basic and Applied Ecology. – 2006. – Т. 7, N 5. – P. 472–482.
- Maharjan R. Effects of radiofrequency on the development and performance of *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) on three different leguminous seeds // Applied Entomology and Zoology. – 2019. – Т. 54, N 3. – P. 255–266.
- Maryanski M., Kramarz P., Laskowski R., Niklinska M. Decreased energetic reserves, morphological changes and accumulation of metals in carabid beetles (*Poecilus cupreus* L.) exposed to zinc-or cadmium-contaminated food // Ecotoxicology. – 2002. – Т. 11, N 2. – P. 127–139.
- Papp D., Mizser S., Nagy L., Vidic A., Simon E., Tóthmérész B. Changes in morphometric traits of ground beetles along urbanization gradients // Journal of Insect Science. – 2020. – Т. 20, N 1. – P. 5.
- Shepherd S. The effects of extremely low frequency electromagnetic fields on insects. – University of Southampton, 2018. – 281 p.
- Shepherd S. Increased aggression and reduced aversive learning in honey bees exposed to extremely low frequency electromagnetic fields // PloS one. – 2019. – Т. 14, N 10. – P. e0223614.
- Skaldina O., Sorvari J. Ecotoxicological effects of heavy metal pollution on economically important terrestrial insects // Networking of Mutagens in Environmental Toxicology. – 2019. – P. 137–144.
- Tózsér D., Magura T., Simon E., Mizser S., Papp D., Tóthmérész B. Pollution intensity-dependent metal accumulation in ground beetles: a meta-analysis // Environmental Science and Pollution Research. – 2019. – Т. 26, N 31. – P. 32092–32102.
- Weller B., Ganzhorn J. U. Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient // Basic and Applied Ecology. – 2004. – Т. 5, N 2. – P. 193–201.
- Wyszkowska J. Exposure to extremely low frequency electromagnetic fields alters the behaviour, physiology and stress protein levels of desert locusts // Scientific reports. – 2016. – Т. 6. – P. 36413.

Korotkova A. A., Dubinin M. S. Influence of electromagnetic radiation of power transmission lines on morphometric characteristics of the ground beetle *Poecilus cupreus* (L.) (Coleoptera, Carabidae) // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 78–87.

The morphometric characteristics of *Poecilus cupreus* (L.) were researched in zones of action of power transmission lines and at the control plot. It was found out that the variability of the studied morphometric parameters of ground beetles near power transmission lines and the control plot is low. The coefficient of variation (V) ranges from 6.5 to 13.5 %. The most variable features are "head length" (V=13.5 %) and "distance between eyes" (V=11.4 %). In plots with high electric and magnetic fields, the morphometric parameters of *P. cupreus* have either lower values or a narrower range of values. The beetles from the power transmission line section near the plant also have similar deviations, despite lower electric and magnetic field values. Statistical processing of the obtained data showed the reliability of differences in the metric indicators of morphological characters in ground beetles from different territories. The researchers found the dependence of such features as "body length", "elytra length", "pronotum length" and "distance between eyes" on the beetles' habitat. A posteriori comparisons (Tukey's test) of homogeneous samples revealed that the most significant differences between individuals living in zones of action of power transmission lines and individuals from the control plots relate to such morphometric features as "pronotum length" and "distance between the eyes".

Key words: *Poecilus cupreus*, morphometric characteristics, power transmission lines, influence of electromagnetic radiation.

Поступила в редакцию 15.12.22
Принята к печати 02.02.23

УДК 502.5 (292.471-751.2)

Распределение запасов макрофитов в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического»

Миронова Н. В., Панкеева Т. В.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
dr.nataliya.mironova@yandex.ru; [tatyapankeeva@yandex.ru](mailto:tatyanapankeeva@yandex.ru)

В результате проведённых исследований в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» были оценены запасы донной растительности, показано распределение макрофитобентоса и, входящих в их состав, доминирующих видов водорослей по глубинам и участкам. В прибрежной зоне памятника природы ресурсная составляющая макрофитов, *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata*, *Phyllophora crispa* отличается как по глубинам, так и по участкам, что объясняется снижением освещённости при увеличении глубины и различными геолого-геоморфологическими и гидродинамическими условиями прибрежной зоны. Анализ распределения донной растительности в акватории памятника природы показал, что запас фитомассы макрофитов, *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* наиболее высок на глубине 1–5 м, а *Phyllophora crispa* – на глубине 5–15 м. Вклад «цистозир» в общих запасах макрофитов при увеличении глубины от 0,5 до 15 м снижается более чем вдвое, а доля филлофоры при повышении глубины от 5 до 15 м возрастает более чем на порядок. По расчётным данным общие запасы макрофитов определены в 2815,7 т, из которых почти 1457,1 т приходится на *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* и 644,9 т – на *Phyllophora crispa*, что составляет 52 и 23 % соответственно. В среднем, на 1 га исследуемого побережья сосредоточено 47,9 т макрофитов, в том числе, 24,8 т «цистозир» и 11,0 т филлофоры. Установлено, что памятник природы играет важную роль в сохранении и охране донной растительности в прибрежной зоне северной части Гераклейского полуострова. Полученные результаты могут быть использованы для мониторинга охраняемых местообитаний макрофитобентоса.

Ключевые слова: макрофитобентос, особо охраняемые природные территории, ресурсы, *Ericaria crinita*, *Gongolaria barbata*, *Phyllophora crispa*, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

Донная растительность считается одним из ключевых звеньев в функционировании экосистем шельфа, являясь как продуцентом органического вещества, так и средой обитания для множества видов гидробионтов. Изучение продукционных характеристик макрофитобентоса необходимо для оценки общего состояния прибрежных участков моря. Особую роль в сохранении биологического и ландшафтного разнообразия играют морские охраняемые акватории (МОА). Исследования, проводимые на МОА Республики Крым, в том числе и городе федерального значения Севастополе, показывают, что в настоящее время наблюдается снижение ресурсного потенциала макрофитов, обусловленное увеличением антропогенной нагрузки на береговую зону (Мильчакова и др., 2015; Миронова, Панкеева, 2018; Pankeeva, Mironova, 2019; Alexandrov, Milchakova, 2022). В связи с этим, проведение мониторинговых исследований донной растительности на объектах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) приобретает актуальность.

За последние годы на объектах ООПТ города Севастополя накоплены сведения о видовом составе макрофитобентоса, структуре его популяций и фитоценозов (Mironova, Pankeeva, 2021; Alexandrov, Milchakova, 2022; Евстигнеева и др., 2022). Тем не менее, памятники природы гидрологического профиля, требуют более детальных исследований, так как ресурсная составляющая макрофитобентоса изучена недостаточно.

Объектом исследования является памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического», который считается своеобразным центром биологического разнообразия, формирующегося в условиях контакта моря и береговых обрывов, сложенных известняками меотиса и сармата.

Цель работы – оценка запасов макрофитов и их пространственного распределения в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Памятник природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» занимает северное побережье Гераклейского полуострова и расположен между бухтами Песочная и Карантинная (город Севастополь). Его общая площадь составляет 60,66 га, из которых площадь территории – 1,00 га, акватории – 59,66 га. Общая протяжённость береговой линии достигает 1500 м, ширина акватории – от 150 до 500 м.

Подводный склон памятника природы приглубый, сложен глыбово-валунными отложениями. В прибрежной зоне расположена полоса бенча, которая представляет собой отпрепарированный пласт известняка, перекрытый окатанными валунами. Характерен резкий спад глубин до глубины 3 м, далее подводный склон выполаживается. На глубине 3–10 м сформировался пересечённый рельеф, который осложнён навалом глыб известняка. Глубже располагается зона песка, которая сменяется широкой полосой ракуши, за полосой ракуши глубины круто падают, дно сложено илистыми отложениями.

Особенностью изучаемого памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» является то, что он расположен в пределах городской черты, сопредельные территории и акватории которого заняты селитебными и специальными (военными) комплексами. Основным источником эвтрофирования морской среды является Карантинная бухта, расположенная в восточной части памятника природы и считающаяся одной из наиболее загрязнённых бухт Севастопольского взморья (Куфтаркова и др., 2008). В её кутовой части существует аварийный выпуск неочищенных бытовых стоков и ливневой канализации, также здесь находится база кораблей и яхт. Свидетельством загрязнения вод бухты служат высокие концентрации нитратного (от 2 до 436 мкг·л⁻¹) и органического азота (от 103 до 17000 мкг·л⁻¹). Показательно, что сезонной закономерности в изменении концентрации нитратного и органического азота, а также других показателей не наблюдалось, что подтверждает влияние антропогенного фактора как преобладающего (Куфтаркова и др., 2008).

Помимо негативного воздействия акватории Карантинной бухты, на эвтрофирование прибрежной зоны памятника природы влияют трансформированные воды Севастопольской бухты, отличающиеся повышенным содержанием фосфатов, нитратного и органического азота, особенно в период паводков реки Чёрная (Куфтаркова и др., 2008). В работе Е. И. Куфтарковой с коллегами (2008) показано, что при ветрах северного и северо-восточного направления основная масса вод, выносящихся сгонно-нагонными процессами из Севастопольской бухты, течениями адвектирует в юго-западном направлении вдоль побережья памятника природы. Однако, благодаря интенсивному водообмену с прилегающей открытой частью моря и хорошей динамической активности, отрицательное воздействие загрязнённых вод существенно снижается (Куфтаркова и др., 2008).

Гидробиологические исследования памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» проводили в летний период 2020 года. Работы в акватории выполняли с применением лёгководолазного снаряжения и с использованием маломерных судов. Для изучения состава макрофитобентоса и оценки запасов донной растительности в границах памятника природы было заложено три трансекты, расположенные перпендикулярно к берегу (рис. 1). Координаты профилей определяли при помощи портативного GPS-приемника (*Oregon 650*) (табл. 1). Отбор проб проводили по общепринятой методике (Калугина-Гутник, 1969). На глубинах 0,5; 1; 3; 5; 10 и 15 м располагали по четыре учётные площадки размером 25×25 см, при этом дайвер визуально определял проективное покрытие дна макрофитами (ПП).

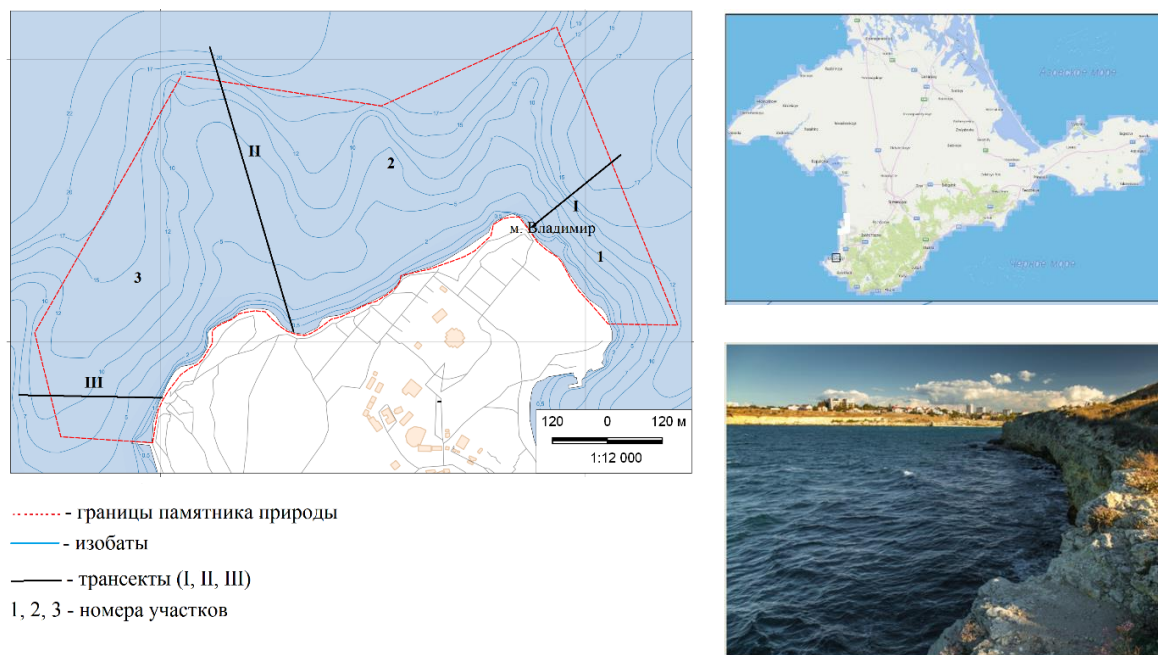


Рис. 1. Карта-схема географического положения памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» (2020 г.) (фото К. Г. Горалевич)

Таблица 1

Координаты, диапазон глубин и ширина фитали
на трансектах памятника природы «Прибрежный аквальный
комплекс у Херсонеса Таврического»

Трансекта	Координаты		Диапазон глубин, м	Ширина фитали, м
	северная широта	восточная долгота		
I	44°36.731'	033°29.860'	0,5–15	160
II	44°36.739'	033°29.319'	0,5–15	360
III	44° 36.642'	033° 29.114'	0,5–15	200

Водоросли помещали в мешки из мельничного газа и в сыром виде доставляли в лабораторию, где определяли их видовой состав. Идентификацию водорослей проводили по определителю (Зинова, 1967) с учётом последних номенклатурных изменений (AlgaeBase, 1996). В лабораторных условиях при обработке материала учитывали общую биомассу (сырую) макрофитов, биомассу литофитов и эпифитов, биомассу «цистозир» (*Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry = *Cystoseira crinita* и *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze = *Cystoseira barbata*) и филлофоры (*Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon), которые являются видами-доминантами Чёрного моря. Ресурсы макроводорослей (кг, сырая масса) рассчитаны по методике, модифицированной для морских исследований $Q = B \times ПП \times S / 100$, где Q – запасы (кг), B – средняя биомасса водорослей ($кг \times м^{-2}$) в зарослях, $ПП$ – проективное покрытие дна макрофитами (%), S – площадь, занятая зарослями макрофитов ($м^2$) (Блинова и др., 2005). Угол уклона дна не превышал 0.06, поэтому при расчёте запасов макрофитов он не учитывался. Определение площади акватории осуществляли с помощью программы QGIS. Для того, чтобы получить сравнимые данные, общие запасы макрофитобентоса и, входящих в их состав, доминирующих видов водорослей были пересчитаны на единицу площади (га). Для этого был введён показатель запас фитомассы. Запас фитомассы определяется как

отношение запасов макрофитов («цистозир» и филлофоры) (Q) к площади участка, занятого донной растительностью (S). Таким образом, определяли запас фитомассы макрофитов, *Ericaria crinita*, *Gongolaria barbata* и *Phyllophora crispa*, который измеряется в т·га⁻¹ (Миронова и др., 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Макрофитобентос памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического», в целом, характеризуется поясным типом распределения с господством «цистозирового» (*Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata*) и филлофорового (*Phyllophora crispa*) поясов. Ширина фитали варьирует от 160 до 360 м (табл. 1). Значения ПП в интервале глубин 0,5–5 м – невысокие (40–50 %). На этих глубинах в растительном покрове преобладают *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata*. В составе донной растительности на глубине 5–10 м доминирует *Phyllophora crispa*, при этом значения ПП не превышают 50 %.

В акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» общие запасы макрофитов достигают 2815,7 т. Их величина возрастает более чем в 20 раз при увеличении глубины от 0,5 до 15 м (табл. 2). В среднем, на 1 га произрастает 47,9 т макрофитов. Максимальный запас их фитомассы отмечен в интервале глубин 1–5 м, а минимальный – на глубине 0,5–1 и 10–15 м, при этом величины этого показателя в сопоставляемом диапазоне глубин оказались соизмеримыми (табл. 2).

Таблица 2

Изменение запасов, запаса фитомассы макрофитов и, входящих в их состав, доминирующих видов водорослей, их доли в общих запасах макрофитов по глубинам в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» в летний период 2020 года

Глубина, м	Площадь, га	Запасы макрофитов, т	Запас фитомассы макрофитов, т·га ⁻¹	<i>Ericaria crinita</i> и <i>Gongolaria barbata</i>			<i>Phyllophora crispa</i>		
				Запасы, т	Доля в запасах, %	Запас фитомассы, т·га ⁻¹	Запасы, т	Доля в запасах, %	Запас фитомассы, т·га ⁻¹
0,5–1	1,22	53,2	43,6	41,8	79	34,3	0	0	0
1–3	2,36	139,5	59,1	104,7	75	44,4	0	0	0
3–5	7,89	471,3	59,7	313,5	66	39,7	0,3	0	0
5–10	20,68	1017,8	49,2	539,1	53	26,1	183,1	18	8,9
10–15	26,63	1133,9	42,6	458,0	40	17,2	461,5	41	17,3

Запасы *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* оцениваются в 1457,1 т. Характерно, что на глубине 5–15 м сосредоточено 68 % их запасов, рассчитанных для прибрежной зоны памятника природы (табл. 2). Наибольший запас фитомассы «цистозир» зарегистрирован на глубине 1–3 м (табл. 2). В направлении от верхней к нижней сублиторальной зоне (глубины 0,5–15 м) вклад *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* снижается вдвое (табл. 2).

Запасы *Phyllophora crispa* составляют 644,9 т. Массовые скопления этого вида обнаружены на глубине от 5 до 15 м, где зафиксировано практически 100 % её запасов, рассчитанных для прибрежной зоны памятника природы (табл. 2). Вблизи нижней границы фитали при увеличении глубины от 5 до 15 м вклад филлофоры в структуру общих запасов макрофитов возрастает от 18 до 41 %. Сходным образом изменяется запас её фитомассы, который увеличивается с 8,9 до 17,3 т·га⁻¹ (табл. 2).

Характерно, что вдоль всего побережья памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» на распределение запаса фитомассы макрофитов, *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* оказывает влияние литологический состав донных отложений. Так, на глубине 0,5–5 м, где доминируют грубообломочные отложения, являющиеся благоприятным субстратом для прочного прикрепления макрофитов, эти показатели достаточно высоки (табл. 2). В тоже время, на глубине 0,5–1 м донные отложения, частично, представлены хорошо окатанными валунами, что в условиях значительной гидродинамической активности района препятствует и затрудняет произрастание макрофитобентоса. Этим объясняются более низкие значения запаса фитомассы макрофитов и «цистозир» на этой глубине, по сравнению с аналогичными показателями на глубине 1–5 м (табл. 2). Известно, что побережье памятника природы отличается высокой степенью прибойности, при одинаковой скорости ветра наиболее сильное волнение генерируется при преобладающих ветрах северо-западного направления (Удовик и др., 2016; Горячкин, Долотов, 2019).

По мере увеличения глубины от 5 до 15 м среди грубообломочного субстрата возрастает доля песчаных и галечно-гравийных с битой ракушей донных отложений, где показатели запаса фитомассы макрофитов и «цистозир» снижаются, тогда как эта величина для *Phyllophora crispa* существенно повышается (табл. 2).

Рассмотрим распределение общих запасов макрофитов и, входящих в их состав, доминирующих видов водорослей в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» по участкам.

Участок 1 (рис. 1) занимает восточную часть акватории памятника природы (от границы памятника до I трансекты). Его площадь не превышает 5,7 га. Общие запасы макрофитов составляют 237,7 т, их величина в направлении от верхней сублиторальной зоны к нижней возрастает почти на порядок (табл. 3). Запас их фитомассы варьирует в нешироком интервале от 35,9 до 50,8 т, при этом максимум отмечен на глубине 3–5 м, а минимум – на глубине 10–15 м. Характерно, что этот показатель на глубине 1–3 и 5–10 м оказался соизмеримым (46,9 и 45,3 т·га⁻¹ соответственно).

Запасы *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* определены в 166,0 т, их величина при повышении глубины возрастает почти в 7 раз (табл. 3). Доля «цистозир» в запасах макрофитов в диапазоне глубин 0,5–5 м слабо варьирует в пределах 80–81 %, а на глубине 5–15 м – снижается до 59–72 %. Максимальный запас их фитомассы приурочен к глубине 3–5 м, в интервале глубин 0,5–3 м эта величина возрастает от 33,5 до 37,7 т, а на глубине 5–15 м уменьшается примерно в полтора раза (табл. 3).

Запасы *Phyllophora crispa* невелики – 11,5 т, они сосредоточены, преимущественно, на глубине 5–15 м. Вклад филлофоры в общих запасах макрофитов при увеличении в этом интервале глубины повышается от 4 до 9 %, а запас её фитомассы – от 1,8 до 3,3 т·га⁻¹.

Участок 2 (рис. 1) занимает центральную часть памятника природы (между трансектами I и II). Площадь участка составляет 32 га. Общие запасы макрофитов достигают 1741,4 т. Их величина при увеличении глубины от 0,5 до 15 м возрастает в 19 раз (табл. 3). Наибольший запас фитомассы макрофитов отмечен на глубине 1–5 м, а наименьший – на глубине от 0,5 до 1 м (табл. 3).

Запасы видов «цистозир» составляют 931,2 т, их величина колеблется по глубинам от 26,8 до 359,6 т. Максимальная и минимальная величины этого показателя отмечены на глубине 5–10 и 0,5–1 м соответственно. Доля *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* в общих запасах макрофитов при увеличении глубины снижается от 78 до 42 %. Запас их фитомассы в диапазоне глубин 0,5–3 м возрастает в 1,3 раза, а на глубине от 3 до 15 м уменьшается более чем вдвое (табл. 3).

Запасы *Phyllophora crispa* оценены в 360,7 т. Её скопления приурочены, в основном, к глубине 5–15 м, где доля этого вида в общих запасах макрофитов при увеличении глубины повышается от 17 до 38 %. Филлофора на глубине до 5 м встречается лишь изредка. Запас её фитомассы в интервале глубин 5–15 м возрастает вдвое (табл. 3).

Таблица 3

Изменение запасов, запаса фитомассы макрофитов и, входящих в их состав, доминирующих видов водорослей, их доли в общих запасах макрофитов по глубинам и участкам в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» в летний период 2020 года

Глубина, м	Площадь, га	Запасы макрофитов, т	Запас фитомассы макрофитов, т·га ⁻¹	<i>Ericaria crinita</i> и <i>Gongolaria barbata</i>			<i>Phyllophora crispa</i>		
				Запасы, т	Доля в запасах, %	Запас фитомассы, т·га ⁻¹	Запасы, т	Доля в запасах, %	Запас фитомассы, т·га ⁻¹
Участок 1									
0,5–1	0,24	9,9	41,4	8,0	81	33,5	0	0	0
1–3	0,38	17,8	46,9	14,3	80	37,7	0	0	0
3–5	0,92	46,4	50,8	37,6	81	40,9	0,1	0	0,1
5–10	1,56	70,6	45,3	50,8	72	32,5	2,7	4	1,8
10–15	2,59	93,0	35,9	55,3	59	21,4	8,7	9	3,3
Участок 2									
0,5–1	0,74	34,5	46,6	26,8	78	36,2	0	0	0
1–3	1,52	96,0	63,1	71,6	75	47,1	0	0	0
3–5	4,54	292,1	64,3	195,6	67	43,1	0,2	0	0
5–10	11,93	658,4	55,2	359,6	55	30,1	112,0	17	9,4
10–15	13,30	660,4	49,6	277,6	42	20,9	248,5	38	18,7
Участок 3									
0,5–1	0,24	8,8	36,6	7,0	80	29,2	0	0	0
1–3	0,46	25,7	55,8	18,9	74	41,1	0	0	0
3–5	2,43	132,8	54,6	80,3	60	33,0	0	0	0
5–10	7,19	288,8	40,2	128,7	45	17,9	68,4	24	9,5
10–15	10,74	380,5	35,4	125,0	33	11,6	204,3	54	19,0

Участок 3 (рис. 1) занимает западную часть памятника природы (от трансекты II до границы памятника). Площадь участка – 21,1 га. Общие запасы макрофитов определены в 836,6 т. Их величина возрастает от верхней к нижней сублиторальной зоне и варьирует в широких пределах от 8,8 до 380,5 т (табл. 3). Показательно, что значения запаса фитомассы макрофитов в диапазоне глубин 1–5 и 0,5–1; 10–15 м, в целом, оказались соизмеримыми и колеблются в интервале 55,8–54,6 и 36,6–35,4 т·га⁻¹ соответственно.

Запасы *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* оценены в 359,9 т, их величина изменяется по глубинам и возрастает от 7,0 до 128,7 т (табл. 3). Наибольшее и наименьшее значение этого показателя приходятся на глубины 5–10 и 0,5–1 м соответственно. Доля «цистозиры» в общих запасах макрофитов при увеличении глубины от 0,5 до 15 м снижается более чем вдвое (табл. 3). Максимальный запас их фитомассы отмечен на глубине 1–3 м, а минимальный – на глубине 10–15 м (табл. 3).

Запасы *Phyllophora crispa* составляют 272,7 т, её основные скопления обнаружены на глубине 10–15 м (75 % запасов этого вида на участке), при этом до глубины 5 м филлофора практически не регистрируется. Её доля в общих запасах макрофитов при увеличении глубины в диапазоне 5–15 м возрастает вдвое (табл. 3). Наибольший запас фитомассы *Phyllophora crispa* приходится на глубину 10–15 м, тогда как на глубине 5–10 м эта величина вдвое ниже (табл. 3).

Таким образом, анализ полученного материала показал, что в акватории памятника природы ресурсная составляющая макрофитов, *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata*, *Phyllophora crispa* отличается как по глубинам, так и по участкам. Известно, что вдоль

градиента глубины снижается уровень проникновения света, что, в целом, приводит к уменьшению количественных показателей светолюбивых водорослей и увеличению роли сциафильных видов (Калугина-Гутник, 1975). Этим объясняется батиметрическая изменчивость альгофлоры. В тоже время, сравнительная характеристика запаса фитомассы макрофитов и, входящих в их состав, доминирующих видов водорослей по участкам выявила, что для макрофитов наибольшие значения этого показателя характерны для центрального участка (2), а наименьшие – для западного участка (3) (54,4 и 39,7 т·га⁻¹ соответственно), тогда как для *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* на восточном и центральном участках (1 и 2) эти величины оказались соизмеримыми (29,2 и 29,1 т·га⁻¹ соответственно), а на западном участке (3) – наименьшие (17,1 т·га⁻¹). Максимальный запас фитомассы *Phyllophora crispa* отмечен на западном участке (3) (12,9 т·га⁻¹), а минимальный – на восточном участке (1) (2,0 т·га⁻¹).

Памятник природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» играет важную роль в сохранении и охране донной растительности в прибрежной зоне северной части Гераклейского полуострова (от мыса Владимира до мыса Херсонес). В настоящее время побережье этой части Гераклейского полуострова сильно изменено в результате антропогенной деятельности, в связи с этим, вероятно, для прибрежной акватории характерны разреженные скопления макрофитов и низкие значения запаса фитомассы «цистозир» и филлофоры (Миронова, Панкеева, 2016). В тоже время в границах памятника природы сосредоточено около 20 % общих запасов макрофитов, 16 % запасов *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* и 92 % запасов *Phyllophora crispa*, при незначительной длине береговой линии, которая составляет около 9 % от общей протяженности северного побережья Гераклейского полуострова. Макрофитобентос памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» отличается значительным видовым разнообразием, обнаружено 58 видов водорослей, из них 12 – зелёных (Chlorophyta), 13 – бурых (Ochrophyta), 33 – красных (Rhodophyta), при этом в составе альгофлоры лидировали представители олигосапробной группы (Евстигнеева и др., 2022). Донная растительность памятника природы имеет созологическую ценность, почти треть идентифицированных видов занесены в Красную книгу Российской Федерации (КК РФ) (Красная книга..., 2008), Красную книгу Республики Крым (КК РК) (Красная книга..., 2015) и Красную книгу Севастополя (ККС) (Красная книга..., 2018), списки международных конвенций. Так, *Phyllophora crispa* и *Stilophora tenella* (Esper) P.C. Silva входят в состав КК РФ, КК РК и ККС, а *Ericaria crinita*, *Gongolaria barbata*, *Laurencia coronopus* J. Agardh и *Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse – в КК РК, *Nereia filiformis* (J. Agardh) Zanard., *Dasya apiculata* (C. Agardh) J. Agardh – в КК РК и ККС, *Dermocorynus dichotoma* (J. Agardh) Gargiulo, M. Morabito & Manghisi – в ККС. «Цистозировые» и филлофоровые биотопы имеют международный охранный статус (Gubbay et al., 2016). Таким образом, прибрежная зона памятника природы характеризуется сохранностью донной растительности, альгологическим разнообразием и высокими продукционными показателями макрофитобентоса.

Однако, памятник природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» отличается низким охранным статусом, незначительной площадью и изолированностью, что не позволяет в полном объеме выполнять природоохранные задачи (Позаченюк и др., 2020). Учитывая важную роль памятника природы в сохранении донной растительности, необходимы мероприятия по оптимизации экологической сети для этого побережья. Н. А. Мильчаковой с коллегами (2022) предложено включить прибрежную акваторию северной части Гераклейского полуострова в Каламитский приморский коридор, где были бы выделены несколько прибрежных акваторий, которым в дальнейшем можно придать природоохранный статус. К ним относятся природные заказники «Бухта Круглая» (7 га), «Бухта Солёная» (25 га) и памятник природы «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Херсонес» (154 га) (Мильчакова и др., 2022). Увеличение площади и количества морских охраняемых акваторий на этом побережье позволит связать отдельные разрозненные природоохранные объекты в функционально-целостную систему, что обеспечит охрану ценных биотопов, в пределах которых сохраняется весь биоценотический комплекс с характерной таксономической структурой и биоразнообразием.

ВЫВОДЫ

1. Таким образом, по расчётным данным в акватории памятника природы «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» общие запасы макрофитов определены в 2815,7 т, из которых почти 1457,1 т приходится на *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* и 644,9 т – на *Phyllophora crispa*, что составляет 52 и 23 % соответственно. В среднем, на 1 га исследуемого побережья сосредоточено 47,9 т макрофитов, в том числе, 24,8 т «цистозиры» и 11,0 т филлофоры.

2. Сравнительный анализ распределения донной растительности в прибрежной зоне памятника природы показал, что запас фитомассы макрофитов, *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* наиболее высок на глубине 1–5 м, где эти показатели варьируют от 46,9 до 64,3 и от 33,0 до 47,1 т·га⁻¹ соответственно. Вклад «цистозиры» в общих запасах макрофитов при увеличении глубины от 0,5 до 15 м снижается более чем вдвое (от 81 до 33 %).

Запас фитомассы *Phyllophora crispa* на глубине 5–15 м возрастает более чем в 2 раза и изменяется от 1,8 до 19,0 т·га⁻¹. Доля филлофоры в этом диапазоне глубин повышается более чем на порядок (от 4 до 54 % общих запасов макрофитов).

3. Установлено, что наибольшие значения запаса фитомассы макрофитов характерны для центральной части памятника природы (участок 2), а наименьшие – для западной (участок 3) (54,4 и 39,7 т·га⁻¹ соответственно), тогда как для *Ericaria crinita* и *Gongolaria barbata* для центральной и восточной части (участки 1 и 2) эти показатели оказались соизмеримыми (29,2 и 29,1 т·га⁻¹ соответственно), а для западной части (участок 3) – наименьшие (17,1 т·га⁻¹). Максимальный запас фитомассы *Phyllophora crispa* отмечен для западной части памятника природы (участок 3) (12,9 т·га⁻¹), а минимальный – для восточной части (участок 1) (2,0 т·га⁻¹).

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам отдела биотехнологий и фиторесурсов канд. биол. наук, с.н.с. И. К. Евстигнеевой, м.н.с. И. Н. Танковской за совместную работу по сбору и обработке первичного материала, а также А. М. Щербачу за отбор глубоководных альгологических проб.

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (гос. рег. № 121030300149-0).

Список литературы

- Блинова Е. И., Пронина О. А., Штрик В. А. Методические рекомендации по учёту запасов промысловых морских водорослей прибрежной зоны // Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. – М.: Труды ВНИРО, 2005. – Вып. 3. – С. 80–127.
- Горячкин Ю. Н., Долотов В. В. Морские берега Крыма. – Севастополь: ООО «КОЛОРИТ», 2019. – 256 с.
- Евстигнеева И. К., Танковская И. Н., Евстигнеев В. П. Макрофитобентос памятника природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» // Экосистемы. – 2022. – Вып. 30. – С. 22–37.
- Зинова А. Д. Определитель зелёных, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Л.: Наука, 1967. – 397 с.
- Калугина-Гутник А. А. Исследование донной растительности Чёрного моря с применением лёгководолазной техники // Морские подводные исследования. М.: Наука, 1969. – С. 105–113.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. – К.: Наукова думка, 1975. – 248 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы/ [Отв. ред. д.б.н. А. В. Ена, к.б.н. А. В. Фатерьга]. – Симферополь: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015 – 480 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 885 с.
- Красная книга Севастополя. – Калининград: «Издательский Дом «РОСТ-ДОАФК», 2018. – 432 с.

- Куфтаркова Е. А., Родионова Н. Ю., Губанов В. И. Гидрохимическая характеристика отдельных бухт Севастопольского взморья // Труды ЮГНИРО, 2008. – Т. 46. – С. 100–117.
- Мильчакова Н. А., Александров В. А., Бондарева Л. В., Панкеева Т. В., Чернышева Е. В. Морские охраняемые акватории Крыма. – Симферополь: Н. Орианда, 2015. – 312 с.
- Мильчакова Н. А., Бондарева Л. В., Александров В. В. Природные ядра регионального экологического каркаса г. Севастополя // Юг России: экология, развитие. – 2022. – Т. 17, № 2. – С. 102–114. DOI: org/10.18470/1992-1098-2022-2-102-114
- Миронова Н. В., Мильчакова Н. А., Рябогина В. Г. Ресурсы макрофитов побережья Гераклейского полуострова и особенности их многолетней динамики (Крым, Чёрное море) / [Ред. В. И. Соколов и др.]. // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. – М.: Труды ВНИРО, 2007. – Т. 147. – С. 381–396.
- Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Запасы макрофитов как показатель экологического состояния береговой зоны региона Севастополя // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: в 3-х т.: сб. материалов Всерос. науч.-практич. конф. с междунар. участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.). – Севастополь, 2016. – Т. 3. – С. 306–309.
- Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Пространственное распределение макрофитобентоса с учётом ландшафтной структуры юго-западной части региона Севастополя // Экосистемы. – 2018. – Вып. 14 (44). – С. 20–30.
- Позаченюк Е. А., Панкеева Т. В., Панкеева А. Ю., Пизова Е. В. Состояние особо охраняемых природных территорий города федерального значения Севастополя // Геополитика и экогеодинамика регионов. – 2020. – Т. 6. – Вып. 16. – С. 161–171.
- Удовик В. Ф., Михайличенко С. Ю., Горячкин Ю. Н. О возможном пути решения проблемы защиты берегов заповедника «Херсонес Таврический» // Морской гидрофизический журнал. – 2016. – № 2. – С. 27–37.
- Alexandrov V. V., Milchakova N. A. Do protected areas influence populations of the threatened red alga *Phyllophora crispa* along the southwestern coast of Crimea (the Black Sea) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2022. – Т. 7, N 4. – С. 70–83. DOI: org/10.24189/ncr.2022.037
- AlgaeBase: world-wide electronic publication. Source Code Development. Ltd. URL. – 1996. http://www.algaebase.org (date accessed: 03.02.2023).
- Gubbay S., Sanders N., Haynes T., Janssen J. A. M., Rodwell J. R., Nieto A., Garcia Criado M., Beal S., Borg J., Kennedy M., Micu D., Otero M., Saunders G., Calix M. European Red List of Habitats. – Marine Habitats, Luxembourg: Publications Office of the European Union. – 2016. – Part 1. – 52 p.
- Mironova N. V., Pankeeva T. V. Spatiotemporal Changes in the Macrophytobenthos in the Coastal Zone of Karanskii Nature and Landscape Reserve (Sevastopol, Black Sea) // Biology Bulletin. – 2021. – Vol. 48, N 10. – P. 1941–1949. DOI: org/10.1134/S1062359021100320
- Pankeeva T. V., Mironova N. V. Spatiotemporal Changes in the Macrophytobenthos of Laspi Bay (Crimea, Black Sea) // Oceanology. – 2019. – Vol. 59, iss. 1. – P. 86–98. DOI: 10.1134/S0001437019010168

Mironova N.V., Pankeeva T.V. Distribution of macrophyte stocks in the natural monument «Coastal aquatic complex near Chersonesos Tavrishesky» // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 88–96.

As a result of the conducted research in the water area of the natural monument “Coastal aquatic complex near Chersonesos Tavrishesky” the stocks of bottom vegetation were evaluated, the distribution of macrophytobenthos and the dominant algae species included in them by depths and sections was shown. In the coastal zone of the nature monument, the resource component of macrophytes, *Ericaria crinita* and *Gongolaria barbata*, *Phyllophora crispa* differs both by depth and by sites, which can be explained by the decrease of lightness with increasing depth and by different geological-geomorphological and hydrodynamic conditions of the coastal zone. The analysis of benthic vegetation distribution within water area of the nature monument indicated that the phytomass stock of macrophytes, *Ericaria crinita* and *Gongolaria barbata* was the highest at a depth of 1–5 m, and *Phyllophora crispa* – at a depth of 5–15 m. The contribution of “cystoseira” to the total macrophyte stocks more than halved with the increase of depth from 0.5 to 15 m, and the proportion of *phyllophora* increased by more than 10-fold with increase of depth from 5 to 15 m. According to the calculated data, the total reserves of macrophytes were defined as 2815.7 tons, of which *Ericaria crinita* and *Gongolaria barbata* made almost 1457.1 tons and *Phyllophora crispa* accounted for 644.9 tons (52 and 23 %, respectively). On average, the macrophyte concentration of the studied coastal area was 47.9 tons (including 24.8 t of *Cystosira* and 11.0 t of *Phyllophora crispa*) per one ha. It was found that the natural monument played an important role in the conservation and protection of the bottom vegetation in the coastal zone of the northern part of the Heracles Peninsula. The obtained results can be used for monitoring of protected macrophytobenthos habitats.

Key words: macrophytobenthos, protected areas, resources, *Ericaria crinita*, *Gongolaria barbata*, *Phyllophora crispa*, Black Sea.

Поступила в редакцию 10.03.23

Принята к печати 25.03.23

УДК 595.792:595.798

Реакция паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Ichneumonidae) на особенности гнездования хозяина *Polistes nimpha* (Christ, 1791) (Vespidae) в Хоперском природном заповеднике

Русина Л. Ю.¹, Русин А. И.¹, Лукашук Е. В.¹, Егунова О. Е.²

¹ Московский зоопарк

Москва, Россия

² Хопёрский государственный заповедник

Воронежская область, Россия

lirusina@yandex.ru; alena.egunova@bk.ru

На территории Хоперского государственного заповедника и в его окрестностях в 2021–2022 годах была оценена роль беспозвоночных (*Latibulus argiolus*, муравьев и шершня *Vespa crabro*) и позвоночных энтомофагов как факторов смертности расплода и семей социальной осы *Polistes nimpha*. Встречаемость паразитоида *L. argiolus* в гнездах хозяина в разные годы оказалась сходной и составила 19–20 %. По данным наблюдений паразитоиды подолгу ожидали неподалеку от гнезда *P. nimpha* прекращения активности ос и проявления ими защитного поведения. Успешное заражение семей *P. nimpha* происходило ранним утром. Возле одного гнезда могло находиться 1–3 самки паразитоида; они его заражали по очереди или одновременно. Самки *L. argiolus* 1-й и 2-й генераций проявляли поведенческую реакцию, распределяясь на участках в зависимости от размеров гнезд семей осы-хозяина. Фактор плотности популяции хозяина оказывается опосредованным не только неравномерностью темпов развития семей и их пространственным размещением, но и временным (сезонным) аспектом их развития. Низкая плотность популяции хозяина, при которой паразитоид регулирует численность осы соответствует фазе до выхода рабочих. В 2022 году была отмечена отрицательная корреляция между продуктивностью семей *P. nimpha* и их зараженностью *L. argiolus*. Модификация численности популяции осы-хозяина паразитоидом *L. argiolus* происходила из-за изменения сроков начала гнездования хозяина, вызванного спецификой погодных условий в период основания семей в 2022 году, и численной реакции, которая прослеживалась в местах с высокой плотностью семей хозяина, где складывались благоприятные условия для выживания 1-й и 2-й генераций паразитоида. Одним из факторов стабильного сосуществования популяций паразитоида и хозяина могут быть годовые флуктуации в синхронизации их жизненных циклов.

Ключевые слова: социальные осы-полисты, Hymenoptera, Ichneumonidae, Vespidae, *Polistes nimpha*, *Latibulus argiolus*, хищники, паразитоиды, функциональная и численная реакция, Хоперский природный заповедник.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение стимулов, оказывающих влияние на поведение паразитоидов при поиске, заражении хозяина и проявления ими функциональной и/или численной реакций, представляет как теоретический, так и практический интерес (Викторов, 1976; Хорхордин, 1977; Hassell, 1966, 2000; Hassell, May, 1974; Hassell, Waage, 1984; Ruberson et al., 1991; Comins et al., 1992; May, McLean, 2007). Функциональная реакция паразитоида на рост плотности хозяина выражается в увеличении количества хозяев, зараженных отдельной особью паразитоида (Solomon, 1949). Если хозяин – социальное насекомое, эта реакция может включать как увеличение числа зараженного расплода в гнезде, так и увеличение числа зараженных семей. Функциональная реакция создает предпосылки для внутри- и межгенерационной численных реакций (Hassell, 1966). Первая форма численной реакции проявляется в скоплении паразитоидов в местах скученности гнезд хозяев, а вторая ее форма в последующих поколениях приводит к увеличению количества паразитоидов вслед за ростом плотности популяции его жертв. Проявление этих реакций у паразитоидов социальных ос *Polistes* имеет специфику, связанную, с одной стороны, с увеличением числа пригодных для заражения личинок в сезоне и с разными формами защитного поведения хозяина, а с другой

– наличием дискриминационной способности, то есть различению семей, зараженных другим видом паразитоида или паразита (Русина, 2008, 2009, 2011a, 2011b; Русина и др., 2015; Strassmann, 1981; Lutz et al., 1984; Makino, 1989; Luchetti, 1992; Makino, Sayama, 1994).

При анализе реакций паразитоида на распределение таких хозяев в природе возникает необходимость в оценке структуры поселения социальной осы (типы гнезд и семей), анализе пространственного распределения трофических пятен (для энтомофагов) и в выяснении механизмов формирования того или иного типа распределения, в составлении таблиц выживания, а также в описании специфики защитного поведения (Русина, 2006, 2009; Strassmann, 1981; Chadab, Rettenmeyer, 1982; Makino, 1983; Makino, Sayama, 1994; Bouwma et al., 2003). В то же время сведений о пространственно-временных аспектах взаимодействия популяций ос и паразитоидов, их динамических характеристиках в разные годы или в разных частях ареала вида-хозяина недостаточно.

Целью нашего исследования стало изучение поведенческой реакции паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera, Ichneumonidae) на биотопические особенности гнездования (плотность и размеры семей на участке обитания) *Polistes nimpha* (Christ, 1791) (Hymenoptera, Vespidae) в Хоперском государственном природном заповеднике, а также определение условий регуляции им численности хозяина.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Поведенческие реакции паразитоида *L. argiolus* 1-й и 2-й генераций в условиях свободного выбора семей хозяина *P. nimpha* при естественном распределении их гнезд были проанализированы нами по данным, собранным преимущественно в левобережной части Хоперского государственного природного заповедника и его окрестностей в июне – августе 2021 и 2022 годов: (окрестности поселка Варварино (48°8'с. ш., 39°49' в. д.), охранной зоне смотровой площадки «Крымская» (51°06'34.74" 41°37'19.14"), на поляне возле озера Майорское (51°14'56.62" 41°46'25.28").

Территория Хоперского заповедника лежит в юго-восточной части Окско-Донской низменности, в Вороно-Хоперском геоморфологическом районе, занимая отрезок долины реки Хопер протяженностью 35 км. Погодно-климатические особенности района исследования имеют свои особенности и несколько отличаются от климата, типичного для Центрально-Черноземного региона, большей континентальностью, меньшим количеством осадков и периодически (примерно раз в три года) повторяющимися засухами, а также большой частотой весенних заморозков (Бирюков, 2010). По характеру растительности территория принадлежит к Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточно-Европейской лесостепной провинции. На территории заповедника преобладают, в основном, леса: на высоком правобережье Хопра и в его пойме – естественные лиственные леса, а на надпойменной террасе – сосновые посадки различного возраста на месте бывшей здесь прежде песчаной степи. Степные растительные группировки были широко распространены до распашки степей в долине Хопра и посадки сосновых насаждений. Сейчас сохранились только небольшие участки, в которых преобладают ковыльно-типчаково-разнотравная, среднестепная и горчичково-полынная ассоциации (Цвелев, 1988).

Для *P. nimpha* характерен годичный цикл развития. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы весной закладывают первичные гнезда и выращивают первое поколение рабочих особей (рис. 1 а). В случае разрушения первичного гнезда осы строят другое (вторичное) (рис. 1b). Семьи, развиваясь, переходят от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Распад семей и спаривание происходит в конце лета и осенью. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают. Описание гнезд и семей проводили в 2021 году в окрестностях пос. Варварино (25–30 июня, 4–12 июля, 7–10 августа), а в 2022 году в окрестностях пос. Варварино (2–4 июля и 25 июля – 6 августа), на территории поляны возле озера Майорское (28 июля) и в охранной зоне площадки «Крымская» (30 июля).



Рис. 1. Семья *Polistes nimpha* на первичном (a) и вторичном (b) гнездах после выхода рабочих (фото А. И. Русина)

При обнаружении каждого из 264 гнезд были отмечены вид субстратного растения и высота над землей прикрепления основного стебелька к нему. Анализ типа пространственного распределения гнезд и семей *P. nimpha* включал подсчет коэффициента скученности m (mean crowding, Lloyd, 1967) и агрегации R (index of spacing, Clark, Evans, 1954). Коэффициент агрегации рассчитывали по формуле $R = r_A/r_E$, где r_A – эмпирическое среднее

значение ближайших расстояний от одного гнезда к другому (в см); g_e - теоретическое среднее значение, высчитывается как $1/2\sqrt{q}$; при этом q – плотность гнездования, то есть наблюдаемое общее число гнезд, деленное на общую площадь. Таким образом, $R = 2 g_e \sqrt{q}$. При этом исходили из того, что коэффициент агрегации R равный единице служит свидетельством случайного распределения гнезд; его значения близкие к нулю отражают тенденции к агрегированному распределению, а значения близкие к 2,5 свидетельствуют о равномерном характере распределения (Clark, Evans, 1954). Скученность оценивали как число гнезд, приходящихся на одно гнездо на площадке 10×0 и 15×15 м (Lloyd, 1967).

Демографический анализ семьи и ее зараженность паразитами и паразитоидами.

При описании структуры поселения регистрировали состав каждой семьи (присутствие самки-основательницы и имаго обоих полов) и подсчитывали количество яиц, личинок I–V возрастов и куколок, а также число ячеек гнезда в целом (Русина, 2006). Учитывали следы пребывания паразитоидов, личинки которых съедают куколку хозяина. Определяли, в какой период развития семьи и какой генерацией *Latibulus argiolus* происходило заражение расплода: (1) – 1-я отродившаяся из перезимовавших коконов генерация паразитоида заражает семью до или после выхода рабочих; съеденными оказываются куколки хозяина, из которых должны были развиваться первые или более поздние рабочие; (2) – 2-я генерация заражает семью на стадии поздних рабочих и выращивания полового поколения и 3) – смешанное заражение – в гнезде обнаружены следы заражения расплода хозяина первой (овально-скошенные остатки летних коконов желто-оранжевого цвета) и второй (зимний кокон) генерациями (рис. 2). Отмечали, где в гнезде располагаются ячейки со следами пребывания паразитоида (в центре гнезда над основным стебельком или на периферии). Проводили внимательный осмотр и поиски в ячейках гнезд крышечек темно-серого цвета, которые формируют перед окукливанием личинки гregarного паразитоида *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera, Eulophidae) из мекониев (Gumovsky et al., 2007). Отлавливаемые возле гнезд имаго обоих полов, а также личинки старших возрастов и куколки из гнезд в 2021 году, были осмотрены на наличие гетероморфных дейтонимф клеща *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) и осиногo веерокрыла *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera, Stylopidae). Определяли экстенсивность клещевой инвазии (доля зараженных особей в выборке) и интенсивность инвазии (число клещей на зараженных личинках, куколках, самках и самцах, в среднем).

Статистические методы. Статистический анализ данных проводили с использованием программы Statistica v. 8.0 (StatSoft, Inc., 1984–2001). При интерпретации статистических результатов руководствовались пособием С. Гланца (1999). Анализ, проведенный по критерию Шапиро-Уилка, показал, что рассматриваемые выборки полученных данных не подчиняются нормальному распределению, поэтому были использованы непараметрические методы статистики. В тексте, таблицах и рисунках описание такого распределения данных представляли в виде $Me [25; 75] [min; max]$ – медианы, 1-й и 3-й квартилей, минимального и максимального значений.

Сравнение частот вариантов гнезд и семей (1 – первичных и вторичных, 2 – зараженных и не зараженных паразитоидом *L. argiolus*) проводили с помощью критерия χ^2 в разных типах гнездования (одиночное и в скоплениях), а также в разные периоды сезонного развития и/или в разные годы. Связь зараженности семей паразитоидами (определенной по числу и доле ячеек с зараженным расплодом от общего числа ячеек в гнезде, в %) с размерами семей (учитывали число ячеек гнезда, число личинок IV и V возраста, число куколок и число рабочих) оценивали с помощью теста ранговой корреляции Тау Кендалла (Strassmann, 1981). Если хотя бы один из параметров размеров семей давал достоверную корреляцию с показателями зараженности, делали вывод о наличии корреляции между размерами семьи, с одной стороны, и числом, а также долей зараженных ячеек, с другой. Связь числа и доли зараженного расплода семей (число ячеек с паразитоидами от общего числа ячеек в гнезде, в %) с их пространственными параметрами (расстоянием к ближайшему соседу и скученностью) оценивали с помощью теста корреляции Спирмена.

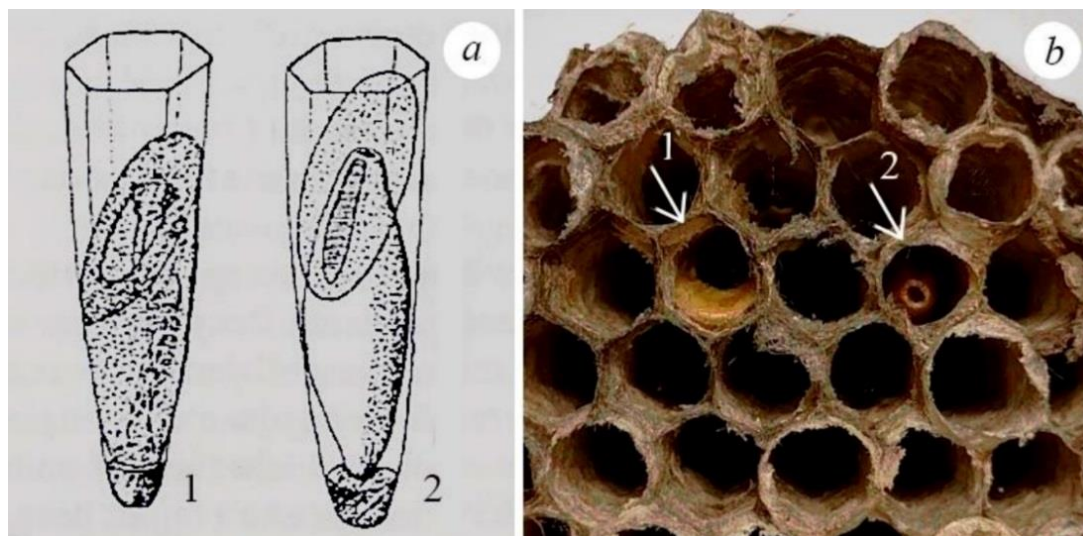


Рис. 2. Ячейки гнезда осы-хозяина *Polistes* sp.: со следами заражения расплода 1-й (1) и 2-й (2) генерацией паразитоида *Latibulus* sp. (фото А. Ю. Косяковой)
а – по Makino, 1983; б – гнезда *Polistes nimpha* со смешанным заражением семьи *Latibulus argiolus* 1-й и 2-й генерации.

При сравнении двух независимых выборок (по высоте прикрепления гнезда к растению, расстоянию к соседнему гнезду или по интенсивности заражения семьи 1-й генерацией *L. argiolus* в разные годы) использовали непараметрический критерий Манна-Уитни. По критерию Крускала–Уоллиса и Данна проводили множественное сравнение выборок семей в 2021 году: (1) – зараженных 1-й генерацией паразитоида *L. argiolus*; (2) – зараженных его 2-й генерацией и (3) – незараженных; а в 2022 году: (1) зараженных 1-й генерацией паразитоида *L. argiolus* до выхода рабочих; (2) – зараженных 1-й генерацией после выхода рабочих и (3) – незараженных семей.

Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез принимался равным 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности гнездования *Polistes nimpha* в Хоперском природном заповеднике

Все найденные нами 219 гнезд *P. nimpha* размещались на стеблях травянистых и кустарниковых растений (табл. 1). В большинстве случаев в качестве субстрата для прикрепления гнезда осы *P. nimpha* использовали подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), полынь Маршалла (*Artemisia marschalliana* Spreng) и полынь австрийскую (*A. astriaca* Jacq.), дербенник иволистный (*Lythrum salicaria* L.) и другие. Гнезда крепились к растению, как правило, единственным стебельком, а если несколькими (до 3), то первичный был утолщен и прочен. Форма гнезд *P. nimpha* округлая с центральным положением первичного стебелька или же с первичным стебельком, смещенным к его верхнему краю. Более холодной весной 2022 года первичные стебельки гнезд *P. nimpha* были прикреплены к прошлогодним побегам *G. verum* и *A. marschalliana* в среднем ниже, чем в 2021 году (табл. 2).

Эта же тенденция сохраняется при сравнении в разные годы высоты прикрепления гнезд к травянистым растениям, взятых в общей совокупности: 2021 год – 14 [10; 21] [6; 74] см и 2022 год – 6 [4,5; 10] [4; 80] см, тест Манна–Уитни $U = 647,0$; $p < 0,001$. Пространственная организация поселений *P. nimpha* на территории заповедника и его окрестностях отличалась некоторой упорядоченностью. Размещение гнезд ос в пределах участков обитания было

Таблица 1

Видовой состав растений, используемых для гнездования осой *Polistes nimpha* на территории Хоперского заповедника и его окрестностях

	Вид растений	Встречаемость, %			
		1	2	3	4
Сем. Apiaceae	<i>Eryngium campestre</i>		2,4		
Сем. Asteraceae	<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	8			2,8
	<i>A. marschalliana</i> Spreng	20,6	21,25		69,4
	<i>Achillea millefolium</i> L.				2,8
	<i>Cirsium incanum</i> (S.G. Gmel.) Fisch	1,6			
	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	3,2			
	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	1,6			
Сем. Brassicaceae	<i>Berteroa incana</i> (L.) DC		1,75		
Сем. Lythraceae	<i>Lythrum salicaria</i> L.	6,3	2,35		
Сем. Rosaceae	<i>Pyrus communis</i> L.		0,6		
Сем. Rubiaceae	<i>Galium verum</i> L.	42,9	57,95	71,4	
Сем. Poaceae	<i>Bromus inermis</i> Leyss.	6,3	0,6		
	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski				2,8
Неопределённые виды		9,5	13,1	28,6	22,2
Число гнезд, в целом		63	106	14	36

Примечание к таблице. 1 – окрестности п. Варварино (2021 г.); 2 – окрестности п. Варварино (2022 г.); 3 – Поляна возле озера Майорское (2022 г.); 4 – охранный зона площадки «Крымская».

оценено в 1-й декаде июля 2021–2022 годов как агрегированное (значения коэффициента агрегации Кларка и Эванса $R = 0,192$ и $0,102$ по годам соответственно), а в конце июля и в августе этих лет – как случайное ($R = 1,17$ и $1,06$). Гнезда располагались как в скоплениях, так и поодиночке. В первой декаде июля 2022 года по сравнению с 2021 годом гнезда из окрестностей пос. Варварино располагались в среднем дальше друг от друга (тест Манна-Уитни $U = 142$; $p = 0,028$) (табл. 2). На разных стадиях сезонного развития семей ос, как в 2021, так и в 2022 году обнаружены статистически значимые различия в структуре поселений. Так, в окрестностях пос. Варварино резко уменьшались число и доля первичных семей в конце июля и в августе по сравнению с началом июля (рис. 3), а возрастала доля вторичных, что связано с повышением активности хищников ($\chi^2 = 28,4$; $df = 2$; $p < 0,001$ и $\chi^2 = 23,7$; $df = 2$; $p < 0,001$, по годам соответственно). В 2022 году, по сравнению с 2021 годом, некоторые скопления резко уменьшались по числу гнезд, а другие – увеличивались. В отдельных местообитаниях в 2022 году осы вообще не загнездились, но отмечено появление новых скоплений.

Осиный веерокрыл *X. vesparum* на осмотренных имаго самок ($N = 126$) и самцов ($N = 82$) не отмечен. Однако на осмотренных имаго *P. nimpha* обнаружены гетероморфные дейтонимфы клеща *S. connivens*. Доля зараженных клещом имаго, личинок и куколок, взятых в общей совокупности (экстенсивность инвазии), и число их на зараженных особях (интенсивность инвазии) составили в 2021 году 14,8 % (17 из 115) и 1 [1; 2] [1; 5].

При осмотре гнезд как в 2021, так и в 2022 году не были найдены крышечки паразитоида *E. schmitti*.

Таблица 2

Специфика гнездования и заражения семей *Polistes nimpha* паразитоидом *Latibulus argiolus*
в Хоперском заповеднике

Параметры	2021 г.	2022 г.	Тест Манна- Уитни
Погодно-климатические условия: температура воздуха, °C			
Температура воздуха в среднем за календарную зиму	–6,8	–3,7	
Сумма отрицательных минимальных температур за календарную зиму	–691,6	–958,1	
Среднесуточная температура 1-й декады мая	12,6	9,1	
Среднесуточная температура 2-й декады мая	18,1	12,0	
Высота прикрепления гнезда к растениям, см			
<i>Galium verum</i>	13,8 [11; 21] [6; 57] N = 18	6 [5; 8] [3; 25] N = 19	*
<i>Artemisia marschalliana</i>	19 [11; 25] [8; 39] N = 11	6 [4; 10] [3; 80] N = 50	**
Травянистые растения в целом	14 [10; 21] [6; 74] N = 54	6 [4,5; 10] [4; 80] N = 81	***
Распределение гнезд в скоплениях 10×10 м			
Дистанции между гнездами, см	111 [77; 184] [30; 416] N = 34	170 [112; 504] [50; 910] N = 52	*
Число гнезд	2 [1; 2] [1; 9] N = 13	3,5 [2; 5,5] [1; 8] N = 12	NS
Расстояние от гнезда с <i>L. argiolus</i> 2-й генерации к ближайшему соседу	83 [35; 145] [30; 145] N = 7	300 [150; 580] [60; 910] N = 11	**
Число ячеек в гнезде с <i>L. argiolus</i> 2-й генерации	5 [2; 7] [1; 10] N = 8	2,5 [1; 3,5] [1; 8] N = 19	NS

Примечание к таблице: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; NS – статистически незначимые различия.
N – размер выборки.

В 12 (19,1 %, из 63) гнездах в 2021 году и в 32 (20,5 %, из 156) в 2022 году обнаружены следы заражения куколок хозяина самками 1-й и 2-й генераций ихневмонида *L. argiolus* (различия между годами по экстенсивности заражения не найдены: $\chi^2 = 0,06$, $df = 2$; $p > 0,05$).

Типы гнезд *Polistes nimpha* и особенности их заражения паразитоидом *Latibulus argiolus* в Хоперском природном заповеднике

Первичные гнезда. В конце июня – первой декаде июля 2021 года в окрестностях пос. Варварино были найдены 11 (22,9 %, из 48 первичных) гнезд осы-хозяина, зараженных паразитоидом *L. argiolus*, из которых 6 были заражены его 1-й генерацией, 3 – 2-й, а 2 гнезда имели как признаки заражения 1-й (остатки оболочки летних коконов), так и 2-й (зимние коконы) генераций. В 1-й декаде июля 2022 года в этом же поселении было обнаружено 21 (26,3 %, из 80 первичных) гнездо, зараженное 1-й генерацией *L. argiolus*. Однако гнезд,

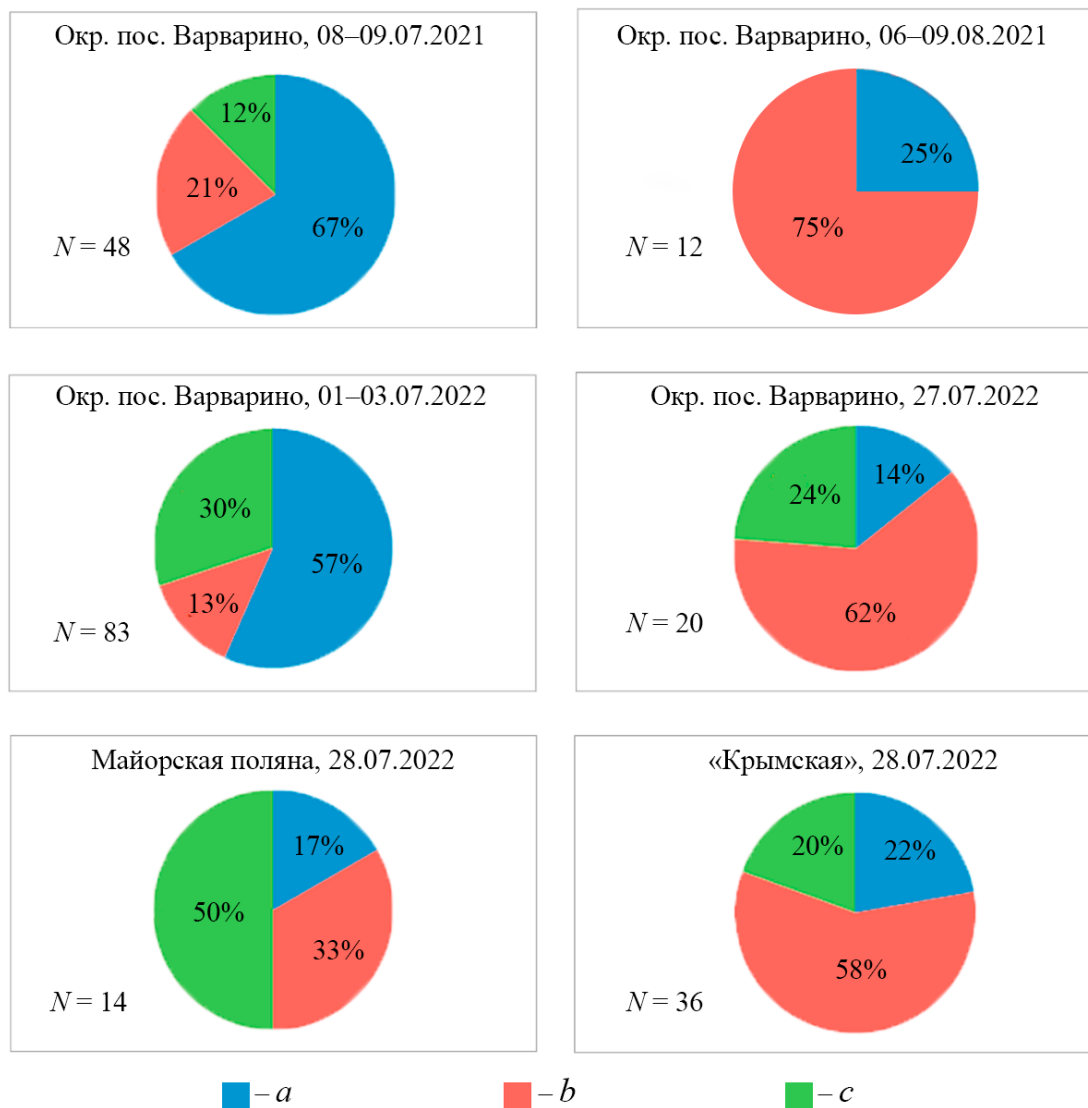


Рис. 3. Категории гнезд и семей *Polistes nimpha* в локальных поселениях Хоперского заповедника и его окрестностей, описанные на разных этапах сезонного развития в 2021 и 2022 годах

Гнезда: первичное (a), вторичное (b), брошенное (c). N – число гнезд.

зараженных 2-й генерацией, в этом периоде сезонного развития обнаружено не было. По доле первичных семей, зараженных в разные годы различия не найдены: $\chi^2 = 0,18$, $df = 1$, $p > 0,05$. По интенсивности заражения личинок хозяина 1-й генерацией *L. argiolus* семьи в разные годы также не различались (тест Манна-Уитни $U = 69,5$; $p = 0,09$) (табл. 2).

В одном гнезде в 2021 году три ячейки со следами паразитоида 2-й генерации располагались над стебельком, а, как известно, именно в них выращивается первая когорта рабочих (Русина, 2006). В значительной части семей (7 из 8) заражение куколок хозяина 1-й генерации паразитоида *L. argiolus* происходило после выхода рабочих, поскольку ячейки с зараженным расплодом располагались по периферии гнезда. В 2022 году из-за холодной весны гнездование началось позднее (табл. 2), но заражение куколок хозяина 1-й генерации *L. argiolus* в окрестностях пос. Варварино происходило, по-видимому, в те же сроки. Зараженными оказались семьи, как до выхода рабочих ($N = 7$), так и после их появления ($N = 12$). Таких гнезд, зараженных до выхода рабочих, в 1-й декаде июля 2022 года найдено 7. Для

семей, зараженных до выхода рабочих, были характерны гнезда маленьких размеров (29–51 ячеей), несмотря на присутствие самки-основательницы. Паразитоиды локализовались в центральных ячейках и поражали личинок, которые должны были дать первую когорту рабочих.

Интересно, что 12.07.21 года в двух гнездах со смешанным заражением рядом с ячейками, в которых находились еще не отродившиеся имаго 2-й генерации наездника, располагались зимние коконы их 1-й генерации следующего года. Отрождение паразитоидов 2-й генерации из двух гнезд наблюдали в лаборатории 24 июля (3 особи), 25 июля и 27 июля (по 1 особи) 2021 года.

На поляне возле озера Майорское 28.07.2022 были найдены 5 гнезд, имевших признаки заражения куколок хозяина *L. argiolus* (4 из них – со смешанным заражением, а одно – только 1-й генерацией). Гнезд, зараженных 1-й и 2-й генерациями *L. argiolus* в охранной зоне площадки «Крымская», 30.07.2022 не обнаружили.

В целом, в 2021–2022 годах ячейки со следами пребывания паразитоида были найдены не только в успешных первичных семьях ($N = 6$ и 20 по годам соответственно), но также среди брошенных (по-видимому, из-за гибели самки-основательницы) ($N = 2$ и 5) или в гнездах, разоренных хищниками ($N = 3$ и 4).

Причины гибели семей в некоторых случаях удалось установить, а в других о ней судили по косвенным признакам. Так, 29.06.21 в 10:23 наблюдали, как шершень *Vespa crabro* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Vespidae) выедал часть расплода в центре гнезда, оставляя поврежденные ячейки. Это гнездо, насчитывающее 108 ячеей, 6 из которых имели следы заражения 1-й генерацией *L. argiolus*, и 18 мекониев, было покинуто рабочими, а в дальнейшем они основали неподалеку новую семью. В целом обнаружено три брошенных из-за *V. crabro* гнезда в 2021 и два – в 2022 году (рис. 4 а). Эти гнезда пострадали от хищничества шершня в 2021 году после выхода рабочих, поскольку насчитывали: 43, 65 и 68 ячеей (в сотах насчитали 6, 9 и 12 мекониев), а в 2022 году одно гнездо из 23 ячеей (0 мекониев) было повреждено до выхода рабочих, а второе 35 ячеей (9 мекониев) – после их появления.

Среди основных беспозвоночных хищников у ос-полистов указываются также муравьи (Русина, 2010). В 2021 году в окрестностях пос. Варварино 10 июля наблюдали нападение муравьев *Lasius* sp. (Hymenoptera, Formicidae) на гнездо, прикрепленное к *G. verum*. Само гнездо осталось нетронутым, но расплод был полностью разграблен. Интересно, что за день до нападения из этого гнезда выпал в грунт зимний кокон паразитоида. Выпадение коконов, которым предстояло перезимовать, было отмечено еще для трех гнезд хозяина в 2021 году. Нападение муравьев *Myrmica scabrinodis* Nylander, 1846, *M. lobicornis* Nylander, 1846 и *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) на три первичные семьи *P. nimpha* наблюдали также 10, 12 и 13 июля 2022 года. Одно из этих гнезд лежало на поверхности земли, поскольку стебель *G. verum* был обломлен, другое же, также прикрепленное к *G. verum*, было заражено 1-й генерацией *L. argiolus*. Нападение муравья *T. caespitum* на лежащее на земле гнездо, которое насчитывало около 70 ячеей, в которых еще имелся расплод, а в одной ячейке был зимний кокон, было отмечено 1.08.2022.

Среди 5 брошенных гнезд в 2022 году со следами заражения семей 1-й генерацией *L. argiolus* два лежали на земле, а три были прикреплены к растениям *G. verum* и *A. marschalliana*. Возможно, что и эти семьи пострадали ранее от нападения муравьев.

Отметим, что в последней декаде июля и первой декаде августа в 2021 и 2022 годах многие первичные гнезда, включая 11 зараженных паразитоидом в 2021 и 19 – в 2022 году, исчезли после нападения птиц и млекопитающих. Только остатки некоторых гнезд были обнаружены неподалеку (рис. 4 б). Подобные воздействия беспозвоночных и позвоночных хищников были описаны и в других популяциях этого и других видов ос-полистов (Русина, 2006, 2010).

Вторичные семьи. Только в одном вторичном гнезде обнаружены 8.08.21 два зимних кокона *L. argiolus*.

Функциональная и численная реакции *Latibulus argiolus*

При изучении реакций паразитоида на распределение семей хозяина возникает необходимость оценки численности и поведенческой активности, как первого, так и второго.

Так, для проверки предположения о связи зараженности семьи с плотностью гнездования мы проанализировали различия в экстенсивности и интенсивности заражения паразитоидами семей, обнаруженных в скоплениях и поодиночке. По данным, собранным в 1-й половине

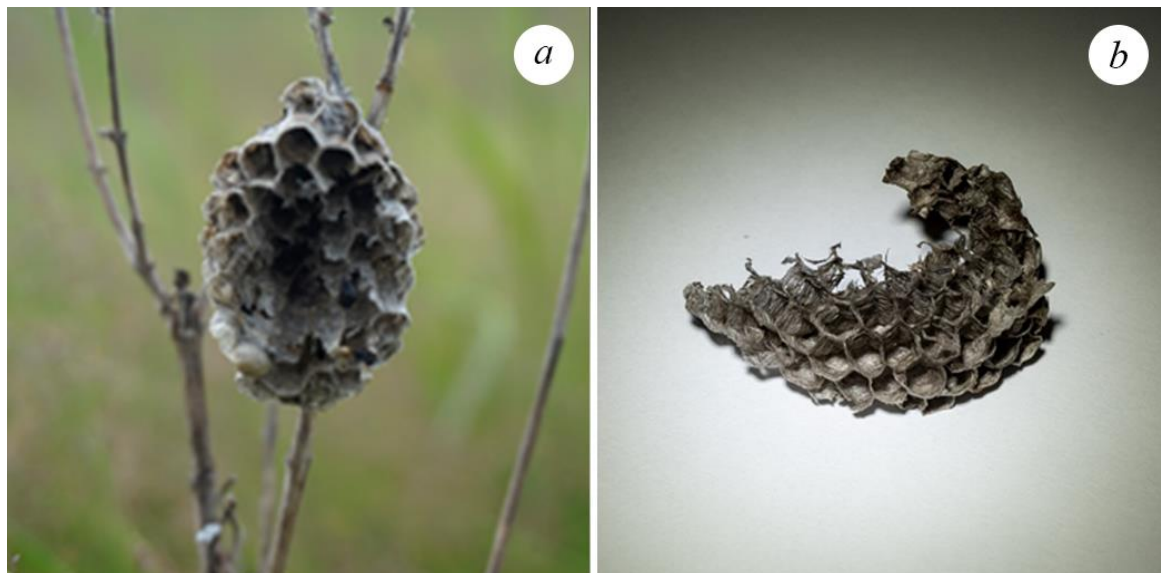


Рис. 4. Следы нападения *Vespa crabro* (a) и позвоночных хищников (b)
(фото А. И. Русина (a) и А. П. Моргачева (b))

июля 2021 года, гнезда в скоплениях не были заражены 1-й генерацией паразитоида чаще, чем одиночные ($\chi^2 = 1,52$; $df = 1$; $p > 0,05$), однако в семьях хозяина из скоплений отмечали высокую частоту проявления специфического защитного поведения. Так, днем, обнаружив самку *L. argiolus* 2-й генерации, приближающуюся к гнезду или даже запрыгнувшую в него, рабочие *P. nimpha* начинали быстро перемещаться по соту, расставив крылья, задевая ими края ячеек и производя при этом особый звук, что активировало других членов семьи на защиту. Такое же поведение отмечено в двух гнездах из скопления на склонах смотровой площадки «Крымская» 30.07.2022, гнездившихся на расстоянии 1,2 м друг от друга. Возле одного из них была отмечена самка *L. argiolus* 2-й генерации, совершавшая попытки проникнуть в гнездо.

По нашим наблюдениям самки 2-й генерации паразитоида подолгу ожидали неподалеку от гнезда прекращения активности ос, а их безрезультатные попытки проникнуть в гнездо были отмечены не только днем, но и вечером (например, 12.07.2021 в 20:12). Успешное проникновение и откладку яиц *L. argiolus* 2-й генерации зарегистрировали в 7 семьях с 4:50 до 6:11 5–10.07.2021 и в одной семье 27.07.2022 в 5:17. Возле одного гнезда при этом могло находиться 1–3 самки паразитоида; они его заражали по очереди или одновременно. Так, две самки одновременно откладывали яйца 6.07.2021 в 4:50 утра. Кроме того, было отмечено, что одна и та же самка *L. argiolus* последовательно откладывала яйца в двух гнездах.

По данным 1 декады июля 2022 года семьи, зараженные 1-й генерацией *L. argiolus* (взяты в общей совокупности), и незараженные не различались по размерам. Однако, в этом периоде сезонного развития, как показал однофакторный анализ (тест Крускала-Уоллиса), семьи, зараженные после выхода рабочих, были больше по размерам, чем зараженные до выхода рабочих (рис. 5 a и b), и чем незараженные (рис. 5 b и c). Семьи, зараженные до выхода рабочих, имели больше ячеек с *L. argiolus*, чем зараженные после их появления: 3 [3; 5] [3; 5]

и 1 [1; 3] [1; 5], соответственно – тест Манна-Уитни $U = 13,5$; $p < 0,05$. Кроме того эти 2 выборки различались по доле ячеек в гнезде с зараженным расплодом: 6,5 [6,1; 9,8] [6,1; 10,6] и 1,9 [1,4; 3,9] [1; 7] – тест Манна-Уитни $U = 6,0$; $p < 0,01$.

Паразитоиды 2-й генерации, по данным наблюдений в двух скоплениях, проведенных в 1 декаде июля 2021 года, откладывали свои яйца в более крупные гнезда по числу ячеек и числу куколок (рис. 6 а, б). На этом этапе развития семьи, зараженные 1-й генерацией паразитоида, уступали по числу ячеек, незараженным (рис. 6а).

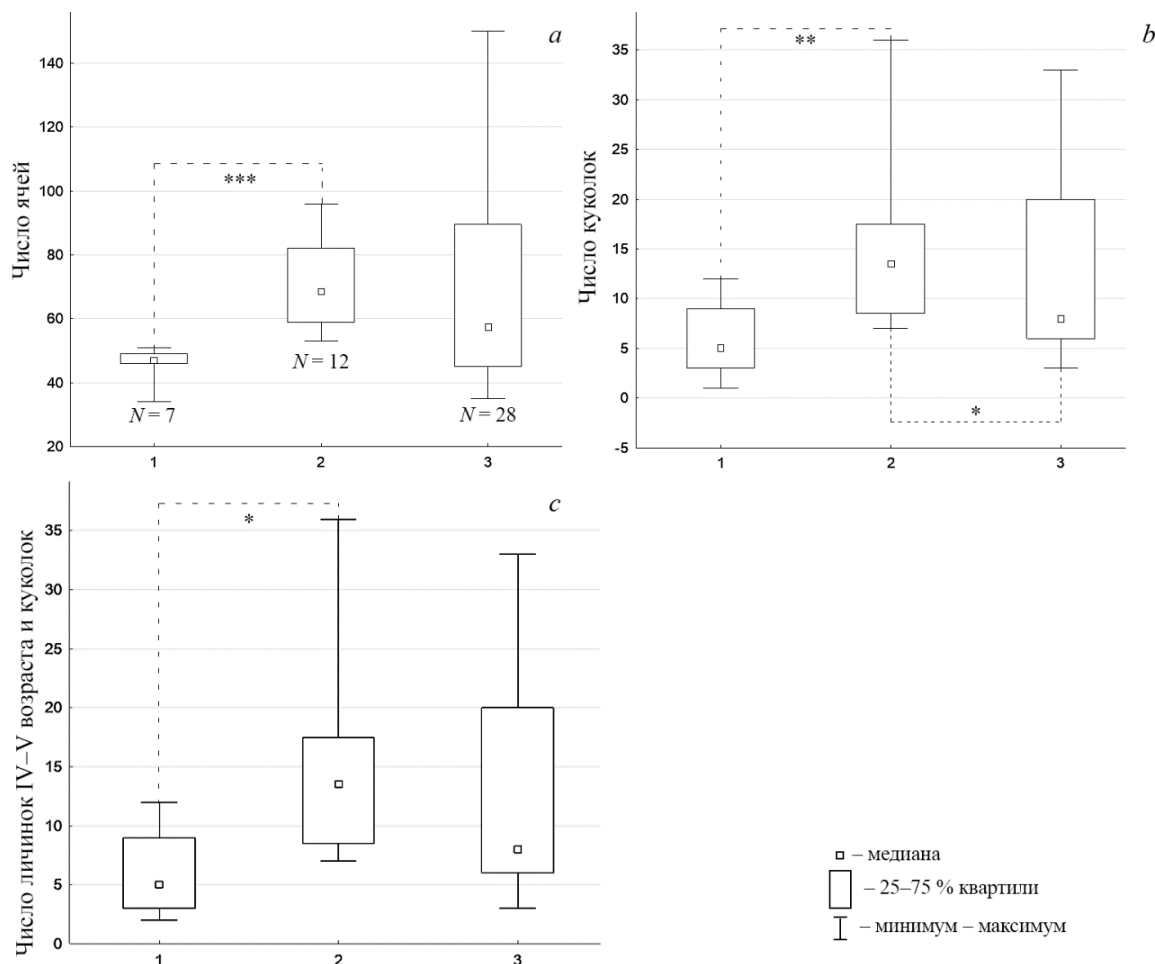


Рис. 5. Размеры семей *Polistes nimpha* в 2022 году из окрестностей пос. Варварино, зараженных *Latibulus argiolus* до (1) и после (2) выхода рабочих и незараженных (3) Попарное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$. N – число гнезд.

В 2022 году обнаружена отрицательная корреляция как между числом, так и долей зараженных личинок 1-й генерацией и размерами гнезд (для числа ячеек: коэффициент Тау Кендалла $\tau = -0,34$; $p < 0,05$ и $\tau = -0,57$; $p < 0,001$; для числа куколок: $\tau = -0,24$; $p = 0,168$ и $\tau = -0,39$; $p < 0,05$). Однако, статистически значимых корреляций не выявлено между зараженностью семьи *L. argiolus* и расстоянием от зараженных семей до ближайших соседей, а также долей зараженных семей в скоплении (соответственно, для 1-й генерации в 2022 году: $r_s = 0,21$; $p > 0,05$ и $r_s = 0,15$; $p > 0,05$; для 2-й генерации в 2021 году: $r_s = -0,004$; $p > 0,05$ и $r_s = 0,33$; $p = 0,08$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственная структура поселений осы *P. nimpha* на территории Хоперского заповедника формируется в первую очередь под влиянием необходимых для гнездования биотопов растительных сообществ.

Места локализации внутрипопуляционных группировок, также как и численность гнезд в них, были в изучаемый период подвержены значительным сезонным и годовым колебаниям. Так, в 2022 году по сравнению с 2021 годом численность гнезд в отдельных скоплениях резко уменьшалась, а в других – увеличивалась. При этом в отдельных местообитаниях осы

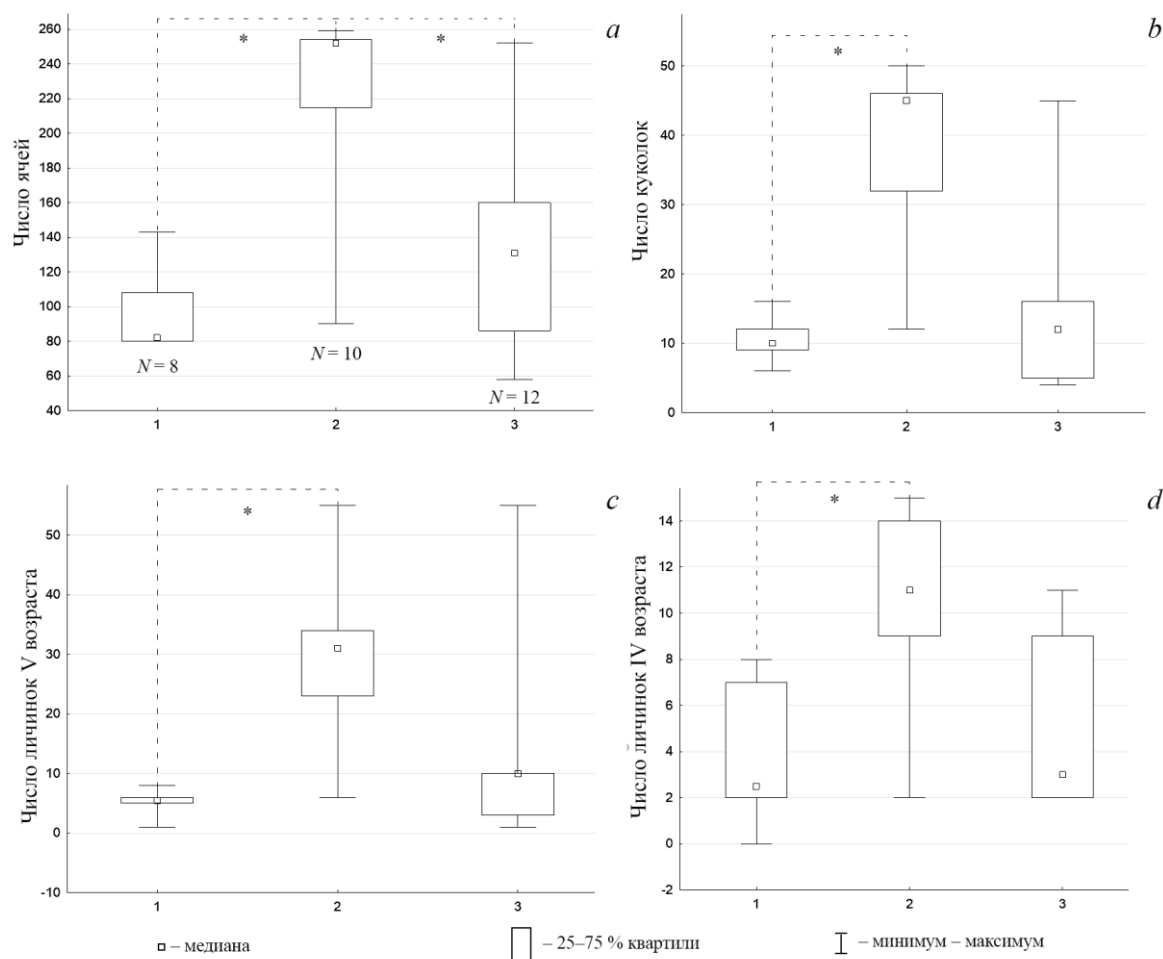


Рис. 6. Размеры семей *Polistes nimpha* в окрестностях пос. Варварино в 2021 году. На горизонтальной шкале: 1 – семьи, зараженные 1-й генерацией *Latibulus argiolus*; 2 – семьи, зараженные 2-й генерацией *L. argiolus*; 3 – незараженные семьи. Попарное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0,05$. N – число гнезд.

перестали гнездиться, но появились новые скопления в иных местах. Сходные процессы были отмечены и в других частях ареала как у изучаемого *P. nimpha*, например, на территории Луганского природного заповедника (ЛПЗ), в урочище «Вакаловщина» Сумской обл., так и у других изученных в этом отношении *P. dominula* (Christ, 1791) и *P. mongolicus* du Buisson, 1911 (Черноморский биосферный заповедник (ЧБЗ), ЛПЗ, окрестности Херсона и Луганска) (Русина, 2006, 2008–2012; Русина, Шиян-Глотова, 2007; Русина и др., 2010; Русина, Орлова, 2011).

В нашем исследовании показано, что агрегированное распределение гнездящихся на растениях семей *P. nimpha* (по данным, собранным после выхода рабочих) к концу сезона сменяется в результате воздействия хищников на случайное. При этом отмечается частичная или всеобщая гибель семей от хищников в отдельных местообитаниях, а их повышенная выживаемость в других (более защищенных или не обнаруженных хищниками) стациях приводит к увеличению количества личинок и куколок хозяина в ходе сезонного роста гнезд и заражению их рано утром самками 2-й генерации *L. argiolus*, проявляющих там функциональную реакцию. Необходимо отметить, что в этой популяции вида хозяина отмечены частые случаи выпадения из его гнезд зимних коконов паразитоида 1-й генерации следующего года и их зарывание в грунт. Распределение зараженных ими гнезд в случае успешной их зимовки в дальнейшем может быть и агрегированным, и случайным. Сходные процессы наблюдали в Провальской степи ЛПЗ (Русина, 2011а). Это тот динамический фон, который постоянно меняет соотношение численности хозяина и паразитоидов. Моделирование процесса десинхронизации взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина и влияния этого процесса на плотность популяции хозяина выполнено Годфреем с соавторами (Godfray et al., 1994). Поведенческая реакция у анализируемого вида паразитоида на плотность гнезд и размеры семей хозяина проявляется в различных ее диапазонах. Отмеченный выбор наиболее крупных семей хозяина самками паразитоидов как 1-й (2022 г.), так и 2-й (2021 г.) генерацией, можно рассматривать как проявление поведенческой (функциональной) реакции на плотность пищевого пятна (число личинок в гнезде, пригодных для заражения). Такая же реакция обнаружена у 1-й генерации *L. argiolus* при гнездовании хозяина на растениях: *P. nimpha* в ЛПЗ и *P. mongolicus* в окрестностях Херсона (Русина, Богуцкий, 2009; Русина и др., 2016). Кроме того, при увеличении плотности гнездования *P. dominula* в укрытиях, где расстояние между соседними гнездами оказывается подчас в десятки раз меньшим, чем при гнездовании на растениях, показано увеличение как доли зараженных семей, так и доли зараженного расплода (Русина, 2008). Последнее может служить показателем усиления деятельности паразитоидов в местах скопления гнезд. Однако, регуляция имеет место, если отмечается зависимость доли зараженных хозяев от их плотности (Викторов, 1976; Hassell, 2000; Русина, 2012). Такая корреляция (отрицательная) числа и доли зараженных личинок и размеров гнезд показана в Хоперском заповеднике лишь для 1-й генерации *L. argiolus* в 2022 году (по результатам анализа семей хозяина в конце июня), и связана она была с более поздним гнездованием *P. nimpha*. Различия в размерах семей, зараженных до и после выхода рабочих, несомненно, указывают на некую модификацию паразитоидом численности популяции осы-хозяина. При этом доля зараженных семей в оба года была невысока.

Сходное явление было отмечено холодной весной 2007 года (при анализе взаимоотношений *L. argiolus* с осой *P. nimpha*) на территории ЛПЗ (Русина, 2011а). Холодная весна 2004 года на территории ЧБЗ также привела к сдвигу начала гнездования (и последующих фаз) на более поздние сроки у *P. dominula* (Русина, 2008). Однако, до выхода рабочих семьи были существенно заражены лишь *E. schmitti*, для которого показан агрегированный тип распределения, а не *L. argiolus* со случайным типом распределения (Русина, 2008). К заражению семьи до выхода рабочих могут приводить не только специфические погодные условия в период основания семьи, но и высокая плотность гнездования хозяина и высокая численность паразитоида (Makino, Sayama, 1994; Русина, 2012). Так, в ЛПЗ 68 % семей *P. nimpha* гнездится на кустарниках *Caragana frutex* L. и *Amegdalus nana* L., где отмечается более высокая выживаемость семей хозяина и, следовательно, паразитоида; при этом на отдельных участках встречается до 60 семей на 100 м². Доля зараженных семей ос 1-й генерацией *L. argiolus* достигала в Стрельцовой степи 68,2 % (Русина, Богуцкий, 2009). По данным 3-х скоплений Стрельцовой степи и 2-х Провальской степи обнаружено, чем ближе располагались гнезда в скоплениях, тем сильнее они были заражены до выхода рабочих. Вместе с тем необходимо отметить, что более точная оценка роли функциональной и численной реакций паразитоида требует выяснения, сколько самок паразитоида участвует в заражении одной семьи.

Можно предположить, что наблюдаемое перераспределение *L. argiolus* в зависимости от скученности хозяев связано с особенностями его репродуктивного поведения и защитного поведения у хозяев или зараженности их семей паразитами. Этот синовигенный паразитоид, как и другие виды рода *Latibulus* Gistel, 1848 (Makino, 1989), нуждается в дополнительном питании, а зараженность хозяев ограничена тем, что за определенный отрезок времени самка *L. argiolus* способна отложить лишь созревшую часть яиц даже при постоянном наличии в гнезде пригодных личинок.

Защитное поведение уже было описано у *P. exclamans* Viereck, 1906 по отношению к *Chalcoela iphitalis* (Walker, 1859) (Lepidoptera, Crambidae) (Strassmann, 1981) и к *Elasmus polistis* (Burks, 1971) (Hymenoptera, Eulophidae) (Lutz et al., 1984), у *P. riparius* Sk.Yamane & Soi.Yam., 1987 по отношению к *Latibulus* sp. (Makino, 1989), у *P. snelleni* (de Saussure, 1862) – к *E. japonicus* Ashmead, 1904 (Makino, Sayama, 1994), у трех видов ос-полистов Нижнего Приднестровья к *L. argiolus* (Русина, 2006). Вместе с тем, защитное поведение по отношению к этому виду паразитоида не отмечено у *P. albellus* Giordani Soika, 1976, гнездящегося вместе с *P. nimpha* на растениях в разнообразных локальных поселениях Мещерской низменности (Косякова и др., 2021). Интересно, что успешное заражение семей ос при их гнездовании на растениях наблюдали у *P. albellus* днем, у *P. dominula* и *P. mongolica* в ЧБЗ – в вечернее и ночное время, а у *P. nimpha* (результаты данного исследования) это происходило ранним утром.

Зараженность имаго *P. nimpha* *S. connivens* была не высока и сопоставима с показателями клещевой инвазии у этого вида в Сумской обл. и в ЛПЗ (Русина, Орлова, 2011). Как показано в ранее проведенных экспериментах, паразитоид *L. argiolus*, в отличие от *E. schmitti*, не проявляет поведенческие реакции избегания семей, сильно зараженных клещом или зараженных другим видом паразитоида (Русина, 2011б; Русина и др., 2015).

В целом, наличие разных по составу, структуре и устойчивости поселений способствует поддержанию оптимальной численности ос на территории и выживанию в неблагоприятные годы. При этом, важной составляющей стабильного сосуществования популяций паразитоида и хозяина могут быть годовые флуктуации в синхронизации их жизненных циклов (Briggs, Hoopes, 2004).

Таким образом, мы наблюдаем достаточно большое разнообразие состояний системы взаимодействующих популяций паразитоидов и осы-полиста. Эти состояния могут рассматриваться как варианты, специфичные для разных биоценотических и географических условий обитания, а также могут быть разными фазами динамики взаимодействующих популяций. Вопрос о том, как соотносится с уровнем воздействия энтомофагов (Statt, 1976, 1978) выраженность миграционных процессов и особенностей жизненного цикла, как у ресоциальных ос, так и у их паразитоидов, требует дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ пространственно-временной организации взаимоотношений паразитоида *Latibulus argiolus* с осой хозяином *Polistes nimpha* дал следующее результаты:

1. При гнездовании хозяина открыто на растениях встречаемость *L. argiolus* как в 2021, так и в 2022 году оказалась сходной и составила 19–20 %. Распределение *L. argiolus* в этих условиях не зависит от характера распределения гнезд хозяина.

2. Корреляция между зараженностью семей *L. argiolus* и продуктивностью семей *P. nimpha* была отмечена только в 2022 году. При зараженности ячей в гнезде свыше 6 % продуктивность семей значительно снижается. Такая высокая зараженность семьи отмечается при раннем (до выхода рабочих) проникновении паразитоида в гнездо. При этом проявлению регулирующего эффекта паразитоида могли способствовать погодно-климатические условия периода основания семей.

3. Паразитоиды 1-й и 2-й генераций проявляли функциональную реакцию, заражая более крупные семьи. Наблюдаемая в природе поведенческая реакция у *L. argiolus* 2-й генерации

обусловлена также действием агрегативного компонента, поскольку выбор для заражения крупных семей отмечался в местах относительного обилия паразитоида.

4. Множественность факторов (погода, биологические особенности паразитоидов и хозяина, воздействие беспозвоночных и позвоночных хищников, зараженность клещом и др.) делают систему взаимодействия паразитод-хозяин сложноорганизованной, динамичной и трудно предсказуемой. Одним из факторов стабильного сосуществования популяций паразитоида и хозяина могут быть сезонные и многолетние флуктуации в синхронизации их жизненных циклов.

Благодарности. Выражаем глубокую признательность дирекции и сотрудникам Хоперского природного заповедника за предоставленную возможность и содействие в проведении исследования, а также А. П. Моргачеву, Е. А. Моргачевой, У. А. Куликовой и А. С. Скворцову за активное участие в поиске гнезд и наблюдениях. Искренне благодарим Е. С. Нескрябину за помощь в определении растений, Е. Б. Федосееву за определение муравьев, С. Я. Резника, С. А. Белокобыльского и С. П. Иванова за ценные замечания при обсуждении результатов и работе над рукописью.

Список литературы

- Викторов Г. А. Экология паразитов-энтомофагов. – М.: Наука, 1976. – 152 с.
- Бирюков В. И. 2010. Погодно-климатическая характеристика Хопёрского заповедника // Проблемы мониторинга природных процессов на особо охраняемых природных территориях (Материалы международной научно-практической конференции, посвящённой 75-летию Хопёрского государственного природного заповедника). – Воронеж: ВГПУ, 2010. – С. 24–26.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. – М.: Практика, 1999. – 459 с.
- Косякова А. Ю., Гилев А. В., Ноймейер Р. П., Русина Л. Ю. Фенотипическая изменчивость осы *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera, Vespidae) // Энтомологическое обозрение. – 2021. – Т. 100, № 4. – С. 728–754.
- Русина Л. Ю. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. // Херсон: Издательство Херсонского государственного университета, 2006. – 200 с.
- Русина Л. Ю. Реакция паразитоидов бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) на распределение хозяина // Энтомологическое обозрение. – 2008. – Т. 87, № 3. – С. 514–536.
- Русина Л. Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Русского энтомологического общества. – 2009. – Т. 79. – С. 1–217.
- Русина Л. Ю. Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев Hymenoptera, Formicidae и ос-полистин Hymenoptera, Vespidae // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 12. – С. 1520–1530.
- Русина Л. Ю. Пространственно-временные аспекты взаимоотношений паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) с ресоциальной осой-хозяином *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Зоологического института РАН. – 2011а. – Т. 315, № 1. – С. 53–62.
- Русина Л. Ю. Дискриминационная способность паразитоидов *Elasmus schmitti* (Hymenoptera, Eulophidae) и *Latibulus argiolus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) из семей ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Зоологический журнал. – 2011б. – Т. 90, вып. 10. – С. 1197–1203.
- Русина Л. Ю. Роль паразитоидов в регуляции численности популяции ос-полистов Hymenoptera, Vespidae: Polistinae // Энтомологическое обозрение. – 2012. – Т. 91, № 4. – С. 691–703.
- Русина Л. Ю., Богущий М. П. Осы-полисты Луганского природного заповедника // Рослинний і тваринний світ та його охорона. Наукові праці Луганського природного заповідника. – 2009. – Вип. 1 (присвячений 40-річчю ювілею Луганського природного заповідника). – С. 164–177.
- Русина Л. Ю., Богущий М. П., Русин И. Ю., Рева А. В., Орлова Е. С. Численная реакция первой генерации *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) в поселениях хозяев *Polistes nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae) // Евразийский энтомологический журнал. – 2016. – Вып. 15, № 1. – С. 116–122.
- Русина, Л. Ю., Орлова К. С. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц *Polistes nimpha* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) с характером их зараженности в личиночном состоянии клещом *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) // Энтомологическое обозрение. – 2011. – Т. 90, вып. 2. – С. 34–40.
- Русина Л. Ю., Орлова К. С., Говорун А. В. Фенотипическая структура популяции осы *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) на территории урочища Вакаловщина Сумской обл. // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2010. – Вып. 14. – С. 151–161.
- Русина Л. Ю., Орлова К. С., Фирман Л. А. Реакция паразитоидов социальной осы *Polistes dominula* (Christ, 1791) на клещевую инвазию хозяина // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2015. – Вып. 11, № 1. – С. 85–89.

- Русина Л., Шиян-Глотова А. Осы-полисты в окрестностях г. Луганска // Природничий альманах. – 2007. – Вип 9. – С. 154–164.
- Хорхордин Е. Г. Основные концепции и подходы к изучению реакций энтомофагов на плотность вредителей // Успехи современной биологии. – 1977. – Т. 84, № 2. – С. 305–314.
- Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. – Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1988. – 192 с.
- Briggs C. J., Hoopes M. F. Stabilizing effects in spatial parasitoid-host and predator-prey models: a review // Theoretical Population Biology. – 2004. – Vol. 65. – P. 299–315.
- Bouwma A. M., Bouwma P. E., Nordheim E. V., Jeanne R. L. Founding swarms in a tropical social wasp: adult mortality, emigration distance, and swarm size // Journal of Insect Behavior. – 2003a. – V. 16, N 3. – P. 439–452.
- Chadab R., Rettenmeyer C. W. Comparative behavior of social wasps when attacked by army ants or other predators and parasites // Proc. 9th. Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects. – 1982. – P. 270–274.
- Clark P. J., Evans F. C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations // Ecology. – 1954. – Vol. 35, N 4. – P. 445–453.
- Comins H. N., Hassel M. P., May R. M. The spatial dynamics of host parasitoids system // Journal of Animal Ecology. – 1992. – Vol. 61. – P. 735–748.
- Godfray H. C. J., Hassell M. P., Holt R. D. The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts // Journal of Animal Ecology. – 1994. – Vol. 63. – P. 1–10.
- Gumovsky A., Rusina L., Firman L. Bionomics, morphological and molecular characterisation of *Elasmus schmitti* and *Baryscapus elasmii* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae), parasitoids associated with a paper wasp, *Polistes dominulus* (Vespoidea, Vespidae) // Entomological Science. – 2007. – Vol. 10. – P. 21–34.
- Hassell M. P. Evaluation of parasite and predator responses // Journal of Animal Ecology. – 1966. – Vol. 35, N 1. – P. 35–75.
- Hassell M. P. Host–parasitoid population dynamics // Journal of Animal Ecology. – 2000. – Vol. 69. – P. 534–566.
- Hassell M. P., May R. M. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability // Journal of Animal Ecology. – 1974. – Vol. 43. – P. 567–594.
- Hassell M. P., Waage J. K. Host–parasitoid population interactions // Annual Review of Entomology. – 1984. – Vol. 29. – P. 89–114.
- Lloyd M. Mean crowding // Journal of Animal Ecology. – 1967. – Vol. 36. – P. 1–30.
- Luchetti D. Note su *Latibulus argiolus* parassitoide di alcune specie di *Polistes* // Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia. – 1992. – Vol. 47. – P. 99–102.
- Lutz G. G., Strassmann J. E., Hughes C. R. Nest defense by the social wasps, *Polistes exclamans* and *P. instabilis* (Hymenoptera: Vespidae) against the parasitoid *Elasmus polistis* (Hym.: Chalcidoidea: Eulophidae) // Entomological News. – 1984. – Vol. 95, N 2. – P. 47–50.
- Makino S. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae) // Kontyu. – 1983. – Vol. 51, N 3. – P. 426–434.
- Makino S. Losses of workers and reproductives in colonies of the paper wasp *Polistes riparius* (Hymenoptera, Vespidae) due to the parasitic wasp *Latibulus* sp. // Researches on Population Ecology. – 1989. – Vol. 31, N 1. – P. 1–10.
- Makino S., Sayama K. Bionomics of *Elasmus japonicus* (Hymenoptera, Elasmidae), a parasitoid of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera, Vespidae) // Japanese Journal of Entomology. – 1994. – Vol. 62, N 2. – P. 377–383.
- May R. M., McLean A. R. Theoretical ecology: Principles and applications. – Oxford: Oxford University Press, 2007. – 257 p.
- Ruberson J. R., Tauber M. J., Tauber C. A., Gollands B. Parasitization by *Edovum puttleri* (Hymenoptera: Eulopidae) in relation to host density in the field // Ecological Entomology. – 1991. – Vol. 16. – P. 81–89.
- Solomon M.G. The natural control of animal populations // Journal of Animal Ecology. – 1964. – Vol. 49, N 18. – P. 1–35.
- Starr C. K. Nest reutilization by *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) and possible limitation of multiple foundress associations by parasitoids // Journal of the Kansas Entomological Society. – 1976. – Vol. 49. – P. 142–144.
- Starr C. K. Nest reutilization in North American *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae): two possible selective factors // Journal of the Kansas Entomological Society. – 1978. – Vol. 51, N 3. – P. 394–397.
- Strassmann J. E. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp *Polistes exclamans* // Ecology. – 1981. – Vol. 62, N 5. – P. 1225–1233.

Rusina L. Yu., Rusin A. I., Lukashuk E. V., Egunova O. E. Reaction of the parasitoid *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Ichneumonidae) to nesting peculiarities of the host *Polistes nimpha* (Christ, 1791) (Vespidae) in Khopyor Nature Reserve // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 98–113.

The role of invertebrates (*Latibulus argiolus*, ants and hornet *Vespa crabro*) and vertebrate entomophages as factors of mortality of brood and colonies of the social wasp *Polistes nimpha* was estimated in the territory of Khopyor Nature Reserve and in its vicinity in 2021–2022. In different years the occurrence of *L. argiolus* parasitoids in the host's nests was similar and amounted to 19–20%. According to observations, parasitoids waited for a long time near the nest of *P. nimpha* when the wasps activity and their protective behavior ceased. Successful infestations of *P. nimpha* colonies took place in early morning. There could be 1–3 female parasitoids near one nest; they infested it in turn or simultaneously. *L. argiolus* females of the 1st and 2nd generations showed a behavioural response, distributing in areas depending on the size of nests of host wasp colonies. The factor of host population density turns out to be mediated not only by uneven pace of colony development and their spatial location, but also by temporary (seasonal) aspects of their development. Low density of the host population, at which the parasitoid regulates the wasp abundance, corresponds to the pre-emergence phase of *Polistes* life cycle. In 2022, there was a negative correlation between productivity of *P. nimpha* colonies and their infestation with *L. argiolus*. Modification of the host wasp population by the parasitoid *L. argiolus* resulted from the changes in the host nesting caused by the specific weather conditions in 2022. Moreover, the numerical reaction was observed in places with a high density of host colonies, where favorable conditions for the survival of the 1st and 2nd generations of the parasitoid were formed. One of the factors of stable coexistence of parasitoid and host populations may be annual fluctuations in the synchronization of their life cycles.

Key words: social wasps, parasitoids, Hymenoptera, Ichneumonidae, Vespidae, *Polistes nimpha*, *Latibulus argiolus*, predators, functional and numerical reactions, Khopyor Nature Reserve.

Поступила в редакцию 22.01.23

Принята к печати 17. 02.23

УДК 597.5 : 59.009

Мониторинг состояния серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch из рек Кирпили и Секуа в Северо-Западном Предкавказье

Романова Е. И.

*Кубанский государственный университет
Краснодар, Россия
romanova.med@mail.ru*

Проведено сравнение морфологических и морфо-физиологических показателей серебряного карася из двух рек Северо-Западного Предкавказья – степной реки Кирпили и горной реки Секуа. В качестве морфологических характеристик рассмотрены показатели флуктуирующей асимметрии рыб – количество лучей в грудных и брюшных плавниках и количество чешуй, прободенных отверстиями боковой линии. Анализ показателя ЧАПП (частота асимметричного проявления на признак) свидетельствует о том, что экологическое состояние реки Секуа является критическим, состояние реки Кирпили не так сильно отклонено от нормы. Анализ показателя ЧАПО (частота асимметричного проявления на особь) показывает, что экологическое состояние реки Кирпили улучшается в течение периода с 2017 по 2020 год, а экологическое состояние реки Секуа не меняется в течение этого периода. Также рассмотрены морфофизиологические характеристики серебряного карася – индексы сердца, печени, почек, гонад и кишечника. Размеры индекса печени у серебряных карасей из исследованных рек не различаются весной и летом, но достоверно увеличиваются осенью, что объясняется накоплением гликогена в печени перед зимовкой. Межпопуляционная изменчивость данного признака отсутствует. Индексы сердца и почек не меняются как по сезонам, так и в один сезон у карасей из разных рек, что объясняется постоянством напряжения обмена веществ в организме рыб по сезонам. Индексы гонад у самцов и самок не меняются в течение весны, лета и осени, что свидетельствует о нескольких циклах нереста в условиях рек Северо-Западного Предкавказья.

Ключевые слова: серебряный карась, флуктуирующая асимметрия, индекс органа, Предкавказье.

ВВЕДЕНИЕ

Морфологические и физиологические характеристики относятся к базовым параметрам живых организмов. Экологический стресс, влияя на устойчивость онтогенетического развития особей, часто приводит к изменениям указанных характеристик особей в популяциях. Изучение данных характеристик рыб является актуальным, т.к. дает возможность оценить как их адаптивный потенциал, так и качество воды в реках, где они обитают.

Ранее на серебряном карасе было установлено, что показатели флуктуирующей асимметрии парных плавников рыб скоррелированы с экологическим состоянием водоема (водотока) при формировании у рыб остеологических признаков (Костылева, Пескова, 2011, Костылева, 2012, Пескова, Хорошеньков, 2013).

Новизна данного исследования заключается в том, что параллельно с оценкой отклонения развития рыб от стабильного, проводилась оценка их морфофизиологического статуса – по индексам внутренних органов рыб.

Цель данной работы – мониторинг состояния серебряного карася в степной и горной реках Северо-Западного Предкавказья по морфологическим и морфофизиологическим показателям рыб. Задачами работы было выявить показатели флуктуирующей асимметрии и индексов внутренних органов карасей и на основании полученных данных оценить экологическое состояние рек, в которых были пойманы рыбы. Объект исследования – серебряный карась. Предмет исследования – печень, сердце, почки, гонады, парные плавники, органы боковой линии рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили весной, летом и осенью 2021 года. В качестве объекта исследования был выбран карась серебряный (*Carassius auratus gibelio* Bloch). Для установления видовой принадлежности рыб был использован определитель «Рыбы юго-запада России» (Емтыль, Иваненко, 2002). Облов проводили в реках Секуа и Кирпили. Для ловли материала были использованы поплавочные удилища.

Река Секуа – недлинная горная река с большими перепадами высот по ходу течения. Берет начало на южном склоне горы Пляхо на высоте 618 м н.у.м. Впадает в Черное море между поселками Новомихайловский и Лермонтово. Обловы совершались в 2–3 км от кемпинга «Радужный». Берега обрывистые, поросшие густой травой и камышом. Сбор материала проводился с правого берега. Рядом отсутствуют промышленные предприятия. В данной точке для исследования было выловлено 141 особь, из них 108 самок и 33 самца. Среди них были пойманы особи следующих возрастных групп: 2+, 3+, 4+, 5+.

Река Кирпили – степная река в Краснодарском крае, берёт начало в 7–8 км к северо-западу от станицы Ладожской и течёт по направлению к Азовскому морю. У станицы Медведовской в неё впадает крупная река Кочеты. Река Кирпили протекает по густонаселённой части степной зоны Краснодарского края. Облов был совершен в 5–7 км выше от города Тимашевска. Берега пологие, местами обрывистые, густо поросшие тростником. Из водных растений встречается ряска, роголистник и рдест. Сбор материала проводился с правого берега. В данной точке для исследования было выловлено 153 особи, из них 114 самок и 39 самцов. Среди них были пойманы особи следующих возрастных групп: 2+, 3+, 4+, 5+.

Мы оценивали флуктуирующую асимметрию карповых рыб по стандартным методикам (Методические рекомендации..., 2003). Учёт билатеральных меристических признаков проводили по обеим сторонам тела, рассматривая распределение значений всех признаков справа и слева, а именно: число лучей в грудных плавниках; число лучей в брюшных плавниках; число чешуй в боковой линии.

Нами были использованы следующие показатели флуктуирующей асимметрии: частота асимметричного проявления на признак (ЧАПП) и частота асимметричного проявления на особь (ЧАПО). Показатель ЧАПП характеризует соотношение количества признаков особи с зарегистрированной асимметрией, к количеству изученных признаков. Показатель ЧАПО характеризует соотношение количества особей с зарегистрированным асимметричным признаком, к количеству особей в выборке. Балльную оценку отклонений развития рыб от стабильного (условно нормального) состояния проводили по разработанной ранее шкале с дополнениями для южных регионов, где количество баллов от 1 (наилучшее экологическое состояние водоема) до 5 (критическое экологическое состояние водоема) (Методические рекомендации..., 2003; Хорошеньков, 2013).

Помимо этого, мы оценивали морфо-физиологическое состояние некоторых внутренних органов рыб, таких как сердце, почки, печень, кишечник и гонады (отдельно для самцов и самок). После взвешивания указанных органов, были рассчитаны их индексы в промилле (для сердца, почек, печени, гонад) и в процентах (для кишечника) (Шварц, 1958).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Показатель частоты асимметричного проявления на признак (ЧАПП) даёт общую оценку качества водной среды в водоёме. Показатель частоты асимметричного проявления на особь (ЧАПО) даёт возможность оценить динамику состояния водоёма за ряд лет (Хорошеньков, 2013). Поэтому в своей работе мы рассматривали оба показателя флуктуирующей изменчивости. Результаты представлены в таблицах 1 и 2.

Судя по данным таблицы 1, экологическое состояние обеих рек довольно тяжелое, однако причины такого состояния в реках различаются. В горной реке Секуа ее критическое

Таблица 1

Частота асимметричного проявления на признак серебряных карасей и экологическое состояние исследованных рек Северо-Западного Предкавказья

Частота асимметричного проявления на признак				Балл	Экологическое состояние реки
В целом	Лучей в грудных плавниках	Лучей в брюшных плавниках	Чешуй в боковой линии		
Река Секуа					
0,69±0,01	0,63	0,71	0,73	5	Критическое
Река Кирпили					
0,42±0,01	0,43	0,27	0,57	4	Отклонено от нормы

состояние связано с обмелением, пересыханием и недостатком кислорода в воде. Бассейн реки Кирпили, относится к территории интенсивного хозяйственного использования. В результате река получает многочисленные загрязняющие вещества со своего водосборного бассейна, такие как нефтепродукты, тяжелые металлы, хлорорганические пестициды. Также для реки характерно накопление избытка ила, что приводит к уменьшению глубины реки и содержания в ней кислорода.

Все учтенные признаки внесли весомый вклад в величину ЧАПП у карасей из реки Секуа. Для карасей из реки Кирпили складывается иная картина. Так, признак «Число лучей» в брюшных плавниках у карасей из Кирпилей вносит заметно меньший вклад в формирование общей асимметрии по сравнению с карасями из Секуа.

Таблица 2

Частота асимметричного проявления на особь разновозрастных серебряных карасей из исследованных рек Северо-Западного Предкавказья

Частота асимметричного проявления на особь (значение ± ошибка средней)					Балл (по годам)
В целом	2+	3+	4+	5+	
Река Секуа					
0,68±0,02	0,69±0,04	0,67±0,12	0,66±0,08	0,69±0,07	5 / 5 / 5 / 5
Река Кирпили					
0,37±0,04	0,27±0,07	0,36±0,03	0,40±0,03	0,43±0,02	1 / 3 / 4 / 4

Так как изученные нами остеологические признаки формируются у личинок рыб, то характеристика разновозрастных рыб дает возможность оценивать качество воды в реке в течение нескольких лет. Согласно шкалы (Хорошеньков, 2013), состояние реки Секуа оценивается как критическое на протяжении ряда лет – с 2017 по 2020 год. В результате многолетнего мониторинга следует отметить, что состояние реки Кирпили оценивается как значительно отклоненное от нормального в 2017 и 2018 годах. В 2019 году отклонение состояния реки от нормального является средним, а в 2020 году является условно нормальным. Мы объясняем это тем, что хозяйственная деятельность в бассейне реки Кирпили в последние годы уменьшается в объеме, уменьшается как загрязнение воды токсикантами, так и ее эвтрофикация биогенными элементами.

Индивидуальная изменчивость морфо-физиологических показателей рыб зависит от комплекса абиотических и биотических факторов реки, в которой они обитают. Так как серебряный карась не перемещается на большие расстояния в течение жизни, то его особенности, в частности индексы внутренних органов, могут служить показателем изменений, происходящих в водоеме. В связи с этим нами были исследованы внутренние органы рыб – печень, гонады, сердце, почки, ЖКТ и рассчитаны индексы данных органов. Результаты приведены в таблице 3.

Размеры индекса печени у серебряных карасей из исследованных рек не различаются весной и летом, но достоверно увеличиваются осенью. Мы объясняем это тем, что осенью

идет подготовка организма рыб к зимовке, что выражается, в частности, накоплением гликогена в печени рыб. Размеры печени рыб даже одного вида и возраста могут сильно колебаться. Так, в исследовании С. С. Шварца, В. С. Смирнова и Л. Н. Добринского (1968) индекс печени серебряного карася из реки Обь составлял 37,2 – 44,4 % у особей возрастов 3+ и 4+. А в работе Г. В. Девяткина и А. А. Кобцевой (2022) этот индекс у карасей того же возраста, пойманных в озерах Большое и Столбовое в Республике Хакасия, был гораздо меньше, он составлял 0,53 – 1,21 %.

Индекс сердца не меняется у рыб в нашем исследовании в течение всех сезонов. Аналогичные и сопоставимые с нашими данные были получены ранее (Шварц и др., 1968). В этом исследовании величина индекса сердца серебряных карасей варьировала в пределах 1,3–1,7 %.

Таблица 3

Морфофизиологические индексы серебряных карасей из исследованных рек Северо-Западного Предкавказья

Органы	Индекс органа (%) ± ошибка средней					
	Река Секуа			Река Кирпили		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
Печень	1,12±0,09	1,70±0,10	2,24 ±0,17	1,58±0,10	1,52±0,05	1,96±0,13
Сердце	1,58±0,10	1,63±0,06	1,48 ±0,10	1,50±0,10	1,73±0,15	1,69±0,03
Почки	1,20±0,14	1,12±0,09	1,28 ±0,11	1,26±0,08	1,21±0,09	1,30±0,04
Гонады самцы	21,45±3,86	26,60±3,52	27,59±4,22	20,26±2,44	30,10±1,70	29,07±1,56
Гонады самки	92,2±3,11	104,9±3,40	110,2±4,05	98,8±3,65	112,7±4,19	108,1±2,54
Кишечник	7,23±0,20	6,98±0,16	6,62±0,42	7,38±0,21	7,14±0,13	6,70±0,34

Индекс почек является отражением уровня обмена веществ в организме рыбы, его увеличение говорит о напряженности обмена веществ и соответственно загрязненности реки, в которой караси были пойманы. Величина индекса почек не различается как в один сезон у карасей из разных рек, так и в разные сезоны у карасей из одной реки. Но если сравнить наши данные с данными другого исследования (Мурадова, Сиротина, 2016), где величина индекса почек составляла 0,49–0,55 %, то можно сказать, что условия жизни в реках Секуа и Кирпили не являются оптимальными для серебряных карасей.

Относительная длина кишечника достоверно не различается, но имеет тенденцию к уменьшению от весны к осени. Эти данные аналогичны показателям серебряных карасей из озер Костромской области (Мурадова, Сиротина, 2016).

Относительные размеры гонад как самцов, так и самок серебряных карасей из исследованных рек свидетельствуют о том, что все особи к моменту отлова были готовы к размножению. В климате Северо-Западного Предкавказья караси могут размножаться до 3-х раз в течение весенне-летне-осеннего сезона, что подтверждается нашим исследованием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование морфометрических и морфо-физиологических параметров серебряных карасей из степной и горной рек Северо-Западного Предкавказья показало, что условия жизни рыб в обеих реках отклоняются от оптимальных. По показателю ЧАПП экологическое состояние реки Кирпили оценивается четвертым баллом, то есть имеет место значительное отклонение от нормы, реки Секуа – пятым баллом, то есть ее экологическое состояние критическое. Показатель ЧАПО дает возможность оценивать состояние реки за ряд лет. Судя по нему качество воды в реке Секуа остается стабильно низким в период с 2017–2020 годов. Состояние реки Кирпили постепенно улучшается от плохого в 2017–2018 годы, к среднему в 2019 году и условно нормальному в 2020 году.

Индексы сердца и почек серебряных карасей сходны между собой как в разные сезоны, так и в разных реках. Повышенный индекс почек по сравнению с карасями из других частей его ареала свидетельствует о неоптимальности условий существования рыб в реках Секуа и Кирпили. Индекс печени достоверно больше у карасей из обеих рек осенью по сравнению с весенними и летними показателями, что связано с подготовкой рыб к зимовке. Индекс кишечника имеет тенденцию к уменьшению от весны к осени, что связано со снижением темпов питания рыб. Индексы гонад самцов и самок карасей не различаются в реках, они достаточно высокие весной, летом и осенью, что дает возможность рыбам размножаться в условиях северо-западного Предкавказья до трех раз за сезон.

Список литературы

- Десяткин Г. В., Кобцева А. А. Морфофизиологические индексы *Carassius gibelio* и *Perca fluviatilis* // Вестник Хакасского государственного университета им. Н. Ф. Катанова. – 2022. – № 1 (39). – С. 17–20.
- Емтыль М. Х., Иваненко А. М. Рыбы юго-запада России. – Краснодар: 2002. – 340 с.
- Костылева Л. А., Пескова Т. Ю. Оценка гомеостаза развития рыб нижнего Дона по показателю флуктуирующей асимметрии // Естественные науки. Журнал фундаментальных и прикладных исследований. – 2011. – Т. 36, №3. – С. 44–50.
- Костылева Л. А. Оценка экологического состояния устья реки Дон по стабильности развития позвоночных гидробионтов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов: СГУ, 2012. – 19 с.
- Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). – М., 2003. – 28 с.
- Моисеенко Т. И. Концепция «здоровья» экосистемы в оценке качества вод и нормирования антропогенных нагрузок // Экология. – 2008. – № 6. – С. 411–419.
- Мурадова Л. В., Сиротина М. В. Мониторинг состояния популяции карася серебряного (*Carassius gibelio*) озера Каменик костромской области // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – Т. 18, № 2. – С. 150–154.
- Пескова Т. Ю., Хорошеньков Е. А. Флуктуирующая асимметрия серебряного карася и густеры из некоторых степных рек Кубани // Вестник Тамбовского университета. Серия естественные и технические науки. – 2013. – Т. 18, № 6. – С. 3107–3109.
- Хорошеньков Е. А. Особенности флуктуирующей асимметрии при использовании её в биомониторинге // Биоразнообразие наземных и водных животных и зооресурсы. – Казань, 2013. – С. 143–151.
- Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных // Зоологический журнал. – 1958. – Т. 37, № 2. – С. 161–173.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. – Свердловск, 1968. – 387 с.

Romanova E.I. Monitoring of *Carassius auratus gibelio* Bloch from the Kirpili and Secua rivers in the Northwestern Fore-Caucasus // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 114–118.

A comparison of morphological and morpho-physiological indicators of *Carassius auratus gibelio* Bloch from two rivers of the Northwestern Fore-Caucasus, the steppe river Kirpili and the mountain river Secua, was carried out. The indicators of the fluctuating asymmetry of the fish are considered as morphological characteristics: the number of rays in the pectoral and ventral fins and the number of scales pierced by lateral line holes. The analysis of the indicator of frequency of asymmetric manifestation per feature specifies that the ecological state of the river Secua is critical, while the state of the river Kirpili is not so much deviated from the norm. The analysis of the frequency of asymmetric manifestation per individual indicator shows that the ecological state of the river Kirpili was improving during the period from 2017 to 2020, and the ecological state of the river Secua was not changing during the same period. The researcher examined morphophysiological characteristics: indices of heart, liver, kidneys, gonads and intestines. The liver index sizes of *Carassius auratus gibelio* Bloch from the studied rivers did not differ in spring and summer. However, they significantly increased in autumn due to accumulation of glycogen in liver before wintering. There was no inter-population variability of this feature. Silver crucian carp had stable heart and kidneys indices both in various seasons, and in different rivers in the same season. That is explained by the constant stress of metabolism in the body of the fish during the seasons. The gonad indices of males and females did not change during spring, summer and autumn that signified several spawning cycles in the rivers of the Northwestern Fore-Caucasus.

Key words: *Carassius auratus gibelio* Bloch, the fluctuating asymmetry, an organ index, Fore-Caucasus.

Поступила в редакцию 14.01.23

Принята к печати 24.03.23

УДК 582.594.2:[581.46+581.5] (477.75)

Особенности антропоэкологии *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму: распространение, фенология, пространственное размещение и морфометрия цветущих растений

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
svolinskiy@gmail.com; spi2006@list.ru, viktoriya.bekirova@ya.ru

Проанализировано распространение орхидеи пальчатокоренника римского (*Dactylorhiza romana*) на Крымском полуострове. На южном берегу Крыма (ЮБК) вид встречается на протяжении всего западного южнобережья и только в двух пунктах на востоке восточного южнобережья (Карадаг). В зоне горных лесов Крыма *D. romana* встречается только в западных частях южного и северного макросклонов крымских гор, при этом на северном макросклоне этот вид поднимается до высоты 1100 м н.у.м. В предгорной зоне Крыма *D. romana* встречается только на границе с зоной горных лесов – в трех отдельных локалитетах в западной части предгорий, в одном – в центральной части и в трех – на крайнем востоке этой природной зоны. Фенодаты периода цветения колеблются в зависимости от погодных условий сезона. Начало цветения – с 5 по 10 апреля, окончание – 10–20 мая. Фенодаты цветения южнобережных и горно-лесных ценопопуляций совпадают, при этом сумма положительных температур начала цветения ценопопуляций на ЮБК составляет 650 °С, а в горных лесах – 200 °С. Распределение генеративных особей в двух местообитаниях в горных лесах Крыма (Осиновая балка) и на ЮБК (гора Кастель) крайне неравномерно – от плотных скоплений, в которых расстояние между цветущими особями измеряется 1–50 см, до разреженных с расстоянием между особями 1–3 м и более. Такое распределение сильно отклоняется от нормального и представляет собой распределение «разломанного стержня» МакАртура. Южнобережная и горно-лесная ценопопуляции *D. romana* достоверно отличаются по длине цветоносов, соцветий и количеству цветков в соцветиях. Генеративные особи на горе Кастель по всем перечисленным параметрам превосходят экземпляры из Осиновой балки. Растения из южнобережного локалитета так же характеризуются большими величинами коэффициента вариации по большинству параметров. Существенные отличия в сумме положительных температур, определяющих фенодаты периода цветения, а также морфологические отличия растений южнобережной и горно-лесной ценопопуляций трактуются как наличие в Крыму двух экологических форм *D. romana*.

Ключевые слова: *Dactylorhiza romana*, Orchidaceae, распространение в Крыму, пространственное распределение особей в ценопопуляции, фенология цветения, морфометрические показатели соцветий, полуостров Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Орхидеи (Orchidaceae Juss.) широко распространены по всем континентам Земли (кроме Антарктиды) и обладают исключительным разнообразием форм. По оценкам разных авторов это семейство насчитывает от 25 до 30 тысяч видов (Dressler, 1994; Delforge, 2006; Christenhusz, Byng, 2016).

Орхидные – одно из молодых, эволюционно продвинутых семейств цветковых растений. Видам этого семейства присуща высокая степень стеноитности и сложность биоценологических связей, особенно ярко выраженная в разнообразии взаимоотношений с опылителями (Pijl, Dodson, 1966; Фегри, Пейл, 1982; Claessens, Kleynen, 2011; Ackerman et al., 2023; и др.). Изучение сложных биоценологических связей орхидей важно для разработки мер охраны этих в своем большинстве редких растений. Из 45 видов орхидей, занесенных в Красную книгу Республики Крым, 10 видов оценены как сокращающиеся в численности, а 5 видов – как исчезающие (Красная книга..., 2015).

Изучение экологии орхидей Крыма проводится по целому ряду направлений, важнейшие из которых – репродуктивная биология (Курамова и др., 2020; Лагутова и др., 1996; Вахрушева, Кучер, 1997; Назаров, 2016, 1996, 1995 и др.), возрастная и пространственная

структура ценопопуляций (Попкова, 2009; Кобечинская и др., 2012; Сволынский и др., 2014а; и др.) и взаимоотношения с опылителями, в частности, выявление их видового состава и эффективности опыления (Назаров, Иванов, 1990; Назаров, Ефетов, 1993; Холодов и др., 2002; Иванов и др., 2010а, 2010б; Фатерыга, Иванов, 2012; Сволынский и др., 2014б; Lagutova, Chebotar, 1990; Nazarov, 1995; и др.).

Природа взаимодействия с опылителями и особенности жизнедеятельности орхидеи пальчатокоренника римского (*Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó) в пределах его обширного ареала изучены фрагментарно (Claessens, Kleynen, 2011; Хомутовский, 2015; Ефимов, 2022). В пределах Крыма ранее фрагментарно изучены репродуктивная биология вида, распространение по полуострову и фенология цветения (Лагутова и др., 1996; Кучер и др., 2013, 2016; Иванов, Сволынский, 2015; Фатерыга и др., 2019).

Цель наших исследований – провести анализ распространения пальчатокоренника римского в Крыму, изучить фенологию цветения, пространственное распределение цветущих особей в отдельных ценопопуляциях, выявить морфометрические показатели генеративных особей, произрастающих на южном берегу Крыма и в горных лесах в сравнительном аспекте.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Антэкологию *D. romana* исследовали в двух ценопопуляциях: первая располагалась на горе Кастель (100 м н. у. м.) на склоне северо-западной экспозиции в типичном для южного берега Крыма шибляке из дуба пушистого (рис. 1а); вторая – на западном склоне горного массива Северная Демерджи в Осиновой балке (700 м н. у. м.), под пологом леса из дуба скального (рис. 2а).

Основной материал для исследований был собран в сезоны 2013–2015 годов, дополнительный – в последующие годы.

Анализ распространения *D. romana* в Крыму проводили в основном по литературным источникам и результатам собственных наблюдений авторов.

Пространственное распределение цветущих особей в ценопопуляциях интересовало нас, прежде всего, с позиции взаимоотношений *D. romana* с опылителями, перемещающимися от одного соцветия к другому. Поэтому выявление общего характера распределения генеративных особей в пространстве (тип дисперсии) проводили по Ю. Одуму (1975, стр. 265–267) в интерпретации Л. Дайса (Dice, 1952). Количественную оценку степени сгруппированности особей осуществляли с использованием метрического классификатора, известного как метод «ближайшего соседа» (Харитонов, 2005). Метод основан на последовательном измерении расстояний между цветущими особями. При этом в качестве следующей особи каждый раз выбирали ближайшую, исключая уже учтенные. Результаты промеров представляли в виде гистограммы распределения расстояний между цветущими особями. Более детальное описание данной методики приведено в работе В. В. Курамовой с соавторами (2022).

Фенологию цветения изучали по данным периодических (с интервалом в 6–10 дней) посещений изучаемых ценопопуляций, в ходе которых осуществляли просмотр соцветий, сопровождавшийся подсчетом бутонов, распустившихся и отцветших цветков не менее чем на 25 соцветиях, что позволило выявить динамику распускания и увядания цветков, сроки начала и окончания цветения, а также среднюю продолжительность цветения одного цветка.

Влияние погодных условий на сроки цветения изучали по результатам расчета суммы активных температур, накопленных к той или иной фенодате, суммируя положительные температуры воздуха превышающие 5 °С.

В исследовании учитывались климатические данные с интернет-ресурса <http://www.pogodaiklimat.ru> по четырем метеостанциям Крыма (Ангарский перевал (Синоптический индекс (СИ) – 33958), Алушта (СИ – 33959), Ялта (СИ – 33990), Симферополь (СИ – 33946)).



Рис. 1. Орхидея *Dactylorhiza romana* (южный берег Крыма, г. Кастель)
Участок леса на склоне горы Кастель – место произрастания *D. romana* на южном берегу Крыма (a).
Соцветия орхидеи с белыми (b), желтыми (c) и пурпурными (d) цветками.

Морфометрию особей проводили в полевых условиях, без изъятия растений из природы. Длину и диаметр окружности соцветий измеряли у особей с полностью распускившимися цветками. Диаметр окружности соцветий (диаметр горизонтальной проекции соцветия) измерялся для последующего расчета периметра окружности соцветия и плотности цветков в соцветии. Общая высота растений измерялась от поверхности почвы до верхушки соцветия. Выборка из южнобережной ценопопуляции включала растения с разной окраской цветков (рис. 1 b, c, d).



Рис. 2. Орхидея *Dactylorhiza romana* (горный Крым, урочище Осиновая балка)
Участок леса в урочище Осиновая балка – место произрастания *D. romana* в горных лесах Крыма (а).
Плотная группа цветущих растений (б) и особь, цветущая одиночно (с).

Все количественные данные обрабатывались в программе Microsoft Office Excel 2010. Величину и характер корреляционной связи оценивали по Н. И. Черновой (1999). Асимметрию распределений оценивали по формуле Пирсона:

$$A_y = \frac{\bar{x} - M_0}{\sigma},$$

где: $\bar{x}$ – средняя; M_0 – мода; σ – сигма.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Распространение пальчатокоренника римского в Крыму. Распространение орхидеи *D. romana* на Крымском полуострове носит своеобразный характер. На южном берегу Крыма вид встречается в основном в западной части этой природной зоны. В восточной части этой природной зоны вид обнаружен только в двух пунктах – на самом востоке зоны в районе Карадага. На горных лугах яыл не обнаружен.

В зоне горных лесов Крыма *D. romana* встречается только в западных частях южного и северного макросклонов, при этом на северном макросклоне этот вид поднимается – до 1100 м н.у.м. и местами спускается до границ с зоной предгорий. В зоне предгорий Крыма *D. romana* встречается только на границе с зоной горных лесов – в трех локалитетах в западной части предгорий, в одном – в центральной части и в трех – на крайнем востоке.

Фенология цветения. Динамика цветения *D. romana* в двух пунктах произрастания в сезоны 2013–2015 годов представлена на рисунках 3 и 4.

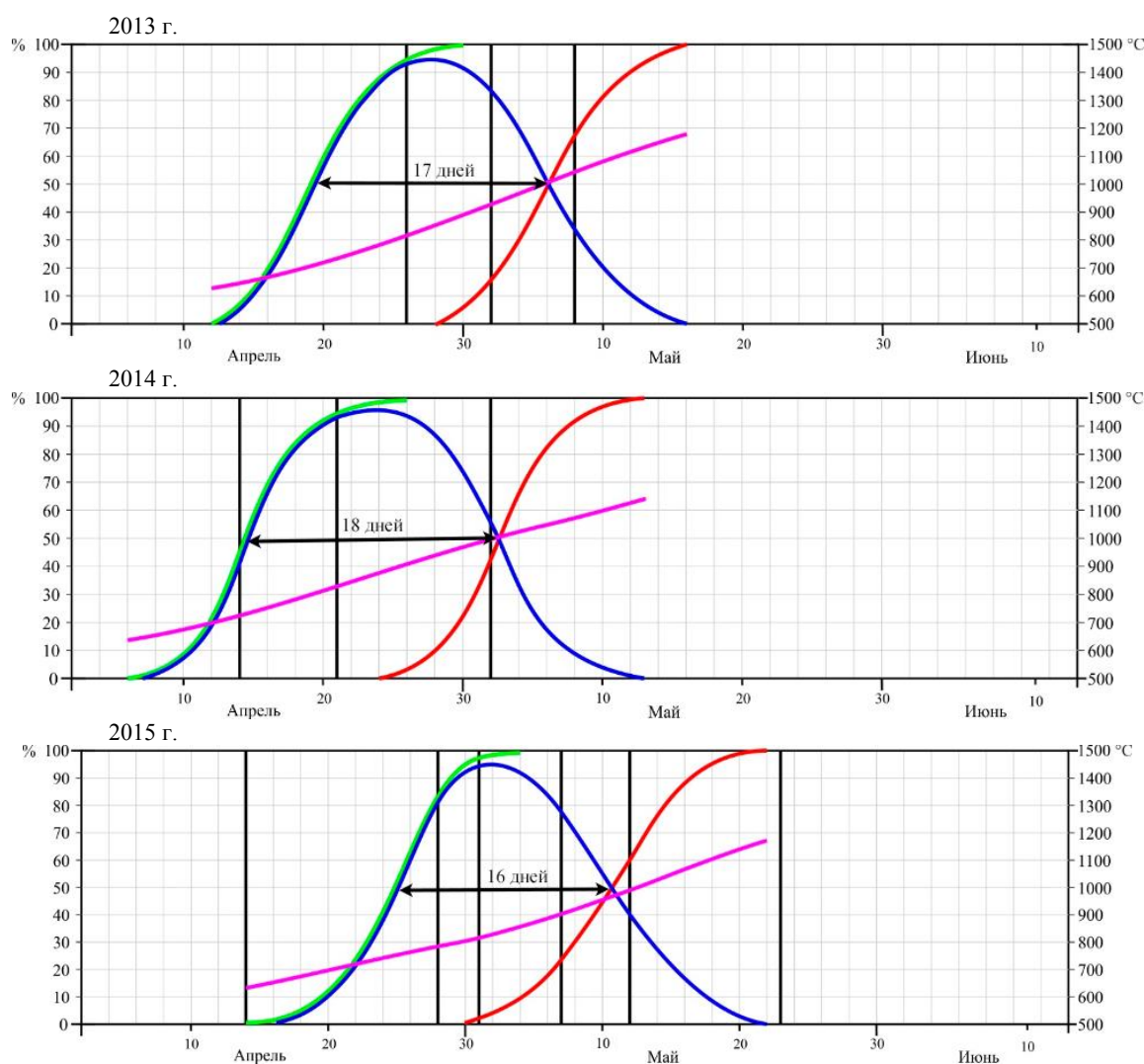


Рис. 3. Динамика цветения *Dactylorhiza romana* на горе Кастель в разные годы
(по Иванов, Сwoлынский, 2015 с изменениями)

— доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления распустившихся цветков; — кумулята накопления отцветших цветков, — кумулята накопления положительных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

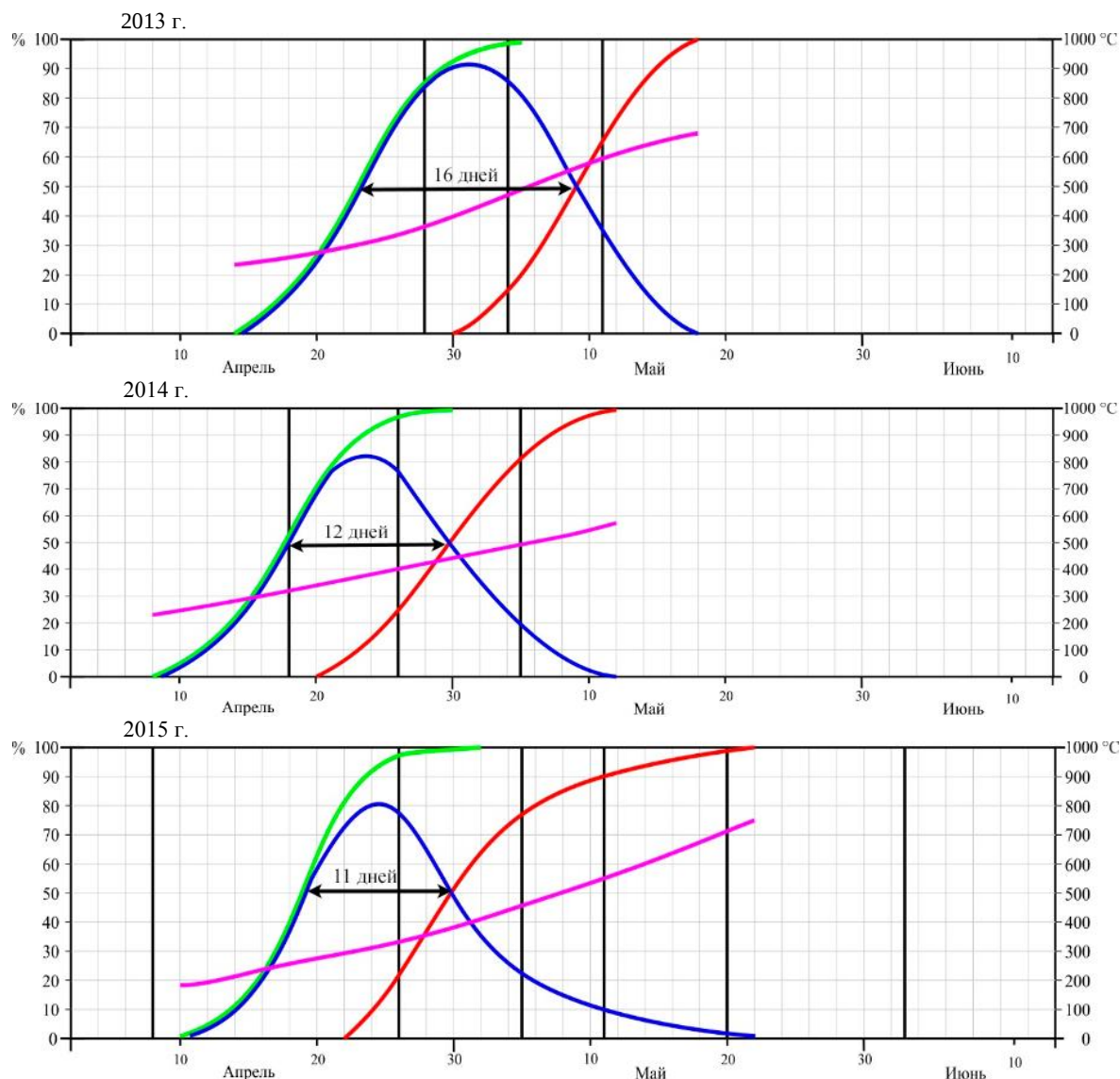


Рис. 4. Динамика цветения *Dactylorhiza romana* в Осиновой балке в разные годы
(по Иванов, Сволынский, 2015 с изменениями)

— доля цветущих цветков от их общего количества; — кумулята накопления распустившихся цветков; — кумулята накопления отцветших цветков, — кумулята накопления положительных температур. Даты учета соотношения бутонов, цветущих и отцветших цветков отмечены вертикальными линиями.

Из данных рисунков следует, что начало цветения *D. romana* существенно не отличается между двумя пунктами, если сравнивать их по отдельным годам. Так в 2013 году на горе Кастель начало цветения выпало на 12 апреля, в 2014 – на 8 апреля, и в 2015 году – на 16 апреля, а в Осиновой балке – на 18, 12, 22 апреля соответственно. Еще в большей мере это относится и к датам конца цветения: 16, 12, 22 мая на горе Кастель и 18, 12, 22 мая в Осиновой балке по тем же годам соответственно.

Таким образом, по наблюдениям за 3 сезона, фенодаты начала цветения ценопопуляций *D. romana* на южном берегу Крыма и в горном районе колебались в пределах 9 и 4 дней соответственно. Даты окончания цветения – в пределах 8 и 10 дней соответственно. При этом даты как начала, так и окончания цветения практически полностью совпадали по отдельным годам.

Продолжительность цветения *D. romana* на горе Кастель в 2013 году составила 34 дня, а пик цветения наблюдался с 24–30 по апреля; в 2014 году продолжительность цветения – 32 дня с пиком цветения в период с 20 по 27 апреля; в 2015 году продолжительность – 37 дней, пик цветения – с 29 апреля по 5 мая. В Осиновой балке продолжительность цветения в 2013 году – 34 дня, пик цветения – с 28 апреля по 4 мая; в 2014 году продолжительность цветения – 32 дня, пик цветения – с 21 по 26 апреля; в 2015 году продолжительность цветения – 36 дней, пик цветения – с 22 по 27 апреля.

Таким образом, и по фенодатам начала и конца цветения, и по продолжительности периода цветения наблюдалось крайне близкое сходство южнобережной ценопопуляции и ценопопуляции, произрастающей в горно-лесной зоне.

Продолжительность цветения одного цветка на горе Кастель в середине периода цветения составила 17 дней в 2013 году, 18 – в 2014 и 16 – в 2015 году. В среднем за 3 года – 17 дней. Продолжительность цветения одного цветка в горно-лесной зоне Крыма составила 16 дней в 2013 году, 12 – в 2014 и 11 – в 2015 году. В среднем за 3 года – 13 дней.

В ходе трехлетних исследований было установлено, что сумма положительных температур начала цветения на горе Кастель в 2013 году составила 623 °С, в 2014 – 641 °С и 634 °С в 2015 году, а окончания цветения – 1179 °С, 1187 °С, 1152 °С соответственно годам. В Осиновой балке сумма положительных температур начала цветения по 2013, 2014 и 2015 годам составила 241 °С, 233 °С и 187 °С, а окончания – 679 °С, 571 °С и 714 °С соответственно.

Пространственное распределение генеративных особей в пределах отдельных ценопопуляций. О характере размещения генеративных особей *D. romana* в отдельных ценопопуляциях дает представление рисунок 5.

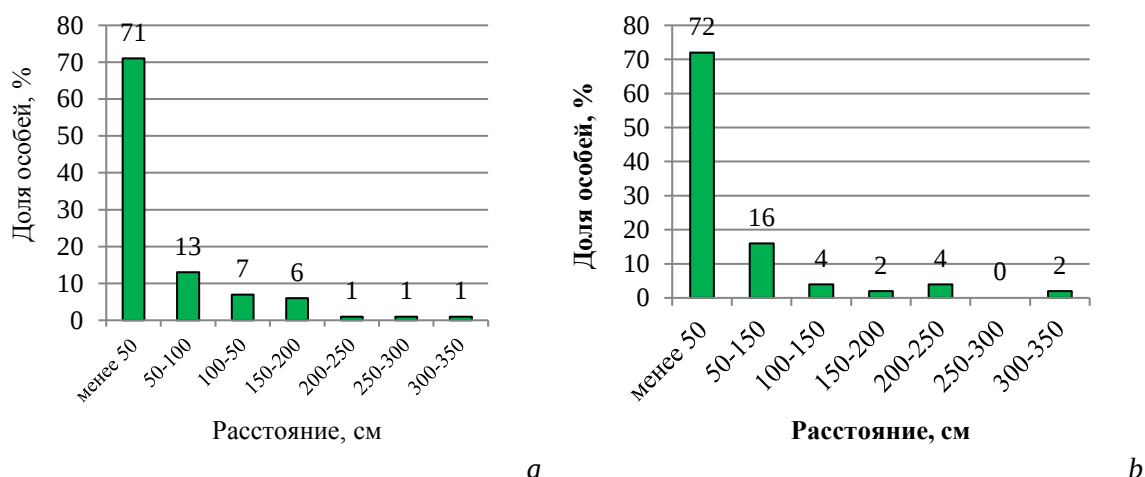


Рис. 5. Гистограммы распределения цветущих растений *Dactylorhiza romana* по расстоянию до ближайшего соседа на горе Кастель (а) и в Осиновой балке (б)

Сходство гистограмм распределения цветущих растений по расстоянию до ближайшего соседа в южнобережной и горно-лесной ценопопуляциях, свидетельствует, что пространственная структура генеративных особей *D. romana* в данных локалитетах аналогична. Как на горе Кастель, так и в Осиновой балке преобладающее число особей (более 70 %) располагалось на расстоянии от 1 до 50 см друг от друга. В следующих классовых интервалах распределения наблюдали последовательное убывание числа особей. Такой тип крайне неравномерного дискретного распределения носит название – распределение «разломанного стержня» МакАртура (MacArthur, 1957) и отражает ситуацию, когда особи со средним значением показателя не составляют большинство и не представляют модальный класс, как при нормальном распределении, известном как распределение Гаусса.

Необходимо отметить, что распределение особей на горе Кастель все же несколько отличалось от распределения особей в Осиновой балке. В интервале от 0 до 50 см на горе Кастель большинство особей располагалось на расстоянии менее 25 см друг от друга, а в Осиновой балке – более 25 см. Эта особенность не отражена на рисунке, поскольку эти различия проявляются в пределах одного класса распределения.

Морфометрические показатели генеративных особей. Значения основных морфометрических показателей цветущих растений *D. romana* в двух изученных ценопопуляциях представлены в таблице 1.

Таблица 1

Значения основных морфометрических показателей цветущих растений *Dactylorhiza romana* в двух пунктах произрастания в Крыму (по Сволынскому, 2016 с изменениями)

Пункт	Параметр	Показатели выборки и величины параметров				
		n	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	C_v , %
Гора Кастель	Общая высота растения, см	50	9,1–32,4	19,3±4,7	22,1	24
	Длина цветоноса, см	50	6,4–20,3	13,9±3,2	10,4	23
	Длина соцветия, см	50	2,4–12,1	5,3±1,8	3,5	35
	Периметр окружности соцветия, см	50	5,9–14,1	10,6±1,6	2,6	15
	Число цветков в соцветии	50	4–30	12,7±5,3	28,7	42
	Плотность цветков в соцветии шт./см ²	4,4*				
Осиновая балка	Общая высота растения, см	48	9,1–24,3	16,2±3,3	10,9	20
	Длина цветоноса, см	48	5,9–18,7	12,1±2,8	8,1	24
	Длина соцветия, см	48	2,3–6,0	4,2±0,9	0,8	21
	Периметр окружности соцветия, см	48	5,6–12,5	9,3±1,7	2,8	18
	Число цветков в соцветии	48	5–19	9,9±2,6	6,9	27
	Плотность цветков в соцветии шт./см ²	4,2*				

Примечание к таблице. Статистически значимые различия ($p < 0,05$) между параметрами растений из двух разных пунктов зарегистрированы по всем показателям, кроме отмеченных звездочкой (*).

Как следует из данных таблицы, генеративные особи на горе Кастель по всем параметрам превосходят экземпляры из Осиновой балки, в том числе и по трем коэффициентам вариабельности из пяти. Наименьшие значения вариации, в обоих пунктах произрастания, характерны для параметра «периметр окружности соцветия», а наибольшие – для параметра «количество цветков в соцветии».

На рисунке 6а представлены гистограммы распределения растений по общей высоте из двух изученных ценопопуляций. Гистограмма распределения особей по общей высоте растений для ценопопуляции на горе Кастель соответствует нормальному распределению, но с небольшой отрицательной асимметрией ($A_3 = -0,15$) – сдвигом значений в большую сторону. Здесь наиболее часто встречались растения высотой 21–24 см. Гистограмма распределения особей по общей высоте цветущих растений в Осиновой балке так же соответствует нормальному распределению. В данной ценопопуляции растения модального класса меньше по высоте – 18–21 см.

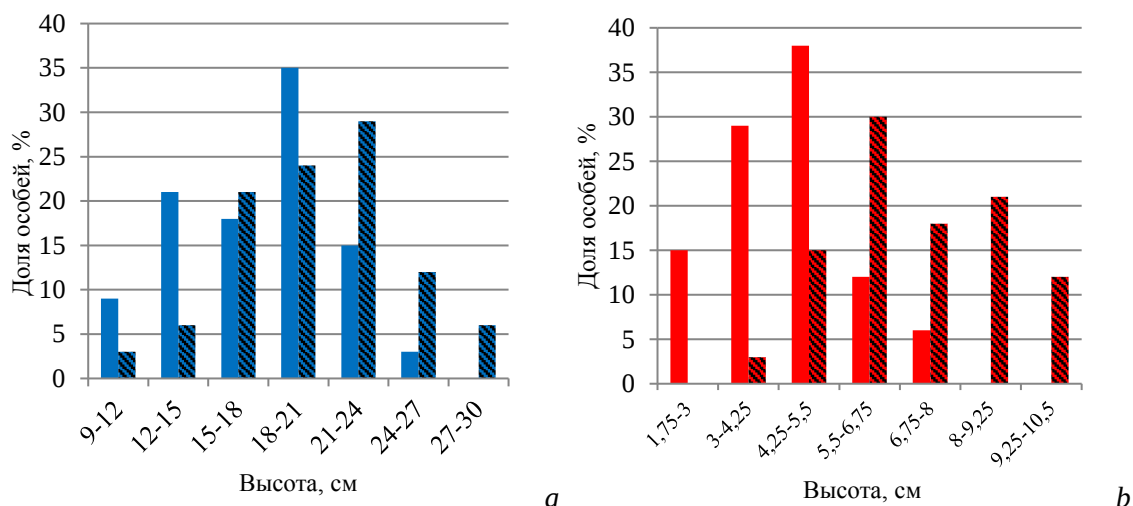


Рис. 6. Гистограммы распределения цветущих растений по общей высоте (а) и длине соцветия (б) в двух локалитетах *Dactylorhiza romana*
Без штриховки – ценопопуляция в Асиновой балке; штриховка – ценопопуляция на горе Кастель.

Сравнивая гистограммы распределения особей по длине соцветия (рис. 6б), следует отметить, что модальный интервал распределения в Асиновой балке – 3–4,25 см, а на горе Кастель – 4,25–5,5 см. На горе Кастель в крайний справа по шкале класс включены растения с длиной соцветия в пределах 9,25–10,5 см, при этом отмечен один исключительный экземпляр с длиной соцветия 12,4 см, который не был включен в рисунок. Максимальная длина соцветий *D. romana* в Асиновой балке достигала всего 6,5 см. Кроме того, гистограмма распределения растений горной ценопопуляции по длине соцветия имеет четко выраженную правостороннюю асимметрию ($A_s=0,66$) – сдвиг в сторону меньших значений.

В обоих локалитетах выявлена сильная положительная связь ($r=0,96$ и $0,97$) между показателями: общая высота растения и длина цветоноса (табл. 2), но слабая связь – между длиной цветоноса и длиной соцветия, особенно низкая в горной ценопопуляции ($r=0,39$). Это позволяет предположить, что длина цветоноса и длина соцветия у *D. romana* определяются разными факторами.

Таблица 2

Связь между некоторыми параметрами генеративных особей *Dactylorhiza romana*
в ценопопуляциях на южном берегу Крыма (г. Кастель)
и в горно-лесной зоне (Асиновая балка)

Пункт	Параметр	Общая высота растения	Длина цветоноса	Длина соцветия	Число цветков
Гора Кастель	Общая высота растения	1			
	Длина цветоноса	0,96	1		
	Длина соцветия	0,87	0,69	1	
	Число цветков	0,73	0,58	0,85	1
Асиновая балка	Общая высота растения	1			
	Длина цветоноса	0,97	1		
	Длина соцветия	0,61	0,39	1	
	Число цветков	0,96	0,94	0,58	1

На рисунке 7 представлены ранжированные ряды цветущих растений *D. romana* по общей высоте, длине цветоноса и соцветия. По этим рядам наглядно видны отличия растений из разных ценопопуляций по размерным показателям, большее или меньшее соответствие нормальному распределению, а также вариабельность параметров.

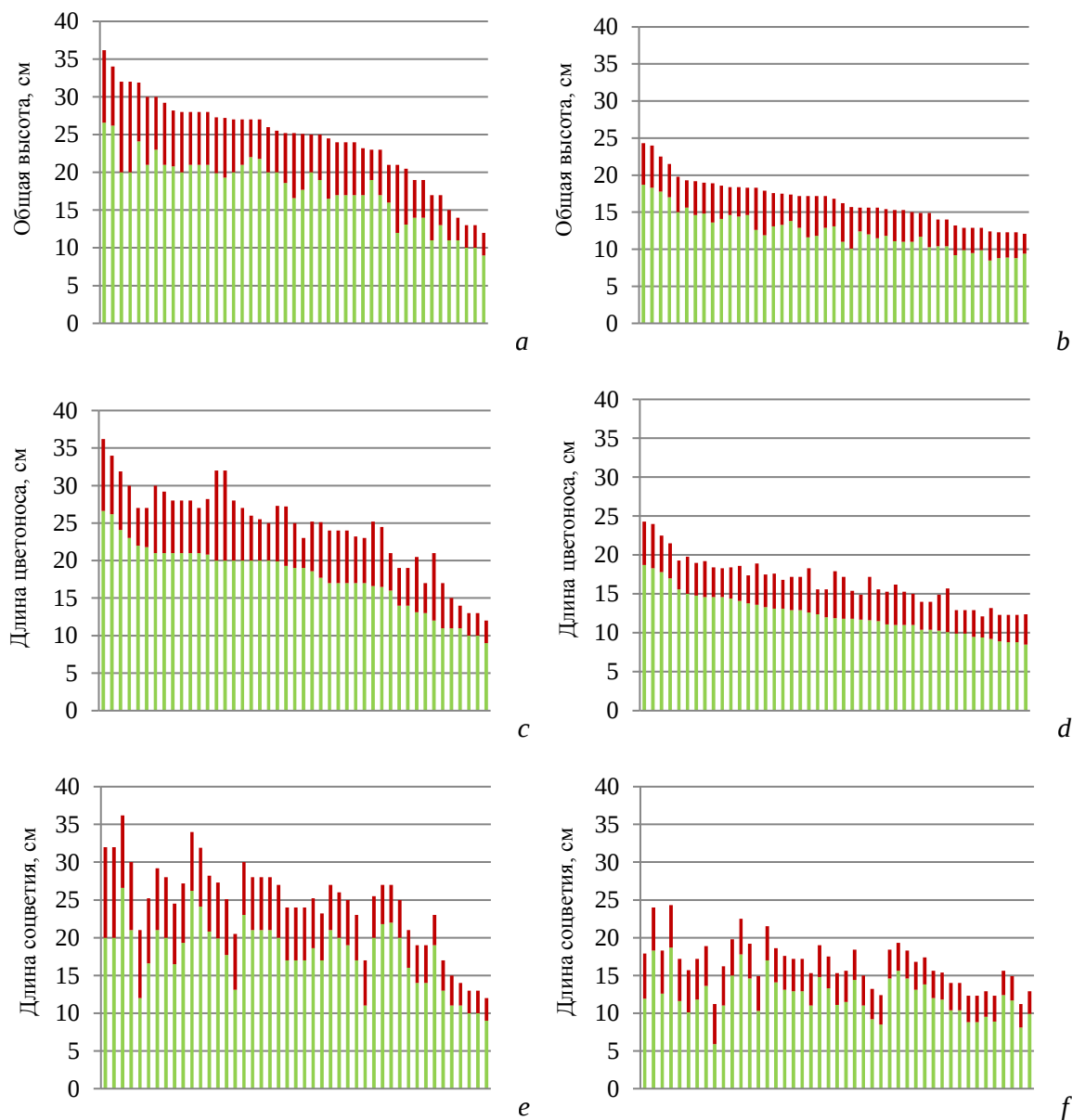


Рис. 7. Ряды растений *Dactylorhiza romana* ранжированные по общей высоте цветущего растения (a и b), по длине цветоноса (c и d) и длине соцветия (e и f). Зеленая часть столбцов – цветонос, красная – соцветие; a, c, e – гора Кастель; b, d, f – Осиновая балка.

В частности, ряды особей, ранжированные по общей высоте растения (рис. 7 a, b) и длине цветоноса (рис. 7 c, d), демонстрируют большее соответствие нормальному распределению особей из южнобережной ценопопуляции и большую их вариабельность.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Первые сведения о распространении орхидей в пределах Крымского полуострова с указанием расположения отдельных ценопопуляций были представлены Е. В. Вульфом (1930). В дальнейшем сведения о распространении отдельных видов орхидей в Крыму были приведены в Красной книге Украины (Червона книга..., 2009) и Красной книге Республики Крым (Красная книга..., 2015), а затем были существенно дополнены в двух книгах (Kreutz et al., 2018; Фатерыга и др., 2019). Сравнение характера распространения *D. romana* в Крыму с другими видами орхидей показывает, что распространение этой орхидеи в Крыму полностью не повторяет ни один из крымских видов этого семейства. Определенное сходство с распространением *D. romana* по Крыму демонстрирует только *Anacamptis coriophora* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase и в какой-то мере *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh и *Orchis mascula* (L.) L. Для выявления причин сходства и отличий в характере распространения отдельных видов орхидей по Крыму необходимо проведение специальных исследований.

Размещение генеративных особей в пределах отдельных ценопопуляций у разных видов может существенно отличаться. С некоторыми ограничениями характер размещения особей в пределах местообитания, видимо, можно рассматривать как видовой признак. В то же время степень и формы проявления дискретности или континуальности отдельных ценопопуляций могут изменяться в течении последовательного ряда лет в ответ на воздействие как благоприятных, так и неблагоприятных факторов среды (Заугольнова, 1976; Фардеева и др., 2009; Фардеева, 2018). Анализ ряда методик оценки дискретности особей в отдельных ценопопуляциях (Фардеева, 2018) показал, что каждая из них может быть успешной в зависимости от особенности объектов изучения и целей исследований. Используемый нами метод «ближайшего соседа», не требующий применения сложного математического аппарата и формализованный в виде распределения МакАртура, обеспечил однозначность интерпретации результатов наших исследований. В частности, в соответствии с результатами исследований М. Б. Фардеевой (2018), характер выявленного нами пространственного распределения особей можно считать свидетельством относительного благополучного состояния как южнобережной, так и горно-лесной ценопопуляций *D. romana*. Случайное размещение особей, согласно данным М. Б. Фардеевой, указывает на угнетенное состояние ценопопуляции, а дискретное – признак благополучия.

Ранее такой тип распределения был отмечен у *Orchis provincialis* Balb. ex Lam. & DC. (Сволынский и др., 2014а), однако авторы не распознали его как особый тип распределения, и приняли за некое отклонение от нормального.

Представленные в данной публикации данные по фенологии цветения *D. romana* касаются трех отдельных сезонов и не противоречат ранее известным сведениям по данному виду (Фатерыга и др., 2019). Новизна и ценность полученных нами данных заключается в том, что они включают сведения о сумме температур наступления отдельных фенодат периода цветения *D. romana*, что дает возможность прогнозировать сроки наступления отдельных фаз цветения данного вида в любом из текущих сезонов.

Кроме того, периодический подсчет соотношения цветков разного состояния (бутоны, цветущие, отцветшие) позволил выявить динамику зацветания и динамику отцветания соцветий, а также среднюю продолжительность цветения одного цветка в каждом из локалитетов и в каждом сезоне отдельно.

К неожиданным результатам наших исследований можно отнести тот факт, что продолжительность цветения одного цветка в ценопопуляции в горно-лесной зоне оказалась меньше, чем на южном берегу Крыма. В среднем за три года наблюдений в горной ценопопуляции этот показатель составил 14 дней, а в южнобережной – 17.

Следует отметить, что продолжительность цветения отдельного цветка у орхидей разных видов может сильно варьировать – от одного дня до нескольких десятков дней (Sugiura et al., 2001; Huda, Wilcock, 2012; Вахрамеева и др., 2014). При этом, было установлено, что на продолжительность цветения цветка влияет наличие в цветке поллиниариев. Среднее время цветения одного цветка после удаления поллиниариев меньше, чем у цветка с неудалёнными

поллинариями (Zhang et al., 2014). Таким образом, продолжительность цветения одного цветка, зависит от интенсивности опыления орхидей, то есть численности пчел-опылителей.

Исходя из этого, можно предположить, что интенсивность опыления оказывает влияние и на общую положительность периода цветения орхидеи. Возможно, что именно этим можно объяснить выявленный нами большой разброс значения суммы температур даты окончания периода цветения ($\Delta = 40^\circ\text{C}$) по сравнению с разбросом значения суммы температур даты начала цветения ($\Delta = 25^\circ\text{C}$). Более детальный анализ влияния интенсивности опыления на динамику цветения изученных ценопопуляций *D. romana* будет представлен в следующей публикации, полностью посвященной вопросам опыления.

Особый интерес вызывают полученные нами сведения о совпадении сроков начала цветения в горной и южнобережной ценопопуляциях *D. romana* при значительной разнице в сумме положительных температур этой фенодаты. Возможно, что совпадение сроков цветения южнобережных и горных ценопопуляций *D. romana* сформировалось постепенно в ходе проникновения этого вида из южнобережья в горные районы Крыма под действием отбора, поддерживающего особи наиболее ранних сроков цветения. Такие особи лучше опылялись, поскольку использовали привычный комплекс опылителей, и соответственно были более успешны в размножении. В результате этих процессов в Крыму могли образоваться две экологические формы *D. romana*.

Приведенные нами данные о наличии статистически значимых отличий между величинами ряда морфометрических показателей цветущих растений *D. romana* из южнобережной и горной ценопопуляций согласуются с известными ранее аналогичными данными, включая отличия по вегетативным органам (Сволынский, 2016), а также данными А. В. Фатерыги и С. А. Й. Кройца (Fateryga, Kreutz, 2014), которые обратили внимание на то, что произрастающие на южном берегу растения *D. romana* отличаются от растений из других районов Крыма несколько более широкими листьями и несколько более крупными цветками. Кроме того, известно, что *D. romana* в Крыму представлена двумя морфологическими формами, отличающимися окраской цветков. Еще Е. В. Вульф (1930) писал, что «В Крыму встречается одновременно разновидности с желтыми и фиолетовыми цветами». Позже было установлено, что растения с фиолетовыми цветками встречаются только на южном берегу Крыма (Fateryga, Kreutz, 2014; Красная книга..., 2015; Kreutz et al., 2018).

Таким образом, полученные нами данные о разной сумме положительных температур основных фенодат периода цветения южнобережной и горной ценопопуляций *D. romana*, при совпадении основных фенодат этого периода, наличие достоверных морфологических и некоторых других отличий генеративных растений этих ценопопуляций, позволяют предположить существование в Крыму как минимум двух экологических форм *D. romana*.

Дальнейшие исследования, включая изучение ценопопуляций *D. romana*, расположенных в нижнем поясе северного макросклона крымских гор и в предгорьях, позволят внести большую ясность в эти вопросы.

ВЫВОДЫ

1. Распространение пальчатокоренника римского в Крыму достаточно своеобразно и не повторяет картину распространения ни одного из крымских видов орхидей. Определенное сходство в распространения с *D. romana* по Крыму демонстрирует только *Anacamptis coriophora* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon & M. W. Chase и в какой-то мере *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh и *Orchis mascula* (L.) L.

2. По наблюдениям в течении 3-х последовательных сезонов, фенодаты начала и окончания цветения ценопопуляций *D. romana* на южном берегу Крыма и в горном районе колебались в пределах 4–10 дней, при этом практически полностью совпадали по отдельным годам. Продолжительность цветения исследованных ценопопуляций варьировала от 34 до 42 дней и так же существенно не отличалась при сравнении по отдельным годам.

3. Продолжительность цветения одного цветка варьировала в горно-лесной ценопопуляции по годам от 11 до 16 дней (в среднем 14), а в южнобережной – от 16 до 18 (в

среднем 17).

4. В ходе трехлетних исследований было установлено, что сумма положительных температур начала цветения на горе Кабель по наблюдениям 2013–2015 годов колебалась от 623 до 641 °С, а в Осиновой балке – от 187 до 241 °С. Причины столь существенной разницы сумм положительных температур между южнобережной и горно-лесной ценопопуляциями при равенстве основных фенодат цветения требуют специального изучения.

5. Пространственное распределение цветущих растений *D. romana* в пределах ценопопуляции соответствует распределению «разломанного стержня» МакАртура. Как в южнобережных, так и горно-лесных ценопопуляциях плотные группы особей чередуются с одиночно цветущими растениями. Более 70 % особей располагаются на расстоянии от 1 до 50 см друг от друга. Выявленная дискретность распределения генеративных особей трактуется как свидетельство относительного благополучия изученных ценопопуляций.

6. Южнобережная и горно-лесная ценопопуляции *D. romana* достоверно отличаются по длине цветоносов, соцветий и числу цветков в соцветиях. Генеративные особи на горе Кабель (южный берег Крыма) по всем перечисленным параметрам превосходят экземпляры из Осиновой балки (горно-лесная зона Крыма).

7. Растения из южнобережной ценопопуляции, характеризуются большими величинами коэффициента вариации, чем растения из горно-лесной. Наименьшие значения вариации в обоих пунктах произрастания отмечены для параметра «периметр окружности соцветия», а наибольшие – для «количество цветков в соцветии».

8. Анализ морфометрических показателей цветущих растений показал сильную положительную связь между высотой растения и длиной цветоноса и слабую связь между длиной цветоноса и длиной соцветия, особенно низкую в горной ценопопуляции ($r=0,39$), что позволяет предположить, что длина соцветий *D. romana* не определяется факторами, которые влияют на размеры вегетативных частей растений.

9. Некоторые особенности распространения пальчатокоренника римского на полуострове, существенные отличия в сумме положительных температур, определяющих фенодаты периода цветения при совпадении значений основных фенодат, а также ряд морфологических отличий растений южнобережной и горной ценопопуляций дают основания предположить наличие в Крыму двух экологических форм *D. romana*.

Список литературы

- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 437 с.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. Орхидеи нашей страны. – М.: Наука, 1991. – 224 с.
- Вахрушева Л. П., Кучер Е. Н. Особенности репродуктивного усилия некоторых видов орхидей Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 1997. – Вып. 9. – С. 65–67.
- Вульф Е. В. Флора Крыма. Том 1, выпуск 3. – Л.: Изд. Никитского Ботанического Сада, 1930. – 126 с.
- Заугольнова Л. Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве // Ботанический журнал, 1976. – Т. 61, № 2. – С. 187–196.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2008. – Вып. 97. – С. 10–14.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Эффективность опыления орхидей (Orchidaceae), цветущих одиночно и группами // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2009а. – Вып. 98. – С. 22–26.
- 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 имени В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». – 2009б. – Т. 22, № 1. – С. 24–34.
- Иванов, С. П., Свольнский А. Д. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1. – С. 85–96.
- Кобечинская В. Г., Отурина И. П., Сверкунова Н. В. Динамика развития и цветения орхидеи кокушника комарникового (*Gymnadenia conopsea*) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 151–161.

- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
- Курамова В. В., Иванов С. П., Сволынский А. Д. Некоторые антэкологические особенности орхидеи *Neotinea tridentata* в Крыму: пространственное размещение, параметры и цветовая гамма соцветий // Экосистемы. – 2022. – Вып. 31. – Р. 143–154.
- Лагутова О. Н., Назаров В. В., Шевченко С. В. Семенное воспроизведение *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81, № 5. – С. 59–69.
- Назаров В. В., Ефетов К. А. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, № 10. – С. 54–67.
- Назаров В. В., Иванов С. П. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму // Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 534–537.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 Ботаника. – СПб.: Ботанический институт им. В. Л. Комарова, 1995. – 123 с.
- Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Попкова Л. Л. Состояние и сохранение популяций влаголюбивых видов орхидных Крыма // Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе: V Международная научно-практическая конференция, 22–23 октября 2009 г. – Симферополь, 2009. – С. 208–213.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014а. – Вып. 10. – С. 68–76.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014б. – Вып. 11. – С. 144–157.
- Сволынский А. Д. Антэкология четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей (Orchidaceae Juss.) Крыма: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 Экология. – Ялта: Никитский ботанический сад, 2016. – 160 с.
- Фардеева М. Б. Пространственная неоднородность популяций клубнеобразующих орхидей и методы ее изучения на примере *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter // Экосистемы. – 2018. – Вып. 16 (46). – С. 75–85.
- Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Бирючевская Н. В., Рогова Т. В., Савельев А. А. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав // Экология. – 2009. – № 4. – С. 249–257.
- Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свирин С. А. Орхидеи Крымского полуострова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 224 с.
- Фатерыга А. В., Иванов С. П. Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 136–150.
- Фегри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982. – 381 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.
- Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Видовой состав пчел (Hymenoptera, Apoidea) опылителей некоторых видов орхидей в Крыму // Экосистемы Крыма их оптимизация и охрана. – 1998. – Вып. 10. – С. 81–86.
- Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Насекомые посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 77–80.
- Червона книга України. Рослинний світ / [Ред. Я. П. Дідух]. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
- Чернова Н. И. Математическая статистика. – Новосибирск: Новосибирский государственный университет, 2007. – 148 с.
- Ackerman J. D., Phillips R. D., Tremblay R. L., Karremans A., Reiter N., Peter C., Bogarín D., Pérez-Escobar O. A., Liu H. Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid pollination biology // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2023. – P. 1–30.
- Christenhusz M. J. M., Byng J. W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. – 2016. – Vol. 261, N 3. – P. 201–217.
- Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. – Voerendaal, 2011. – 439 p.
- Delforge P. Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. Quatrième édition. – Paris: Delachaux et Nistlé, 2016. – 544 p.
- 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. 1–23.
- Dressler R. Phylogeny and Classification of the Orchid Family. – Cambridge University Press, 1994. – 314 p.
- Fateryga A. V., Kreutz C. A. J. Checklist of the orchids of the Crimea (Orchidaceae) // Journal Europäischer Orchideen. – 2014. – Bd. 46, Heft 2. – S. 407–436.
- Huda M. K., Wilcock C. C. Rapid floral senescence following male function and breeding systems of some tropical orchids // Plant Biology. – 2012. – Vol. 14, N 2. – P. 278–284.
- Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Ivanov S. P. Orchids of the Crimea. – Sint Geertruid: Kreutz Publishers, 2018. – 576 p.

Lagutova O. I., Chebotar A. A. Pollination ecology of *Orchis provincialis* Bald. // Embryology and Seed Reproduction: XI International Symposium, July 3–7 1990: Abstracts of the reports. – St. Petersburg, 1990. – P. 306–307.

MacArthur R. H. On the relative abundance of bird species // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1957. – Vol. 45, N 3. – P. 293–295.

Nazarov V. V. Pollination of *Stenopogon satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea // Lindleyana. – 1995. – Vol. 95, N 2. – P. 109–144.

Sugiura N., Fujie T., Inoue K., Kitamura K. Flowering phenology, pollination, and fruit set of *Cypripedium macranthos* var. *rebutense*, a threatened Lady's slipper (Orchidaceae) // Journal of Plant Research. – 2001. – Vol. 114, N 2. – P. 171–178.

Pijl L., Dodson C. H. Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution. – Coral Gables: University of Miami Press, 1966. – 214 p.

Zhang Y., Zhao Sh., Liu D., Zhang Q., Cheng J. Flowering phenology and reproductive characteristics of *Cypripedium macranthos* (Orchidaceae) in China and their implication in conservation // Pakistan Journal of Botany. – 2014. – Vol. 46, N 4. – P. 1303–1308.

Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of anthecology of *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) in Crimea: distribution, phenology, spatial distribution and morphometric of plants in flower // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 119–133.

The distribution of the orchid *Dactylorhiza romana* on the Crimean Peninsula has been analysed. On the southern coast of Crimea, the species is found throughout the entire western South Coast, and only at two sites in the east of the eastern South Coast (Karadag). In the Crimean Mountain forest zone *D. romana* is found only in the western parts of the southern and northern macroslopes of the Crimean Mountains, with the species rising to 1100 m.a.s.l. in the northern macroslope. In the Crimean foothill zone *D. romana* is found only at the border of the mountain forest zone in three separate localities in the western part of the foothills, one in the central part, and three in the far easternmost part of this natural zone. The phenodates of the flowering vary depending on the weather conditions of the season. The start of flowering is from 5 to 10 April and the end of flowering is from 10 to 20 May. Phenodates of flowering of South Coast and mountain-forest cenopopulations coincide, with the sum of positive temperatures of the beginning of flowering of cenopopulations on the South Coast of the Black Sea being 650 °C, and in mountain forests – 200 °C. The distribution of generative individuals in the two habitats in the Crimean Mountain forests (Osinovaya beam) and on the South Coast (Kastel mountain) is extremely irregular, from dense aggregations in which the distance between flowering individuals is 1–50 cm, to sparse with a distance between individuals 1–3 m or more. This distribution deviates strongly from the normal distribution and represents a MacArthur "broken stick" distribution. The South Coast and mountain-forest cenopopulations of *D. romana* differ significantly in the length of peduncles, inflorescences and the number of flowers in the inflorescences. Generative specimens from Mount Kastel are superior to those from Osinovaya beam in all of these parameters. Plants from the southern coastal locality are also characterized by higher values of the coefficient of variation in almost all parameters. Substantial differences in the sum of positive temperatures determining the phenodata of the flowering period, as well as morphological differences between plants of the South Coast and mountain-forest cenopopulations are interpreted as the presence in Crimea of two ecological forms of *D. romana*.

Key words: *Dactylorhiza romana*, Orchidaceae, distribution in Crimea, spatial distribution of individuals in the cenopopulation, flowering phenology, morphometric parameters of inflorescences, Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 23.02.23

Принята к печати 29.03.23

УДК 574.3 (477.75)

Оценка состояния ценопопуляций некоторых охраняемых видов орхидных (Orchidaceae) Юго-Западного Крыма

Сидоренко М. В.¹, Юнина В. П.¹, Кочак М. А.², Бондарева Л. В.³

¹ Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского
Нижегород, Россия
eco_smv@mail.ru

² Государственный природный биосферный заповедник «Керженский»
Нижегород, Россия.
kochakm@mail.ru

³ Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
lbondareva@mail.ru

Рассматривается состояние ценопопуляций четырех редких видов дикорастущих орхидных: *Anacamptis pyramidalis*, *Platanthera chlorantha*, *Cephalanthera rubra*, *Cephalanthera damasonium*. Ценопопуляции исследуемых орхидных были изучены в разных местообитаниях Юго-Западного Крыма. Для проведения популяционных исследований вида закладывались пробные площади, в пределах которых выделялись учетные площадки размером 1×1 м. Выявлена плотность ценопопуляции, которая является одним из важнейших экологических показателей пространственного размещения популяций и определяется как число растений в расчете на единицу площади. Определены возрастные спектры ценопопуляций, изменчивость морфометрических показателей и виталитета. Исследуемые ценопопуляции представлены прегенеративными и генеративными онтогенетическими стадиями, что свидетельствует об успешном процессе семенного размножения. Невысокая численность некоторых ценопопуляций делает их уязвимыми к антропогенному воздействию. Потенциальной угрозой существования исследуемых видов орхидных является разрушение мест произрастания вследствие строительства, прокладки дорог, рекреации, сбора соцветий для букетов и выпас скота. Для сохранения редких видов орхидных необходимы комплексные действия в научной, правовой, экономической и организационной сферах. Результаты исследований могут быть использованы при разработке принципов рационального природопользования, мер охраны редких и исчезающих видов растений, организации мероприятий по поддержке и сохранению биологического разнообразия редких видов растений в Крыму.

Ключевые слова: ценопопуляции, плотность популяции, возрастные спектры, изменчивость морфометрических показателей, виталитет, сохранение редких видов.

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия – это одна из важнейших задач современной экологии. Особого внимания заслуживает семейство Orchidaceae, многие представители которого являются редкими или находятся под угрозой исчезновения. Основной причиной перехода видов в категорию редких и исчезающих является деградация и сокращение мест обитания в результате масштабного хозяйственного освоения территории и прямое воздействие со стороны человека, обусловленное какой-либо ценностью самого вида (Orchid Conservation..., 2003; Виляева, 2016).

Для Крымского полуострова известно 45 видов орхидей (Фатерыга, 2019), все они охраняются на региональном уровне (Красная книга Республики Крым, 2016; Красная книга города Севастополя, 2018), 24 – занесены в Красную книгу РФ (Красная книга Российской Федерации, 2008). Для многих видов имеются данные о структуре популяций и репродуктивной биологии (Назаров, 1995; Вахрушева, Кучер, 1997; Сволынский и др., 2014; Иванов, Сволынский, 2015; Летухова, Потапенко, 2015; Кипкаева и др., 2018; Курамова и др., 2022), в том числе видовой состав опылителей и эффективность опыления (Иванов и др., 2009; 2011; Сволынский и др., 2014; Курамова и др., 2020). Однако, в целом представители семейства Orchidaceae в Крыму изучены недостаточно. Особенно актуальна оценка состояния

их природных популяций в границах и вне границ особо охраняемых природных территорий (ООПТ) для разработки мер их охраны.

Цель настоящего исследования – анализ популяционных показателей охраняемых видов орхидных Юго-Западного Крыма и разработка методических основ для их сохранения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Численность популяций – это общее число растений одного вида в пределах территории, занятой ценопопуляцией. Численность популяции определяется сплошным пересчетом всех особей в популяции (для маленьких ценопопуляций) или подсчетом числа особей на определенной площади. Плотность популяции является одним из важнейших экологических показателей пространственного размещения популяций и определяется как число особей или биомасса всей популяции в расчете на единицу площади. По средней плотности популяции можно судить о степени благоприятности её местообитания (Программа и методика..., 1986).

Важным популяционным показателем является распределение возрастных групп растений. Самую раннюю стадию, которую можно визуально обнаружить в ходе полевых исследований – это ювенильная стадия, когда над поверхностью почвы появился первый побег. Далее следуют имматурная, виргинильная стадия и генеративная (молодые, средневозрастные и старые генеративные экземпляры). На следующих возрастных стадиях растение увядает (субсенильная и сенильная стадии). По преобладанию той или иной возрастной группы в ценопопуляции можно оценить успешность прохождения растением основных фаз онтогенеза, выявить критические периоды в его развитии. Отклонения от наиболее часто встречающегося (базового) спектра связано, как правило, с неблагоприятными для вида условиями (Смирнова и др., 1976; Программа и методика..., 1986).

Наиболее информативным показателем роста и развития растений являются морфометрические показатели, которые способны в целом охарактеризовать жизненность ценопопуляций. К основным морфометрическим показателям относят: число листьев, длину и ширину листьев, число крупных жилок, длину цветоноса и соцветия, а также число цветков и плодов. Значения каждого из показателей складываются под влиянием разнообразных факторов (условий), которые по-разному сочетаются в каждом отдельном случае. В результате значения показателей варьируют. Для оценки изменчивости популяции по тому или иному показателю использовали коэффициент вариации, который показывает отношение стандартного отклонения к среднему арифметическому (Зайцев, 1984). При оценке амплитуды изменчивости использовалась эмпирическая шкала уровней изменчивости для древесных и травянистых растений, разработанная С. А. Мамаевым (1972): очень низкий (меньше 7 %), низкий (8–12 %), средний (13–20 %), повышенный (21–30 %), высокий (31–40 %) и очень высокий (больше 40 %) уровни изменчивости.

Виталитет (жизненность) является важной диагностической характеристикой в оценке общего состояния ценопопуляций. Оценку жизненности проводили с использованием методов Ю. А. Злобина (1989) и А. Р. Ишбирдиной, М. М. Ишмуратовой (2004). Оценка виталитетного статуса особей проводилась по следующим признакам: длина и ширина листьев, число крупных жилок, длина цветоноса и соцветия, число цветков.

Согласно методике Ю. А. Злобина (1989) особи выборки были разделены по трем классам виталитета: к высокому классу (*a*) относили особи со значением признака более $X+t \times S_x$, среднему (*b*) значения, отвечающие выражению $X \pm t \times S_x$, низкому (*c*) – $X-t \times S_x$, где X – средняя арифметическая, S_x – стандартное отклонение, t – значение критерия Стьюдента. На основании критерия Q ценопопуляции отнесены к одному из виталитетных типов: $Q=1/2(a+b) \geq c$ – процветающие, $Q=1/2(a+b) = c$ – равновесные, $Q=1/2(a+b) \leq c$ – депрессивные.

По методике А. Р. Ишбирдиной и М. М. Ишмуратовой (2004) индекс виталитета ценопопуляций (*IVC*) рассчитывается по размерным спектрам, составляющим ценопопуляции особей генеративного возрастного состояния:

$$IVC = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{x_i}{X_i},$$

где: x_i – среднее значение i -го признака в ценопопуляции; X_i – среднее значение i -го признака для всех ценопопуляций; N – число признаков.

Наибольшее значение индекса соответствует наилучшим условиям реализации ростовых потенциалов, а наименьшее — худшим условиям.

В качестве объектов исследования были выбраны следующие виды дикорастущих орхидных Юго-Западного Крыма: анакамптис пирамидальный (*Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.), любка зеленоцветковая (*Platanthera chlorantha* (Cust.) Rchb.), пыльцеголовник красный (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) и пыльцеголовник крупноцветковый (*Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce). Представленные виды занесены в Красную книгу Российской Федерации (2008) (за исключением *Pl. chlorantha*), Красную книгу города Севастополя (2018) и Красную книгу Республики Крым (2015) с природоохранным статусом «редкий вид».

Ценопопуляции исследуемых орхидных были изучены в разных местообитаниях Юго-Западного Крыма (рис. 1).



Рис. 1. Выявленные местообитания исследуемых дикорастущих орхидных
I – окрестности села Родное (перспективный ГПЗ «Уппинская котловина»), II – долина реки Боса (ГПЗ «Байдарский»); III – гора Куш-Кая (ГПЗ «Мыс Айя»), IV – долина реки Коккозки (у села Соколиное), V – окрестности села Многогоречье.

Для проведения популяционных исследований вида закладывались пробные площади (ПП), в пределах которых выделялись учетные площадки размером 1×1 м. ПП № 1 заложена в нижней части склона северной экспозиции у села Родное (перспективный Государственный природный заказник (ГПЗ) «Уппинская котловина»), ПП № 2 и № 3 – на склоне долины реки Боса в 4-х км южнее села Родниковое в ГПЗ «Байдарский», ПП № 4 – на склоне горы Куш-Кая (ГПЗ «Мыс Айя») рядом с «Большой Севастопольской тропой» в редколесье сосны брутийской и можжевельника высокого, ПП № 5 и № 6 – на склоне долины реки Коккозки в 3-х км юго-восточнее села Соколиное, ПП № 7 и № 8 – в окрестностях села Многогоречье (у истока реки Бельбек). Почвы на пробных площадях дерново-карбонатные, преимущественно щебнистые. Морфометрию орхидных проводили в полевых условиях, без изъятия растений из природы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведен анализ популяционных показателей, который включал расчет плотности популяций, возрастных спектров, изменчивости морфометрических показателей и виталитета.

Плотность популяции. Значения средней плотности популяции отражают степень благоприятности мест произрастания исследуемых орхидей. Значение плотности обследованных популяций дикорастущих орхидных колеблется в пределах 1,8–12,0 экземпляров/м² (табл. 1).

Таблица 1

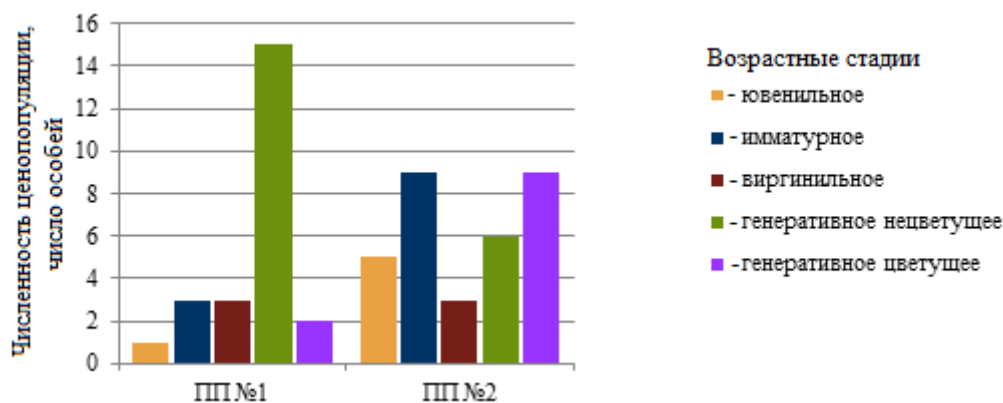
Некоторые популяционные показатели исследуемых видов дикорастущих
орхидных Юго-Западного Крыма

ЦП	Местообитание	Название вида, в скобках – № ПП	Плотность популяции, экземпляров м ²	Изменчивость морфометрических показателей, %			Индексы жизненности	
				Морфометрические показатели листа*	Морфометрические Показатели Репродуктивной сферы**	Средний уровень изменчивости	Q	IVC
I	Окрестности села Родное	Анакамптис пирамидальный (ПП № 1)	12,0	11,8	12,3	12,0	0,50	1,09
II	Долина реки Боса	Анакамптис пирамидальный (ПП № 2)	8,0	24,1	30,3	27,2	0,39	0,90
		Любка зеленоцветковая (ПП № 3)	3,7	9,5	20,2	14,9	0,47	0,93
III	Гора Куш- Кая	Любка зеленоцветковая (ПП № 4)	1,8	15,1	17,7	16,4	0,50	1,01
IV	Долина реки Коккозки	Любка зеленоцветковая (ПП № 5, 6)	3,7	19,9	29,2	24,5	0,49	1,03
		Пыльцеголовник красный (ПП № 6)	3,5	15,9	18,9	17,4	0,50	–
V	Окрестности села Многоречье	Пыльцеголовник крупноцветковый (ПП № 7)	2,5	15,3	38,5	26,9	0,42	–
		Любка зеленоцветковая (ПП № 8)	7,0	14,0	17,1	15,5	0,45	1,00

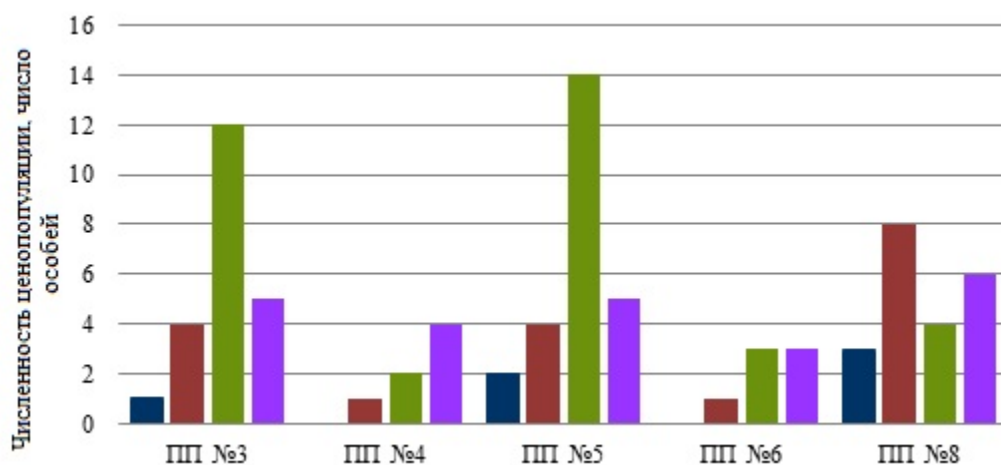
Примечание к таблице: ЦП – обозначение ценопопуляции на карте (рис. 1); ПП – пробная площадь;
* – длина, ширина листьев, число крупных жилок; ** – длина цветоноса, длина соцветия, число цветков,
число плодов (при наличии); «–» – невозможность применения метода для данной ценопопуляции; Q –
индекс качества ценопопуляций; IVC – индекс виталитета ценопопуляций.

Наиболее благоприятным местообитанием для видов орхидных являются окрестности села Родное, где плотность анакамптиса пирамидального достигает 12 экземпляров/м². Наименьшие значения плотности характерны для ценопопуляции любки зеленоцветковой обследованного участка горы Куш-Кая (1,8 экземпляров/м²).

Возрастные спектры. Исследуемые ценопопуляции представлены прегенеративными и генеративными онтогенетическими стадиями (рис. 2, 3), что свидетельствует об успешном процессе семенного размножения. Ценопопуляции анакамптиса пирамидального полночленные (рис. 2а). Ценопопуляции любки зеленоцветковой характеризуются преобладанием генеративных стадий (рис. 2б), только в окрестностях села Многогоречье (ПП № 8) преобладают виргинильные растения.



а

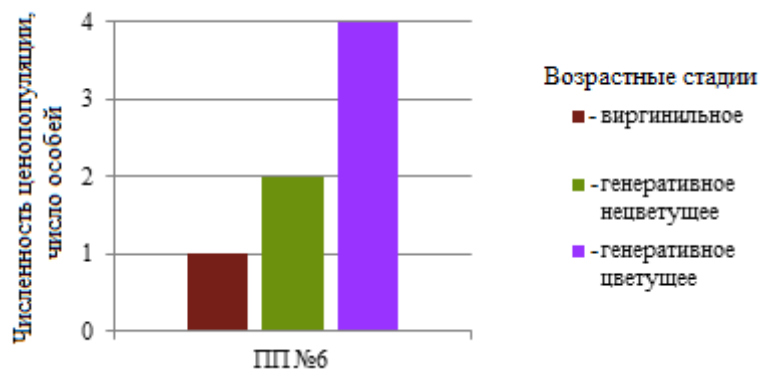


б

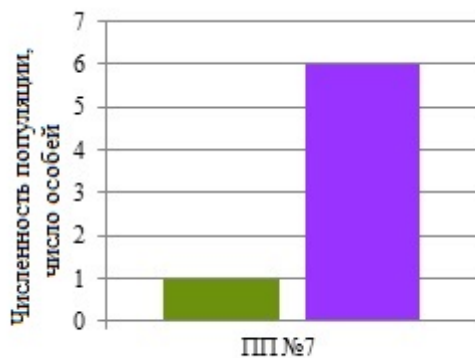
Рис. 2. Численность ценопопуляций и соотношение онтогенетических групп исследуемых видов орхидных Юго-Западного Крыма

а – анакамптис пирамидальный; б – любка зеленоцветковая.

Ценопопуляции пыльцеголовника красного характеризуются преобладанием генеративных стадий при наличии виргинильного состояния (рис. 3а), а в обследованных ценопопуляциях пыльцеголовника крупноцветкового – только генеративные растения (рис. 3б). **Изменчивость морфометрических показателей.** Проведена оценка изменчивости морфометрических показателей с использованием коэффициента вариации (рис. 4, 5; табл. 1). Анакамптис пирамидальный, произрастающий в окрестностях села Родное, в среднем характеризуется низким уровнем изменчивости морфометрических показателей (12,0 %), а в долине реки Боса – повышенным (27,2 %). Очень низкий уровень изменчивости наблюдается для ценопопуляции данного вида в окрестностях села Родное по показателю «ширина



а



б

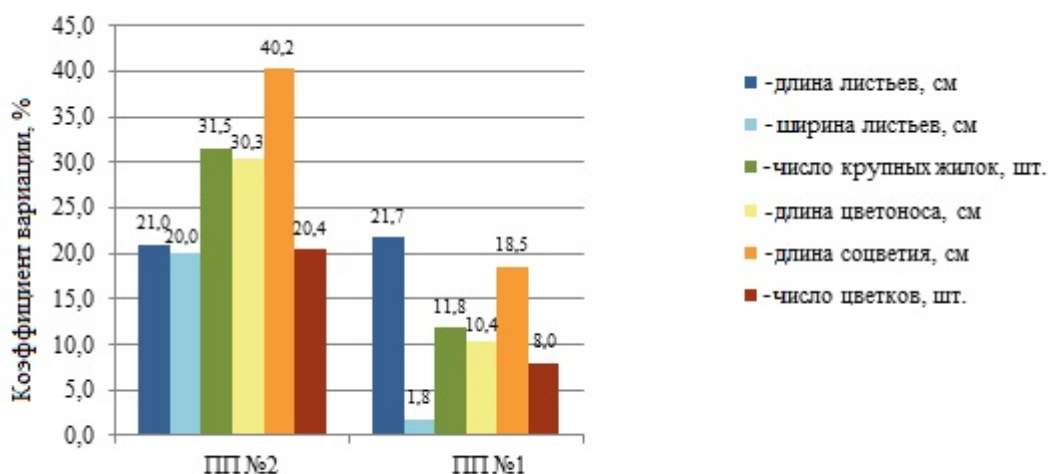
Рис. 3. Численность ценопопуляций и соотношение онтогенетических групп исследуемых видов орхидных Юго-Западного Крыма

а – пыльцеголовник красный; б – пыльцеголовник крупноцветковый; ПП – пробная площадь.

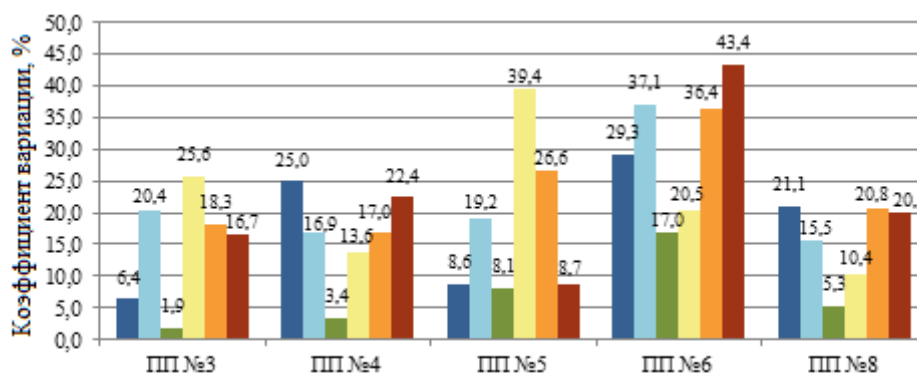
листьев» (1,8 %) (рис. 4а). В отличие от анакамптиса пирамидального, произрастающего в долине реки Боса, любка зеленоцветковая в данном местообитании характеризуется средней изменчивостью морфометрических признаков (14,9 %). Повышенный уровень изменчивости признаков у любки зеленоцветковой наблюдается в долине реки Коккозки (24,5 %). У пыльцеголовников красного и крупноцветкового наибольшей выравненностью характеризуется показатель «длина листьев» с уровнями изменчивости 13,8 % (средний) и 10,6 % (низкий) соответственно (рис. 5). В целом, в обследованных ценопопуляциях дикорастущих орхидных показатели репродуктивной сферы (число цветков, длина соцветия и цветоноса) наиболее изменчивы (табл. 1).

Виталитет (жизненность). Согласно методике Ю. А. Злобина (1989) границы низкого (с), среднего (б) и высокого (а) классов виталитета находили, с учетом средних арифметических значений каждого признака. Результаты показали, что преобладающим является средний класс (б). Значения критерия Q для всех исследуемых ценопопуляций указывают на процветающий виталитетный тип (табл. 1).

Индекс IVC принимает наибольшие значения для анакамптиса пирамидального в окрестностях села Родное (1,09). Для любки зеленоцветковой IVC колеблется в пределах от 0,93 до 1,03 с максимальным значением в долине реки Коккозки. Из обследованных местообитаний наиболее благоприятные условия произрастания складываются для ценопопуляции анакамптиса пирамидального в окрестностях села Родное, на что указывают значения плотности, индекса жизненности IVC и наибольшей выравненности



а



б

Рис. 4. Коэффициенты вариации (%) морфометрических показателей генеративного состояния исследуемых видов орхидей Юго-Западного Крыма

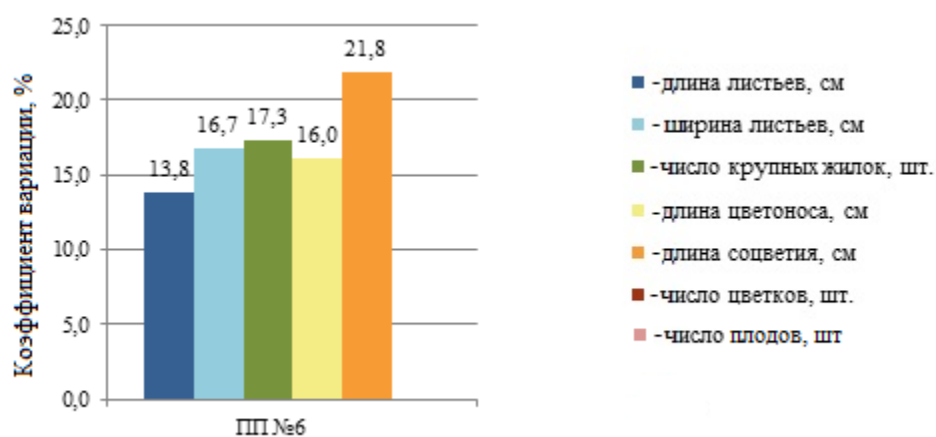
а – анакамптис пирамидальный; б – любка зеленоцветковая.

морфометрических показателей. Несмотря на достаточно высокую плотность анакамптиса пирамидального в долине реки Боса, значения индекса *IVC* здесь минимальны, а изменчивость максимальна среди представленных ценопопуляций (табл. 1).

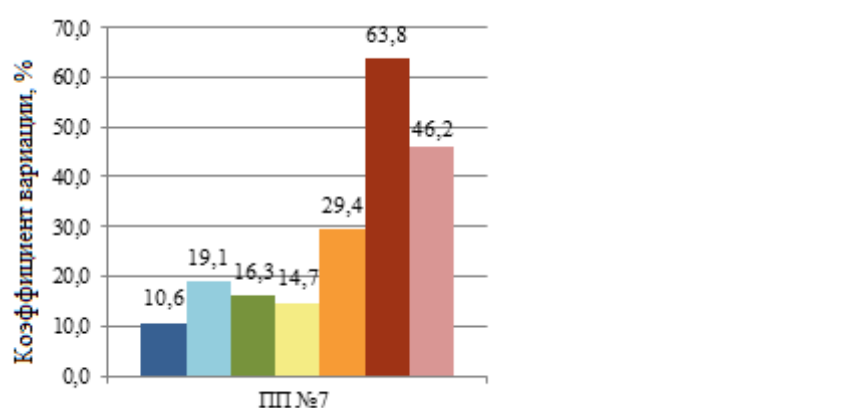
ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные местообитания характеризуются разновозрастным спектром с преобладанием генеративных нецветущих и цветущих стадий, что в целом свидетельствует о нормальном процессе развития. Морфометрические показатели репродуктивной сферы (число цветков, длина соцветия и цветоноса) наиболее изменчивы.

Исследуемые ценопопуляции относятся к процветающему виталитетному типу. Наименьшая плотность среди обследованных ценопопуляций дикорастущих орхидных отмечена для любки зеленоцветковой на склоне горы Куш-Кая. Наиболее благоприятные условия произрастания складываются для ценопопуляции анакамптиса пирамидального в



а



б

Рис. 5. Коэффициенты вариации (%) морфометрических показателей генеративного состояния исследуемых видов орхидей Юго-Западного Крыма

а – пыльцеголовник красный; б –пыльцеголовник крупноцветковый.

окрестностях села Родное, на что указывают значения плотности, индекса жизненности IVC и наибольшей выравненности морфометрических показателей. Однако для некоторых ценопопуляций характерно сочетание достаточно высокой плотности и невысоких значений жизненности, поскольку динамика популяционных показателей складывается под воздействием различных факторов, в том числе циклических, сезонных и случайных. Невысокая численность некоторых ценопопуляций делает их уязвимыми к антропогенному воздействию.

Таким образом, потенциальной угрозой существования исследуемых видов орхидных являются в основном не природные, а антропогенные факторы: разрушение мест произрастания вследствие строительства, прокладки дорог, рекреации и выпаса. Для сохранения редких видов орхидных необходимы комплексные действия в научной, правовой, экономической и организационной сферах, в том числе создание новых ООПТ.

Статья подготовлена по теме государственного задания ФИЦ "Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН", № 121030100028-0.

Список литературы

- Вахрушева Л. П., Кучер Е. Н. Особенности репродуктивного усилия некоторых видов орхидей Крыма // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – К., 1997. – С. 65–67.
- Виляева Н. А. Редкие растения национального парка «Смоленское Поозерье»: биология, экология, вопросы охраны: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 – М., 2016. – 19 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы ценологических популяций растений. – Казань: Казанский университет, 1989. – 146 с.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Холодов В. В. Экология опыления ремнелепестника козьего (*Himantoglossum caprinum*) в Крыму // Охрана и культивирование орхидей. Материалы IX Международной конференции (26 – 30 сентября 2011 г.) – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 187–194.
- 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». – Том 22 (61). – 2009. – № 1. – С. 24–34.
- Иванов, С. П., Сволынский А. Д. Особенности фенологии цветения ранневесенних меллитофильных орхидей (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 85–96.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всеросс. популяц. семинара 16–21 февраля 2004. Ч. 2. – Сыктывкар, 2004. – С. 113–120.
- Кипкаева А. В., Иванов С. П., Сволынский А. Д. Особенности антропоэкологии ятрышника обезьяньего (*Orchis simia* Lam.) (Orchidaceae) в Предгорной зоне Крыма. Сообщение I. Пространственное распределение, филлотаксис соцветий, фенология цветения // Экосистемы. – 2018. – Вып. 14 (44). – С. 51–65.
- Красная книга города Севастополя / [Отв. ред. д. б. н. Довгаль И. В. и д. б. н. Корженевский В. В.] – Калининград: ООО Издательский дом «РОСТ-ДООАФКЛ», 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: ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.
- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / [Ред. Р. В. Камелин и др.]. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. – 855 с.
- Курамова В. В., Иванов С. П., Сволынский А. Д. Некоторые антропоэкологические особенности орхидеи *Neotinea tridentata* в Крыму: пространственное размещение, параметры и цветовая гамма соцветий // Экосистемы. – 2022. – Вып. 31 (61). – С. 143–154.
- Курамова В. В., Сволынский А. Д., Иванов С. П. Сравнительный анализ особенностей опыления орхидеи *Anacamptis morio caucasica* в двух ценопопуляциях в Предгорной зоне Крыма // Экосистемы. – 2020. – Вып. 22 (52). – С. 72–81.
- Легухова В. Ю., Потапенко И. Л. Новая популяция *Ophrys oestriifera* M. Bieb. (Orchidaceae) в Юго-восточном Крыму // Экосистемы. – 2015. – Вып. 1 (31). – С. 61–65.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1972. – 283 с.
- Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дис. ... на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН. – СПб., 1995. – 26 с.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / ВНИИ охраны природы и заповед. дела. – М.: ВНИИприроды, 1986. – 34 с.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Особенности антропоэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10 (29). – С. 68–76.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Особенности антропоэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11 (30). – С. 144–157.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.
- Фатерыга А. В. Новый чеклист орхидных (Orchidaceae) флоры Крыма // Экосистемы. – 2019. – Вып. 17 (47). – С. 38–43.
- Orchid Conservation: a global perspective. Natural History Publications / [Ed. Dixon K. W., Kell S. P., Barrett R. L., Cribb P. J.]. – 2203. – P. 1–24.

Sidorenko M. V., Yunina V. P., Kochak M. A., Bondareva L. V. Assessment of state of cenopopulations of some protected species of orchids (Orchidaceae) in the South-Western Crimea // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 134–143.

The article discusses the state of cenopopulations of four rare species of wild orchids: *Anacamptis pyramidalis*, *Platanthera chlorantha*, *Cephalanthera rubra*, *Cephalanthera damasonium*. The coenopopulations of the studied orchids were studied in different habitats of the South-Western Crimea. Experimental units (1×1 m) were made in test areas to conduct population studies of the species. The density of the cenopopulation – one of the most important ecological indicators of the spatial distribution of populations – was revealed. This parameter was defined as the number of plants per unit area. Age spectra of cenopopulations, variability of morphometric indicators and vitality were determined. The cenopopulations were represented by pregenerative and generative ontogenetic stages, indicating a successful process of seed reproduction. Low number of some cenopopulations makes them vulnerable to anthropogenic impact. A potential threat to existence of the studied species of orchids is the destruction of habitats resulting from construction of buildings and roads, recreation, picking flowers for bouquets and grazing. Conservation of rare orchid species requires integrated action in scientific, legal, economic and organisational spheres. The results of the research can be used for development of principles of rational nature management, measures for the protection of rare and endangered plant species, organization of activities to support and preserve the biodiversity of rare plant species in Crimea.

Key words: cenopopulations, population density, age spectra, variability of morphometric indicators, vitality, conservation of rare species.

Поступила в редакцию 19.01.23

Принята к печати 20.02.23

УДК 58.055

Роль ветровых и водных потоков в распространении семян березы повислой *Betula pendula* Roth, 1788

Тимофеев А. Н.

Воронежский государственный педагогический университет
Воронеж, Россия
www72@bk.ru

Береза повислая (*Betula pendula* Roth, 1788), являясь анемохорным растением, распространяет семена по воздуху на расстояние до нескольких километров от материнского растения. Но и при падении на поверхность земли вблизи дерева, семена могут продолжить движение с помощью воды вместе с ее потоками, или ветра, катясь по земле. Это происходит, обычно, на самих дорогах и в полосе придорожного пространства. При избытке атмосферных осадков в теплое время года на уплотненной почве дорог образуются потоки воды, которые могут переносить семена берез на большие расстояния. В зимнее время года семена берез, попадая в снежную дорожную колею, могут скользить по ней, подгоняемые ветром, так же распространяясь на значительные расстояния. Часто при таких способах распространения семена, в конце концов, размещаются не равномерно, а агрегировано. Лесные дороги могут способствовать распространению семян берез за пределы лесного массива, так как ветер над дорогой способен выдувать семена из леса на открытые пространства, в то время как из-под полога леса, где ветровые потоки ослаблены и поверхность почвы покрыта лесной подстилкой и растениями, семена берез остаются лежать на земле и при высокой конкуренции за ресурсы, включая свет, не развиваются во взрослое растение. На открытых территориях роль дорог в распространении анемохорных семян меньше, чем на лесных дорогах. Различия в характере ветровых потоков на открытой территории над дорогами и над остальной ее частью незначительны, в то время как на лесной территории скорость ветра над дорогой может быть в несколько раз больше, чем в лесу. На дорогах открытых территорий большее значение в распространении семян имеют водные потоки. При всей важности роли дорог в распространении семян березы, первостепенную роль играет их парение и перенос в ветровых потоках до падения на поверхность почвы. При отрыве от материнского дерева семена улетают на значительные расстояния и равномерно распределяясь имеют больше шансов прорасти и развиваться во взрослое растение, выдержав конкуренцию за ресурсы. Дороги лишь способствуют их распространению, предоставляя дополнительные возможности, что, бесспорно, необходимо учитывать в биоэкологических исследованиях.

Ключевые слова: береза повислая, семенное размножение берез, анемохорные растения, лесные дороги.

ВВЕДЕНИЕ

Береза повислая (*Betula pendula* Roth, 1788) является эвритопным древесным растением, произрастающим среди хвойных и лиственных лесных массивов, на опушках, на открытых солнцу луговых биотопах и остепненных участках (Заика и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2021). Часто березу высаживают в городах, создавая аллеи и отдельные композиции в парках и скверах. Семена березы, созревая в конце лета, распространяются ветром в период листопада и зимой (Захаров и др., 2005; Гарбарук и др., 2021). За счет своего небольшого веса и специальных приспособлений они способны переноситься ветряными потоками на расстояние более 10 км от материнского дерева (Валикханова и др., 2013; Сиволапов и др., 2013). Семенами березы охотно питаются многие виды мелких птиц, преимущественно представители отряда воробьинообразные (Шмидт, 2012; Михина, Михин, 2013).

Детальное изучение анемохорного распространения семян берез приводится в монографии Р. Е. Левиной (1957) – первой обобщающей сводке по вопросам строения и распространения плодов. Позже было составлено множество математических моделей воздушного переноса семян с учетом их массы, парусности и характеристик ветра для анемохорных древесных растений, в том числе для березы. Экспериментальные данные по распространению березовых диаспор приводятся в работе О. И. Евстигнеева с соавторами (2017). С высоты 15 и 20 м на открытом пространстве они рассеивали семена с целью определения расстояния их воздушного перемещения. Результаты полевых исследований по

дальности анемохорного распространения семян двух видов берез от материнского дерева содержатся в работе А. К. Денисова с соавторами (1973). Противоречивыми выглядят сведения о перемещении семян анемохоров по поверхности земли, покрытой снегом. Е. В. Вульф (1932) считает, что порывами ветра семена могут перемещаться по насту на значительные расстояния, но это явление не является массовым. Естественное возобновление древесных пород на свободных и пригодных для этого территориях возможно лишь при массовой фронтальной диссеминации.

Но дальнейшее перемещение диаспор не гарантирует быстрый захват новых территорий и образование новых ценоотических группировок. Большинство растительных зародышей гибнет, не получив развития из-за отсутствия необходимого комплекса благоприятных факторов. Семена значительного количества видов деревьев Средней полосы России прорастают при влажности 50 % от абсолютно сухого веса лесной подстилки. Полное или частичное удаление подстилки, мохового или лишайникового покровов способствует появлению всходов, но не является гарантией их сохранности. Травяной покров при значительном разрастании также препятствует появлению, сохранности и росту всходов. Рост подроста под пологом древостоя находится в обратной зависимости от степени сомкнутости крон деревьев. Процесс возобновления находится под значительным воздействием животного мира. Повреждения им может проходить на всех стадиях развития растений и иметь лимитирующее значение. Поэтому, хотя в эволюционном плане распространение семян ветром выгодно и характерно для огромнейшего количества видов растений, но и здесь существуют жесткие лимиты, сдерживающие рост численности и скорость расселения фитобиоты.

Несмотря на все бесспорные преимущества массового анемохорного распространения семян в образовании новых лесовосстановительных сообществ, нельзя не учитывать значение в этом процессе геохории и хионохории (Левина, 1957, 1987). Распространение семян с помощью ветра по поверхности земли или по снежному насту в некоторых случаях может происходить на значительно большее расстояние, чем по воздуху, но для этого должны сложиться определенные условия. Автомобильные дороги, пролегающие через естественные экосистемы, изменяют характеристики многих экологических факторов, усиливая или ослабляя их показатели. В этой связи воздействия этих факторов на организмы приобретает новое значение.

Выявление роли ветровых и водных потоков в распространении семян березы повислой по дорогам и придорожным территориям является целью наших исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования осуществлялись в период 2017–2020 годов на территории Воронежской области. Проводились наблюдения за распространением семян березы повислой в условиях города и территорий дикой природы. Для выделения отдельных групп семян в ходе наблюдений применялось их окрашивание в водном растворе красителя (метиленовая синь).

На территории города Воронеж визуально были обследованы три административных района, где произрастали березы в виде аллей и отдельно стоящих деревьев, с целью выявления подроста, образовавшегося от самосева на относительно пригодных для прорастания семян территориях (участки земли, лишенные твердого покрытия). Для выяснения возможности перемещения семян с помощью автотранспортных средств проводился внешний осмотр автомобилей на парковках близ березовых деревьев при различных погодных условиях. С этой же целью осматривалась мусороуборочная техника.

На территории природных экосистем для исследований были выбраны 8 проезжих грунтовых дорог – 5 на лесной территории и 3 на территории лугов. Скорость ветра на лесной территории и открытых пространствах определялась с помощью анемометра. Для выяснения дальности распространения березовых диаспор в зимний период в определенную точку дорожной колеи помещалась сотня окрашенных семян. Продвигаясь вдоль дорожной колеи, визуально отмечали окрашенные семена, перемещенные ветром. Фиксировалось удаление

семян от исходной точки в зависимости от направления и скорости ветра. В весенне-осенний период определялось удаление окрашенных семян (100 шт.) от исходной точки при помощи потоков талой или дождевой воды. Исследование проводили в 7 ручьевых придорожных потоках различной протяженности и скорости течения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение семян березы имеет свои особенности в зависимости от места произрастания деревьев (открытые и закрытые территории в дикой природе, городские ландшафты и т. д.) и климатических особенностей годового сезона (влажность воздуха и поверхностного слоя почвы, снежный покров и его состояние, рельеф местности, скорость, сила и направление ветра). Рассмотрим несколько вариантов распространения березовых семян и возможности дальнейшего развития проростков.

Березы, растущие в городе. Особенности городской среды обитания берез в первую очередь заключаются в том, что большая площадь поверхности территории города представлена асфальтовым и бетонным покрытием, поверхностный слой представлен разнообразными по составу почвогрунтами, режимы увлажнения, дыхания, элементного обмена в которых сильно трансформированы в сравнении с территориями дикой природы, на многих участках отмечена сильная загазованность воздуха выбросами автотранспорта и промышленных предприятий, нарушен тепловой режим из-за нагрева твердых дорожных покрытий и каменных строений, изменен световой режим из-за неравномерного освещения в дневное время (тень от различных строений) и дополнительного наружного освещения улиц (уличные фонари, наружная световая реклама, свет из окон домов, свет автомобильных фар) в ночное время (Кулагин, Николаева, 2014; Климчук, 2015). В условиях города семена берез практически не прорастают по многим причинам: попадая большей частью на асфальтовые покрытия, они либо смываются дождевыми потоками в ливнево-сточные водоприемники (канализационные решетки на дорогах), либо удаляются специализированными клининговыми службами – сметаются вместе с другим мусором дворниками или поливально-уборочными машинами с проезжей части (Тагирова, Кулагин, 2015; Попкова и др., 2021). В зимний период семена березы, опадая на убираемые территории, могут также удаляться вместе со снегом с автомобильных или пешеходных дорог и вывозиться в специально отведенные для складирования снега места (обычно за пределы города). Если семена вместе со снегом попадут в благоприятные условия, то весной, после таяния снега, пройдя стратификацию, они способны прорасти. Нередко семена березы из-за своих малых размеров прилипают к колесам автомобилей или другим частям корпуса, чему способствует налипший в этих местах снег. В таком виде семена могут перемещаться на большие расстояния не только по городу, но и за его пределы. Из 202 осмотренных автомобилей на парковках близ берез в зимний период на поверхности 128 транспортных средств были обнаружены прилипшие семена берез. Количество прилипших к автомобилям семян при визуальном осмотре было примерно в 2–3 раза большим в сырую погоду или при оттепели, когда тает снежный покров и налипает вместе с семенами берез на корпус и колеса транспорта. По нашим наблюдениям, наиболее долго на поверхности автомобилей семена берез могут оставаться при понижении зимней температуры после оттепели, примерзая к корпусу и распространяясь на значительные расстояния. Скопления прилипших семян большей частью наблюдаются под крыльями корпуса, над колесами, единичные находки могут быть обнаружены в любых частях автомобиля, в том числе их значительное количество часто наблюдается в радиаторной решетке.

Если на территории города семена березы всё же попадут в благоприятные для их прорастания условия, то есть большая вероятность, что проростки берез будут удалены с газонов, клумб, палисадников, бульваров специальными службами озеленения, как элементы, не вписывающиеся в общую картину ландшафтного дизайна данной конкретной территории. Визуальное обследование трех административных районов города Воронежа не выявило ни одного экземпляра молодых берез, выросших путем самосева. Исходя из вышеизложенного,

следует отметить, что роль семенного расселения и развития березы повислой в условиях городской среды обитания крайне незначительна.

Березы, растущие в условиях дикой природной среды. В отличие от антропогенного городского ландшафта, наземный слой здесь представлен полноценной почвой с нормальным протеканием всех почвенных процессов, если почва не повреждена. Отсутствие твердых антропогенных покрытий оптимизирует тепловой, водный и газовый режим функционирования почв. На открытых участках своего обитания береза достаточно быстро образует хорошо развивающийся самосев, который распространяется от опушек лесов, осваивая новые, незаселенные другими деревьями и кустарниками, территории (Михин, Михина, 2014; Новикова и др., 2016; Кузнецова, Сауткина, 2019). В глубине леса, при высокой густоте размещения деревьев верхнего яруса и густом подлеске, распространение и прорастание семян берез затруднительно. Скорость ветровых потоков и жесткая конкуренция за жизненные ресурсы играют при этом первостепенную роль (Михина, Михин, 2013; Румянцев, 2019). Анемохорные семена березы в плохо продуваемой чаще леса не смогут распространяться на значительные расстояния от материнского дерева и, падая по близости, не выдерживают конкуренции за свет, питательные вещества, не достигают почвы, исчезая в лесной подстилке под действием различных фитофагов.

Особую роль в распространении семян березы на лесных территориях играют дороги и просеки, являясь своеобразными коридорами, где динамические характеристики ветровых потоков имеют более высокие значения в сравнении с территорией под пологом леса (Тимофеев, 2019). Это означает, что анемохорные семена березы могут распространяться по таким коридорам более эффективно. В осенний период до выпадения снега семена разносятся ветром по таким коридорам в большом количестве, особенно, если березы произрастают вдоль лесных дорог и распределяются относительно равномерно, оседая либо на самих дорогах, либо выдуваясь через них на другие территории, либо в теплые солнечные дни поднимаясь вместе с конвекционными потоками воздуха, исходящими от открытого пространства дороги более интенсивно, чем от территории над пологом леса, и осаждаясь в его чаще или улетая за лесные пределы.

После выпадения снега, распределение семян может меняться от относительно равномерного к агрегированному. Причиной тому являются несколько факторов. Во-первых, уплотненный и подмерзший сверху снежный покров в лесах и на открытых пространствах представляет собой относительно ровную и скользкую поверхность для перемещения по нему семян берез с помощью ветра. Они могут скользить по насту на большие расстояния до тех пор, пока не ослабнет сила ветра или на пути возникнут препятствия в виде каких-либо природных объектов (поваленные деревья, скопления травянистых растений, камней, неровности микрорельефа местности), антропогенных построек, дорог и так далее. Снабиваясь у таких препятствий, семена берез могут находиться возле них длительное время, пока ветер не изменит свое направление, или не возникнут другие факторы, способствующие дальнейшему их передвижению. Но, обычно, через некоторое время, меняются условия пребывания семян в местах их концентрации – меняются климатические факторы (температура, выпадение осадков), изменяется поверхностная структура снежного покрова, появляются животные потребители семян и так далее. Все это исключает дальнейшее передвижение семян по поверхности снежного покрова при помощи ветра. Семена остаются в таких местах до весны, образуя скопления, и, если затем прорастают, то из-за высокой степени внутривидовой конкуренции, многие их проростки обречены на скорую гибель.

Несколько иная картина складывается зимой на лесных дорогах. В замерзших колеях дорог семена берез также могут скапливаться в значительных количествах. При совпадении векторов направления дороги и ветряного потока семена будут распространяться по дорожной колее на километры. Максимальное удаление окрашенных в ходе эксперимента семян березы составляло около 2 км. Изменения конфигурации дороги (повороты, изгибы) и ее отклонение от вектора движения воздушных масс приведет, при достаточно большой силе и скорости ветра, к выбрасыванию семян из дорожной колеи и их дальнейшему

распространению по ледяному насту. Если же скорость и сила ветра малы, то семена будут скапливаться в колее на поворотах дороги. Значение для распространения семян по дорожной колее имеет также интенсивность транспортного потока. При высоком значении этого показателя семена могут в большом количестве вдавливаясь в снег на дне дорожной колеи по всей ее протяженности. Если интенсивность движения низкая, семена, в случае их скоплений на дорожных поворотах, также вдавливаются в снег, количественно накапливаясь там при последующих наслоениях семян, приносимых ветром в течение зимнего периода. Обладая малыми размерами и весом, семена берез могут прилипнуть к колесам и другим частям кузова автомобилей и распространяться по дорогам на многие километры.

В весенний период семена берез могут подхватываться придорожными ручьями талого снега и потоком воды также переноситься на большие расстояния. По нашим наблюдениям – от 20 до 600 м в зависимости от полноводности ручья и препятствий на его пути. При наличии последних, семена скапливаются у таких водных заторов, и их дальнейшее развитие будет происходить в условиях высокой конкурентной борьбы за ресурсы с высокой долей смертности проростков.

На открытых, безлесных, территориях роль дорог в ветровом распространении семян несколько снижается, но остается значимой при водном переносе семян. Ветер на лугах, степных и остепненных территориях относительно равномерен как над дорогой, так и над покрытой растительностью территорией, также сглажены различия в силе конвекционных потоков, поэтому дорожный фактор здесь нивелирован. Семена берез, опускаясь в травяной покров, уже не выдуваются ветром, оставаясь там до возможного прорастания. Экспериментально помещая семена на размеченную площадку пойменного луга, мы наблюдали за их движением при скорости ветра от 3 до 18 м/с – все семена оставались в траве, не выдуваемые ветром. В то же время на дороге семена реагировали на ветер при его скорости от 2 м/с, а при скорости 4 м/с и выше – могли отрываться от земли. На лесных дорогах скорость ветра может быть в несколько раз выше, чем под пологом леса, поэтому значимость дорог в распространении семян здесь выше в сравнении с открытой местностью.

Считается, что для формирования новых растительных сообществ необходим массовый занос семян на неосвоенные территории (Левина, 1957). Единично проросшие семена, развившиеся в деревья, у которых возможна только автогамия, в последствии не смогут сформировать полноценные популяции, способные к образованию ценозов (Удра, 1988). Тем не менее, семена берез из-за своих сравнительно малых размеров (около 3–4 мм) способны небольшими скоплениями распространяться с помощью ветра и воды на дорожных территориях внутри леса на расстояния, превышающие их перемещения вне дорог. В экспериментах О. И. Евстигнеева с соавторами (2017) по анемохорному распространению семян березы вне дорог, они улетали от исходной точки на максимальное расстояние 195–220 м. В наших исследованиях на лесных дорогах, как указывалось выше, семена могли перемещаться на расстояние до 2 км.

При всей важности роли дорог в распространении семян березы, все же первостепенную роль играет их парение и перенос в ветровых потоках до падения на поверхность почвы. При отрыве от материнского дерева семена улетают на значительные расстояния и равномерно распределяясь имеют больше шансов прорасти и развиваться во взрослое растение, выдержав конкуренцию за ресурсы. Дороги лишь способствуют их распространению, предоставляя дополнительные возможности, что, бесспорно, необходимо учитывать в биоэкологических исследованиях.

ВЫВОДЫ

На анемохорное распространение семян березы повислой существенное влияние оказывают влажность воздуха и поверхностного слоя почвы, снежный покров и его состояние, рельеф местности, скорость, сила и направление ветра и антропогенный фактор, включающий луговые и лесные дороги, привносящие локальные изменения характеристик фоновых абиотических условий.

Роль семенного размножения березы в условиях городской среды и дикой природы резко отличаются. В городах в силу значительной площади, покрытой асфальтом и бетоном, а также из-за систематических уборок территории семенное прорастание и развитие деревьев практически невозможно. На визуально обследованной территории трех административных районов Воронежа не обнаружено ни одного молодого дерева березы, выросшего из семян путем самосева на свободных от твердых покрытий участках.

В условиях дикой природы особую роль в распространении семян березы, кроме всего прочего, играют дороги и просеки, которые являются своеобразными коридорами, где абиотические факторы будут отличаться от таковых под пологом леса. В частности, здесь происходит увеличение скорости ветровых горизонтальных потоков и возникновение конвекционных потоков воздуха от хорошо прогреваемой поверхности дорог, способствующих переносу семян на дальние расстояния.

Лесные дороги оказывают различное влияние на распределение семян в разные сезоны года. В бесснежный период придорожные потоки воды, формирующиеся на уплотненной почве грунтовых дорог или дорог с твердым покрытием, перенося семена берез, распределяют их по территории чаще агрегированно, чем равномерно. Это зависит от условий водного потока (полноводность, заторы на пути воды, микрорельеф и т. д.). В зимний период в заснеженных дорожных колеях могут скапливаться семена, сдуваемые в них ветром. По таким колеям, в зависимости от силы ветра и конфигурации дорог, семена могут распространяться на разные расстояния, распределяясь также неравномерно. Определенную роль в этом процессе играет и автотранспорт, колеса которого могут вдавливать семена берез в снег, прекращая их зимнее перемещение, либо распространять семена дальше, если они прилипают к внешним частям автомобиля. Таким образом, в наземном распространении и распределении семян в разные периоды года важную роль играют потоки воды и ветра на дорожных территориях.

Лесные дороги могут способствовать распространению семян берез за пределы лесного массива, так как ветер на дорогах способен выдувать семена из леса на открытые пространства, в то время как из-под полога леса, где ветровые потоки ослаблены и поверхность почвы покрыта лесной подстилкой и растениями, семена берез остаются лежать на земле и не развиваются во взрослое растение при высокой конкуренции за ресурсы, включая свет.

На открытых территориях роль дорог в распространении анемохорных семян меньше, чем на лесных дорогах. Различия ветровых потоков над дорогами и открытой территорией незначительны, в отличие от лесной территории, где скорость ветра над дорогами в несколько раз может превышать скорость ветра под пологом леса. На дорогах открытых территорий большее значение в распространении семян имеют водные потоки.

Дороги в распространении семян имеют второстепенное значение. Главную роль играют воздушные потоки, уносящие семена в момент их отрыва от материнского растения, до опускания их на землю. Распределение семян в этом случае более равномерно и выживаемость их выше.

Таким образом, в распространении семян березы повислой имеет значение комплекс факторов, значение которых может меняться в зависимости от присутствия дорог, пролегающих по естественным или урбанизированным территориям.

Список литературы

- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Пространственная и возрастная структура популяций березы повислой и карельской березы // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2021. – № 11. – С. 22–38.
- Валикханова К. К., Музафарова А. А., Гасымов Р., Галеев Э. И. Возобновление березы повислой на промышленных отвалах в Башкирском Зауралье // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. – 2013. – № 1 (25). – С. 97–98.
- Вульф Е. В. Введение в историческую географию растений. – Л.: Изд-во сельскохоз. и колхозно-кооперативной литературы, 1932. – 356 с.

- Гарбарук Д. К., Углянец А. В., Воронцовская А. Н. Лесообразование в бывших населенных пунктах, расположенных на плодородных почвах в зоне отчуждения Чернобыльской атомной электростанции // Труды БГТУ. Серия 1: Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. – 2021. – № 2 (246). – С. 36–50.
- Денисов А. К., Денисов С. А., Кудрявцев Е. К. Анемохория берез пушистой и бородавчатой // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 1973. – № 3. – С. 6–9.
- Евстигнеев О. И., Мурашев И. А., Коротков В. Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов // Лесоведение. – 2017. – № 1. – С. 45–52.
- Заика В. К., Криницкий Г. Т., Иваницкий Р. С. Естественное возобновление, лесоводственно-экологические и морфофизиологические особенности формирования насаждений на брошенных сельскохозяйственных землях северо-западного Подолья // Наукові праці Лісівничої академії наук України. – 2013. – № 11. – С. 41–50.
- Захаров В. М., Шкиль Ф. Н., Кряжева Н. Г. Оценка стабильности развития березы в разных частях ареала // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. – 2005. – № 1. – С. 77–84.
- Климчук А. Т., Нашенов Ж. Б., Климчук С. К. Семенное размножение березы бородавчатой в условиях центрального Казахстана // Наука, техника и образование. – 2015. – № 2 (8). – С. 25–26.
- Кузнецова Н. Ф., Сауткина М. Ю. Состояние лесов и динамика их породного состава в центральном федеральном округе // Лесохозяйственная информация. – 2019. – № 2. – С. 25–45.
- Кулагин А. А., Николаева В. В. Весенние фенолитмы березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей в городе Уфа (республика Башкортостан) // Вестник Башкирского университета. – 2014. – Т. 19, № 4. – С. 28–31.
- Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во Моск. университета, 1957. – 360 с.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. – 160 с.
- Михин В. И., Михина Е. А. Агроресомелиорация в условиях адаптивно-ландшафтного земледелия центрального Черноземья // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 6. – С. 16–32.
- Михина Е. А., Михин В. И. Полезащитные насаждения Центрального Черноземья // Актуальные направления научных исследований XXI века: теория и практика. – 2013. – № 4. – С. 198–205.
- Новикова М. А., Грязькин А. В., Новиков Я. А., Любимова А. С., Сырников И. А. Структура и состояние подроста березы под пологом древостоев // Успехи современного естествознания. – 2016. – № 5. – С. 58–63.
- Попкова А. В., Зыков И. Е., Федорова Л. В. К оценке стабильности развития березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях г. Орехово-Зуево // Современные здоровьесберегающие технологии. – 2021. – № 4. – С. 184–193.
- Румянцев Д. Е., Фролова В. А., Денисова Н. Б. Результаты дендрохронологических исследований в древостоях березы на территории домодедовского лесничества Московской области // Успехи современного естествознания. – 2019. – № 3. – С. 25–33.
- Сиволапов А. И., Алиев Э. В., Чеботарев В. В. Особенности создания культур сосны, березы и дуба на гарях Усманского бора // Современные проблемы науки и образования. – 2013. – № 6. – С. 9–21.
- Тагирова О. В., Кулагин А. Ю. Характеристика состояния насаждений березы повислой (*Betula pendula* Roth) с использованием методов относительного жизненного состояния деревьев и интегрального показателя стабильности развития растений (Уфимский промышленный центр, республика Башкортостан) // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2015. – № 4 (1). – С. 160–167.
- Тимофеев А. Н. Факторы, влияющие на распространение семян ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). // Биологическое разнообразие и устойчивость лесных и урбоэкосистем. Первые международные чтения памяти Г. Ф. Морозова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ». – 2019. – С. 129–131.
- Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. – Киев: Наукова думка, 1988. – 197 с.
- Шмидт С. В. Биологические эффекты температурного воздействия на растения // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. – 2012. – № 7. – С. 122–127.

Timofeev A. The role of wind and water flows in the distribution of birch seeds (*Bettula pendula*) Roth, 1788 // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 144–151.

An anemochore plant silver birch (*Bettula pendula* Roth, 1788) disperses seeds with wind up to several kilometers from a parent plant. But even when the seeds fall down near a tree, they can continue their movement by means of water, or by the wind, rolling along the ground. This usually happens on roads and in the strips of roadside space. In warm season excessive rainfalls form streams of water on compacted road soil that can carry birch seeds over long distances. In winter, birch seeds can slide down snowy road tracks, driven by the wind and spreading over considerable distances. These methods of seeds disperse result in aggregated distribution. Forest roads can contribute to spreading of birch seeds outside the forest area, since the wind over the road is able to blow seeds out of the forest into open spaces. Under the forest canopy, wind flows are reduced and the soil surface is covered by forest litter and plants. In such conditions birch seeds remain lying on the ground, therefore, high competition for resources, including light, hinders their development into an adult plant. In open areas, the role of roads in distribution of anemochore seeds is less vivid than in the forest. Difference in the nature of wind flows in open area above roads and other territories is insignificant, while in the forest the wind speed over the road can be several times greater than in the thicket. Experiments show that in the roads of open areas, water flows have more substantial impact in seeds distribution. Despite significance of roads, wind plays a leading role in spreading birch seeds, bearing them before they hit the ground. When separated from the parent tree, the seeds fly away over considerable distances and, being evenly distributed, they have a greater chance of germinating and developing into an adult plant, withstanding competition for resources. Roads only facilitate their distribution, providing additional opportunities, which should undoubtedly be taken into account in bioecological studies.

Key words: *Bettula pendula*, birch seed propagation, anemochore plants, forest roads.

Поступила в редакцию 11.01.23

Принята к печати 02.02.23

УДК 502.572: 504.05

Сорбционная способность декоративных травянистых растений в условиях загрязнения почвы ионами хрома

Фрунзе О. В.

Донецкий национальный университет
Донецк, Донецкая Народная Республика
o.frunze@donnu.ru

Тяжелые металлы входят в число основных загрязнителей окружающей среды, и их токсичность становится проблемой, приобретающей все большее экологическое значение. Хром присутствует в почвах техногенного региона в дозах, превышающих предельно допустимые концентрации, и оказывает токсичный эффект на растительные и животные организмы, напрямую или косвенно негативно влияет на здоровье человека. Традиционно извлечение ионов хрома из почв проводится химическим осаждением. Однако этот метод не позволяет уменьшить концентрацию хрома до такого низкого уровня, как того требует экологическое законодательство. Биосорбция – это процесс, при котором биологические объекты используются для поглощения ионов тяжелых металлов. Это перспективный альтернативный метод очистки почв городской среды и агропромышленного комплекса, благодаря его низкой стоимости и высокой способности поглощать металлы. Большая часть ионов хрома представлена в почвах в трёхвалентной [Cr(III)] и шестивалентной [Cr(VI)] формах. Поведение хрома в почве, перенос из почвы в растение и накопление в различных частях растений зависят от его химической формы, типа растения и физико-химических свойств почвы. Изучалась сорбционная способность некоторых видов декоративных травянистых растений в условиях загрязнения почвы ионами хрома. Константа адсорбции была найдена по изотерме Ленгмюра. Рассчитан фактор переноса металла. По результатам исследований выделены виды декоративных травянистых растений – гипераккумуляторы ионов тяжелых металлов, которые можно рекомендовать для технологии фиторемедиации почв техногенного региона.

Ключевые слова: биосорбция, хром, декоративные травянистые растения, фиторемедиация, Донбасс, техногенно трансформированная среда.

ВВЕДЕНИЕ

Химические соединения, которые поступают в экосистемы в результате деятельности человека, могут накапливаться в почве, водной среде, атмосфере. Почва может аккумулировать множество токсичных соединений, которые в результате биологических процессов поступают в пищевые цепи или грунтовые воды (Алемасова, 2019). Неправильная и небрежная утилизация промышленных отходов часто приводит к загрязнению окружающей среды (Лязгунова, 2017). Загрязнение включает точечные источники, такие как выбросы, стоки и твердые сбросы промышленных предприятий, выхлопные газы автомобилей, выплавка металлов или добыча полезных ископаемых, а также неточечные источники (например, использование пестицидов или чрезмерное использование удобрений) (Глухов, 2001; Глухов и др., 2002; Глухов и др., 2016). Каждый из источников оказывает свое пагубное воздействие на жизнедеятельность растений и животных, здоровье человека, но те источники, которые загрязняют почву ионами тяжелых металлов, вызывают серьезную озабоченность в связи с высокой степенью аккумуляции этих элементов в почве. Они не могут быть инактивированы, а лишь переходят из одного состояния в другое.

Хром – это тяжелый металл, который встречается в окружающей среде в трехвалентной Cr(III) и шестивалентной Cr(VI) формах (Dakiky и др., 2002). В трехвалентной форме хром [Cr(III)], как микроэлемент, необходим для углеводного обмена животных и человека, тогда как шестивалентный хром [Cr(VI)] является очень токсичным (Saha, 2011). Шестивалентный хром в 100 раз более токсичен, чем трехвалентная форма хрома (Saha, 2011). Это связано с тем, что шестивалентный хром – сильный окислитель, способный высвобождать свободные радикалы, которые могут оказывать канцерогенное воздействие на живые клетки (Panidi, 2016). Соединения, содержащие шестивалентный хром, широко используются в различных

отраслях промышленности, таких как кожевенная, гальванопокрытие, порошковая металлургия, текстильная промышленность, а также изготовление и обработка сплавов (Ernst, 2006).

Рекультивация почв техногенного региона, загрязненных ионами тяжелых металлов, с помощью химических и физических методов, как правило, требует серьезные капиталовложения и имеет побочные экологические эффекты поэтому лучшим методом защиты окружающей среды от загрязнения является его предотвращение (Мандра и др., 2019). Тем не менее, это не всегда возможно, и как только металлы попадают в почву и связываются ее органическими комплексами. В отличие от органических загрязнителей на основе углерода, тяжелые металлы не могут быть разложены или полностью удалены, поэтому традиционные методы очистки почв, загрязненных тяжелыми металлами, являются сложными и дорогостоящими (Сафонов, 2020; Сафонов и др., 2021).

Фиторемедиация является одним из наиболее оптимальных методов очистки загрязненных тяжелыми металлами почв. Это технология *in situ*, в которой используется растительность и связанная с ней микробиота. Она основана на использовании растений-гипераккумуляторов ионов тяжелых металлов для восстановления почвы путем связывания металлов в ризосфере или их переноса в надземную часть растений, некоторым растениям свойственны механизмы избирательного поглощения ионов тяжелых металлов из почвы. Технология фиторемедиации почв, загрязненных тяжелыми металлами включает фитоэкстракцию, фитостабилизацию и ризофильтрацию (Meena, 2020).

При фитоэкстракции используются растения-гипераккумуляторы, которые поглощают из почвы ионы тяжелых металлов и накапливают их в корнях и побегах. Однолетние растения затем могут быть собраны с участка и впоследствии храниться как опасные отходы или использоваться для извлечения металлов. Идеальное для фитоэкстракции растение должно быстро расти, производить большое количество биомассы и быть способным сорбировать и накапливать высокие концентрации металлов в вегетативных органах. По сравнению с традиционными методами рекультивации почв, фитоэкстракция экономически эффективна и менее трудоемка (Safonov, 2021).

Цель работы – изучить сорбционную способность некоторых видов декоративных травянистых растений в условиях загрязнения почвы ионами хрома, определить фактор переноса металлов и выявить виды-гипераккумуляторы ионов тяжелых металлов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследований при проведении эксперимента были использованы декоративные травянистые растения: Клевер обыкновенный (*Ricinus communis* L.), Рапс обыкновенный (*Brassica napus* L.) Фацелия пижмолистная (*Phacelia tanacetifolia* Benth.).

Исследование по влиянию загрязнения почва ионами хрома проводилось по схеме полного однофакторного пятиуровневого эксперимента (табл. 1).

В качестве загрязнителей использовался нитрат хрома Cr(III) по стехиометрическому отношению. Концентрации хрома составляли 0 ПДК, 0,5 ПДК, 1 ПДК, 1,5 ПДК, 2 ПДК. Семена растений проращивались согласно их биологическим особенностям.

Выращивание велось на протяжении тридцати дней, продолжительности светового дня 14 часов, температуре 20–22 °С и влажности почвы около 70 % общей влажности. В каждый сосуд вносилось по 350 г почвы, просеянной через почвенное сито с диаметром отверстий 3 мм, в который предварительно вносился нитрат хрома согласно схеме эксперимента.

Содержание хрома в растительном материале определяли по методу атомно-абсорбционной спектроскопии по В. Прайсу на атомно-абсорбционном спектрофотометре «Сатурн-3». Метод основан на кислотном вскрытии растительного сырья, распылении полученных растворов в пламя ацетилен-воздух или введении в графитовую печь спектрофотометра полученного раствора с последующей электротермической атомизацией.

Полученные данные обрабатывали статистически с помощью специально разработанных программ по методу Даннета.

Таблица 1

Схема эксперимента влияния загрязнения почвы ионами хрома на сорбционную способность некоторых видов декоративных травянистых растений

Вариант загрязнения	Концентрации загрязнителя
	Cr(NO ₃) ₃ , мг/кг (в перерасчете на Cr ³⁺)
1	0 (контроль)
2	1,5 (0,5 ПДК)
3	3 (1 ПДК)
4	4,5 (1,5 ПДК)
5	6 (2 ПДК)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что способность растений накапливать в своих органах ионы хрома зависит как от концентрации металла, так и от видоспецифических особенностей растений (рис. 1–3).

Современные технологии восстановления почв, загрязнённых такими тяжелыми металлами как Pb, Cd, Cr, Ni, Co, Mn, Hg и As и так далее используют сорбционные свойства растений. В развивающихся странах очищенные и неочищенные сточные воды обычно используются для орошения сельскохозяйственных угодий, что приводит к накоплению в почвах тяжёлых металлов. Это негативно сказывается на качестве пехотных земель. Сорбция тяжелых металлов из загрязненных участков почвы с помощью зеленых технологий является приемлемым подходом.

Исследования сорбционной способности некоторых видов декоративных травянистых растений в условиях загрязнения почвы ионами хрома показали, что в вариантах внесения в почву ионов хрома в концентрации 0,5 ПДК наблюдалось некоторое уменьшение содержания данного металла в корнях проростков *R. communis* на 9,5 %, по сравнению с растениями, выращенными на незагрязненной почве. При увеличении концентрации поллютанта до 1 ПДК мы отметили увеличение концентрация ионов хрома в корнях на 12,8 %. В условиях внесения ионов хрома в концентрации 1,5 ПДК, концентрация токсиканта в корневой системе увеличилась на 68 %, а при внесении хрома в концентрации 2 ПДК концентрация ионов хрома в корнях увеличилась практически в два раза.

Обработка экспериментальных данных показала, что степень сорбции хрома корневой системой клещевины описывается уравнением Вагелера – Ленгмюра. На рисунке 1 изображена линеаризованная зависимость содержания хрома в корнях растений *R. communis* от содержания хрома в почве. Уравнение зависимости имеет вид:

$$y = 0,46x + 1,74, R^2 = 0,8505, \quad (1)$$

где R^2 – достоверность аппроксимации R^2 .

При внесении в почву ионов хрома в концентрации 0,5 ПДК прослеживалось уменьшение концентрации данного металла в надземной части проростков *R. communis* на 9,1 % в сравнении с контролем. При дальнейшем увеличении концентрации хрома в почве

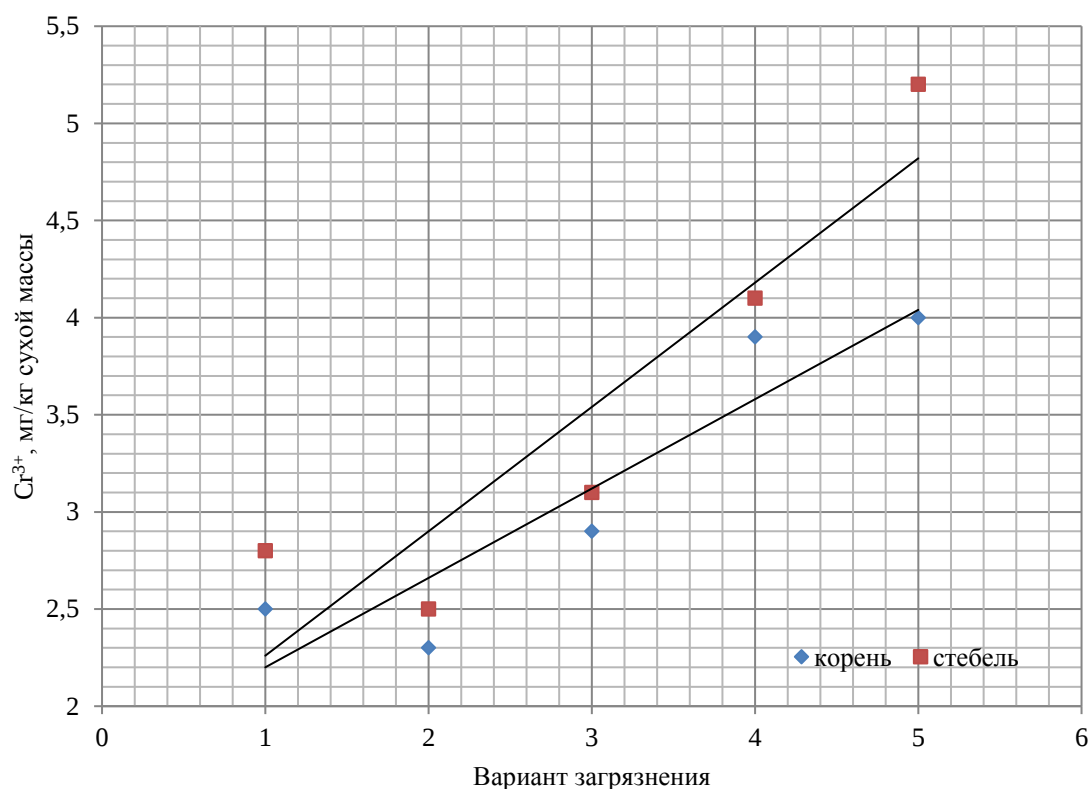


Рис. 1. Сорбция ионов хрома вегетативными органами проростков *Ricinus communis*

до 1 ПДК, содержание токсиканта в стеблях растений увеличилось на 45 %. Аналогичное увеличение концентрации ионов хрома в надземной части наблюдали и при увеличении концентрации токсиканта в почве на 1,5 ПДК, в условиях которого содержание металла в стеблях увеличилось на 56 % в сравнении с растениями, выращенными на незагрязненной почве.

На рисунке 1 изображена линейаризованная зависимость содержания хрома в стеблях растений *R. communis* от содержания хрома в почве. Уравнение зависимости имеет вид:

$$y = 0,64x + 1,62 \quad R^2 = 0,8373, \quad (2)$$

где R^2 – достоверность аппроксимации R^2 .

В вариантах внесения в почву ионов хрома в концентрации 0,5 ПДК наблюдалось уменьшение содержания данного металла в корневой системе проростков *B. napus* на 7,8 % (рис. 2). При дальнейшем повышении концентрации поллютанта до 1 ПДК его концентрация в корнях данных растений увеличилась на 28%. В условиях внесения в почву ионов хрома в концентрации 1,5 ПДК, концентрация токсиканта в корневой системе увеличилась практически на 70 %, а при дальнейшем увеличении хрома до 2 ПДК, его концентрация в корнях проростков увеличилась практически на 97 %.

Обработка экспериментальных данных показала, что степень сорбции хрома корневой системой *B. napus* также описывается линейаризованной зависимостью Вагелера – Ленгмюра. Уравнение зависимости имеет вид:

$$y = 0,79x + 1,47, \quad R^2 = 0,89, \quad (3)$$

где R^2 – достоверность аппроксимации R^2 .

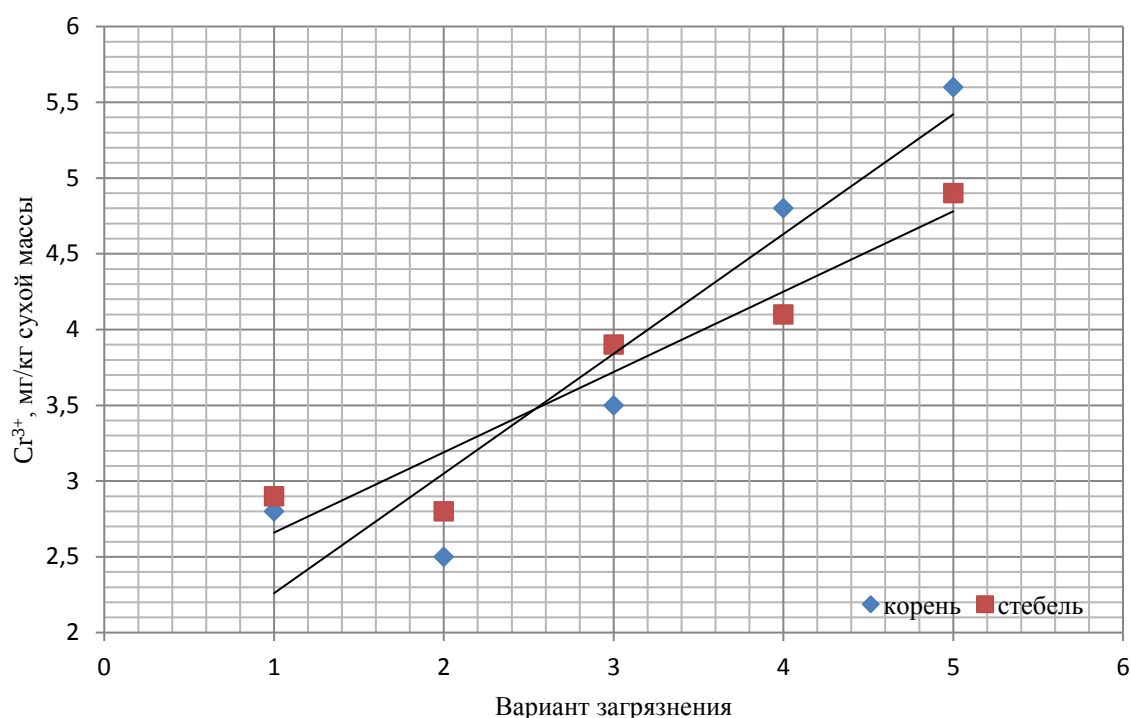


Рис. 2. Сорбция ионов хрома органами проростков *Brassica napus*

При внесении в почву ионов хрома в концентрации 0,5 ПДК не прослеживалось увеличения данного металла в надземной части проростков *B. napus*, а наблюдалось некоторое уменьшение концентрации токсиканта в сравнении с контролем. При дальнейшем увеличении концентрации хрома в почве до 1 ПДК, содержание токсиканта в стеблях растений увеличилось практически на 34 %. Аналогичное увеличение концентрации ионов хрома в надземной части наблюдали и при увеличении концентрации токсиканта в почве до 1,5 и 2 ПДК, в условиях которого содержание металла в стеблях увеличилось на 41–68 % в сравнении с растениями, выращенными на незагрязненной почве.

На рисунке 2 изображена линеаризованная зависимость содержания хрома в стеблях растений от содержания хрома в почве.

Уравнение зависимости имеет вид:

$$y = 0,53x + 2,13, R^2 = 0,9097, \quad (4)$$

где R^2 – достоверность аппроксимации R^2 .

В вариантах внесения в почву ионов хрома в концентрации 0,5 ПДК наблюдалось повышение содержания данного металла в корневой системе проростков *Ph. tanacetifolia* на 25 %, по сравнению с растениями, выращенными на незагрязненной почве (рис. 3). При дальнейшем повышении концентрации поллютанта до 1 ПДК так же увеличивалась концентрация ионов хрома в корнях данных растений практически на 66 %. Но в условиях внесения ионов хрома в концентрации 1,5 ПДК, концентрация токсиканта в корневой системе снизилась, а при дальнейшем увеличении свинца до 2 ПДК, его концентрация в корнях проростков так же продолжала уменьшаться. Обработка экспериментальных данных показала, что степень сорбции хрома корневой системой *Ph. tanacetifolia* описывается логарифмической зависимостью.

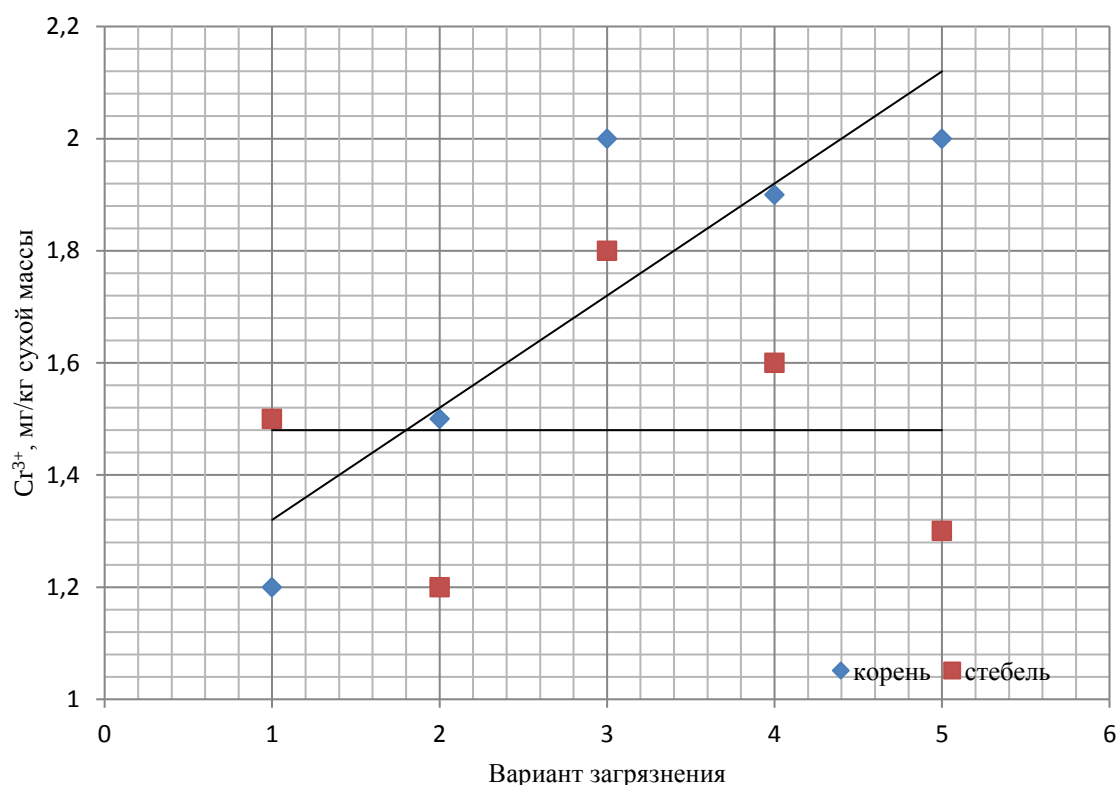


Рис. 3. Сорбция ионов хрома органами проростков *Phacelia tanacetifolia*

Уравнение зависимости имеет вид:

$$y = 0,5294 \ln(x) + 1,2131, R^2 = 0,8914, \quad (5)$$

где R^2 – достоверность аппроксимации R^2 .

При внесении в почву ионов хрома в концентрации 0,5 ПДК прослеживалось уменьшение концентрации данного металла в надземной части проростков *Ph. tanacetifolia* на 25 % в сравнении с контролем. Но в условиях внесения ионов хрома в концентрации 1 ПДК, концентрация токсиканта в надземной части проростков резко возросла. При дальнейшем увеличении концентрации ионов хрома в почве до 1,5 ПДК его концентрация в стеблях растений уменьшилась, но превышала контрольные показатели и при внесении в почву 2 ПДК хрома, его концентрация в надземной части продолжала снижаться. Степень сорбции хрома надземной частью проростков *Ph. tanacetifolia* описывается линейной зависимостью.

Уравнение зависимости имеет вид:

$$y = 16x + 1,48, R^2 = 0,098, \quad (6)$$

где R^2 – достоверность аппроксимации R^2 .

Сорбция металлов зависит от видовой специфики растений, химической характеристики металлов и характеристики почвы. Проведённые исследования показали, что представители растений-гипераккумуляторов принадлежат к различным семействам, таким как Asteraceae, Brassicaceae, Linaceae, Amaranthaceae, Caryophyllaceae, Boraginaceae, Lamiaceae, Solanaceae и так далее.

Одним из показателей сорбционной способности растений является фактор переноса металла – это отношение концентрации металла в органах растений к концентрации

металла в почве, подверженной фиторемедиации. В таблице 2 представлены данные фактора переноса ионов хрома для изученных видов декоративных травянистых растений.

Исследования показали, что у *B. napus* и *R. communis* фактор переноса металла для хрома практически равен 1, что говорит о высокой способности данных видов растений накапливать ионы тяжелых металлов в вегетативных органах. Наименьшую способность накапливать ионы тяжелых металлов показали проростки *Ph. tanacetifolia*, фактор переноса металла которых составил 0,75.

Таблица 2

Фактор переноса ионов хрома растениями

№ п/п	Вид растения	Семейство	Фактор переноса Cr^{3+}
1	<i>Brassica napus</i>	Brassicaceae	0,99
2	<i>Ricinus communis</i>	Euphorbiaceae	1,00
3	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Boraginaceae	0,75

Технология фиторемедиации заключается в использовании определённого конкретного вида растений для восстановления почвы путём деактивации ионов металлов в ризосфере или транслокации их в надземные части. Новая технология фитосорбции имеет ряд преимуществ, таких как малозатратность и высокая эстетика проведения технологии (Безель, 2019; Васильева, 2019).

Фиторемедиация имеет ряд некоторых недостатков: 1) наличие комплекса нескольких типов тяжелых металлов и органических загрязнителей могут представить сложность в накоплении; 2) климатические и гидрологические условия могут ограничить рост растений, используемых для рекультивации; 3) это длительный процесс, который может занять несколько лет, и он применим только к верхним слоям почвы; 4) накопленная растениями биомасса может превратиться в опасные отходы, для которых будет необходима надлежащая утилизация.

Эффективность выбранной технологии зависит от видов растений, устойчивых к абиотическим и антропогенным факторам, их способности сорбировать более высокие концентрации тяжёлых металлов. Подбор растений осуществляется с учётом высоких темпов роста, степени накопления биомассы и скорости поглощения ионов тяжелых металлов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования показали, что наибольшая сорбционная способность отмечена у проростков *Brassica napus* и *Ricinus communis*, наименьшая сорбционная способность отмечена проростки *Phacelia tanacetifolia* Benth.

У проростков *B. napus* и *R. communis* фактор переноса металла для хрома равен 1, что позволяет отнести данные растения к гипераккумуляторам тяжелых металлов и использовать их в технологии фиторемедиации почв, загрязненных ионами тяжелых металлов. Наименьшую способность накапливать ионы тяжелых металлов показали проростки *Ph. tanacetifolia* фактор переноса металла которых не превысил 1,0.

Список литературы

Алемасова А. С. Накопление тяжелых металлов мохообразными в различных экотопах Донбасса // Трансформация экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов: Материалы Международной научной конференции (Киров, 16-18 апреля 2019 г.). – Киров: ВятГУ, 2019. – С. 60–65.

Безель В. С., Жуйкова Т. В., Дуля О. В., Балыбердина Н. С. Внутривидовая изменчивость металлоустойчивости семенного потомства *Taraxacum officinale* Wigg. s.l.: анализ на основе зависимостей «доза – эффект» // Экология. – 2019. – № 4. – С. 263–269.

- Васильев А. Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // Экология. 2019. – № 2. – С. 88–100.
- Глухов А. З., Хархота А. И. Растения в антропогенно трансформированной среде // Промышленная ботаника. – 2001. – Т. 1. – С. 5–10.
- Глухов А. З., Сафонов А. И. Перспективы проведения фитоиндикационного мониторинга техногенно трансформированных экотопов // Промышленная ботаника. – 2002. – Т. 2. – С. 7–14.
- Глухов А. З., Сафонов А. И. Экосистемное нормирование по данным фитоиндикационного мониторинга // Донецкие чтения 2016: образование, наука и вызовы современности: Материалы I Международной научной конференции (Донецк, 16-18 мая 2016 г.). – Т. 1. – Донецк: Изд-во ЮФУ, 2016. – С. 311–312.
- Лянгузова И. В. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки // Экология. – 2017. – № 4. – С. 250–260.
- Мандра Ю. А., Есаулко А. Н., Ключин П. В. Экологическая оценка городских территорий с использованием растений различных таксонов в качестве индикаторов // Юг России: экология, развитие. – 2019. – Т. 14, № 4. – С. 134–146. DOI: 10.18470/1992-1098-2019-4-134-146.
- Сафонов А. И. Новые виды растений в экологическом мониторинге Донбасса // Вестник Донецкого национального университета. Серия А: Естественные науки. – 2020. – № 1. – С. 96–100.
- Сафонов А. И., Глухов А. З. Экологический фитомониторинг в Донбассе: эмпирические блоки методологии // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики. Материалы XVIII Международной научно-практической конференции. – Тольятти, 2021. – С. 225–227.
- Dakiky M., Manassra A., Mer'eb M. Selective adsorption of chromium (VI) in industrial wastewater using low-cost abundantly available adsorbents // Advances in Environmental Research. – 2002. – Vol. 6. – P. 533–540.
- Ernst W. H. O. Evolution of metal tolerance in higher plants // Forest Snow and Landscape Research. – 2006. – Vol. 80, N 3. – P. 251–274.
- Meena M. K. Impact of arsenic-polluted groundwater on soil and produce quality: a food chain study // Environmental Monitoring and Assessment. – 2020. – Vol. 192, N 12. – P. 785.
- Panidi E., Trofimez L., Sokolova J. Application of phyto-indication and radiocesium indicative methods for microrelief mapping // IOP Conf. Series Earth and Environmental Science. – 2016. – N 34. – P. 12–29.
- Saha R., Nandi R., Saha B. Sources and toxicity of hexavalent chromium // Journal of Coordination Chemistry – 2011. – Vol. 64. – P. 1782–1806.
- Safonov A., Glukhov A. Ecological phytomonitoring in Donbass using geoinformational analysis // Problems of Industrial Botany of Industrially Developed Regions 2021. VI International Scientific Conference. BIO Web Conf. – Vol. 31, 00020. – 2021. – 4 p. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213100020>.

Frunze O.V. Sorption capacity of ornamental herbaceous plants in conditions of soil contamination with chromium ions // Ekosistemy. 2023. Iss. 33. P. 152–159.

Heavy metals are among the main environmental pollutants, and their toxicity is becoming a problem of increasing ecological importance. Chromium is present in the soils of the technogenic region in doses exceeding the maximum permissible concentrations, and has a toxic effect on plant and animal organisms, directly or indirectly negatively affects human health. Traditionally, the extraction of chromium ions from soils is carried out by chemical precipitation. However, this method does not allow to reduce the concentration of chromium to such a low level, as required by environmental legislation. Biosorption is a process in which biological objects are used to absorb heavy metal ions. This is a promising alternative method of cleaning the soils of the urban environment and the agro-industrial complex, due to its low cost and high ability to absorb metals. Most chromium ions are present in soils in trivalent [Cr(III)] and hexavalent [Cr(VI)] forms. The behavior of chromium in the soil, transfer from soil to plant and accumulation in various parts of plants depend on its chemical form, plant type and physico-chemical properties of the soil. The sorption capacity of some types of ornamental herbaceous plants was studied under conditions of soil contamination with chromium ions. The adsorption constant was found from the Langmuir isotherm. The metal transfer factor is calculated. According to the results of the research, the types of ornamental herbaceous plants – hyperaccumulators of heavy metal ions, which can be recommended for the technology of phytoremediation of soils in a technogenic region, have been identified.

Key words: biosorption, chromium, ornamental herbaceous plants, phytoremediation, Donbass, technogenically transformed environment.

*Поступила в редакцию 14.01.23
Принята к печати 20.03.23*

УДК 630*43: 630.431.2

Влияние пожаров разной периодичности на травяно-кустарничковый ярус в сосняках Красноярской лесостепи

Ковалева Н. М., Собачкин Р. С.

Институт леса имени В. Н. Сукачева СО РАН

Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»

Красноярск, Россия

nk-75@mail.ru

В средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных Красноярской лесостепи смоделированы и проведены экспериментальные выжигания разной периодичности (ежегодное, через 2 года, через 3 года и однократное выжигание) с имитацией естественных весенних пожаров. Пожар 2014 года средней силы привел к гибели травяно-кустарничкового и мохового покрова. Экспериментальные выжигания 2015–2018 годов представляли собой беглые пожары слабой силы, при которых живой напочвенный покров сгорел мозаично (на 60–70 %). Экспериментальные пожары привели к снижению встречаемости, проективного покрытия и фитомассы основного доминанта (*Vaccinium vitis-idaea*). В послепожарном сообществе увеличилось проективное покрытие видов *Rubus saxatilis* и *Maianthemum bifolium*. Наибольшее видовое богатство травяно-кустарничкового яруса отмечено при пожарах с периодичностью 2 года, наименьшее – при ежегодных выжиганиях. Большинство видов (80–94 %) послепожарного сообщества – это виды, присутствующие в допожарном насаждении. Максимальный индекс видового разнообразия (Индекс Шеннона) отмечен при пожарах с периодичностью 2 года, минимальный – при однократном выжигании. Наименьшее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса отмечено при ежегодных выжиганиях и при пожарах с периодичностью 2 года (12 и 14 % соответственно), при однократном выжигании и при экспериментальных пожарах с периодичностью 3 года проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составило 32 и 34 % соответственно. В допожарном сообществе средняя величина надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса составляла $16,0 \pm 5,0$ г/м². На 5-й год исследований величина надземной фитомассы составила: при однократном выжигании – $40,5 \pm 4,3$ г/м², при пожарах с периодичностью 3 года – $15,9 \pm 3,3$ г/м², с периодичностью пожаров 2 года – $3,6 \pm 0,7$ г/м², при ежегодных выжиганиях – $7,0 \pm 4,2$ г/м².

Ключевые слова: контролируемые выжигания, сосняк, видовое разнообразие, напочвенный покров, периодичность пожаров.

ВВЕДЕНИЕ

Пожары являются важным природным и антропогенным экологическим фактором, трансформирующим лесные экосистемы и определяющим условия формирования растительности (Санников, 1992; Johnson, 1992; Shugart et al., 1992; Goldammer, Furyaev, 1996; Reyes, Casal, 2008; Proença et al., 2010). Пожары влияют на прорастание семян некоторых травянистых видов и возобновление древесных пород (Санников, 1992; Granström, Schimmel, 1993; Ruokolainen, Salo, 2006; Risberg, Granström, 2009), повышают разложение растительного опада и гумуса, доступность катионов, pH и микробной активности почвы, увеличивают скорость цикла азота (Wardle et al., 1998; Certini, 2005). В результате лесных пожаров происходит гибель мохового покрова и снижение мощности подстилки, которые могут привести к увеличению видового богатства травяно-кустарничкового яруса (Schimmel, Granström, 1996). Лесные пожары способствуют значительному снижению лесистости, видового разнообразия, индексов концентрации видового богатства и редких видов, доли участия в растительном сообществе «лесных» видов, а также засорению растительных сообществ чужеродными видами на гарях (Driscoll, Henderson, 2008; Макаров и др., 2019; Richter et al., 2019).

В прошлом столетии частые низовые пожары в лесостепной зоне Красноярского края способствовали формированию длительно-производных разнотравных сосняков. За период с 1880 по 1978 год межпожарный интервал составил 8,4 лет (Иванова и др., 2002; Валендик и др., 2011). Отсутствие пожаров за последние 70 лет привело к формированию мощного

мохового покрова, а также трансформации сосняков разнотравных и бруснично-разнотравных в сосняки разнотравно-зеленомошные. Со сменой доминантов живого напочвенного покрова произошло снижение видового разнообразия и продуктивности травяно-кустарничкового яруса (Иванова и др., 2002). За период с 1963 по 2006 год видовой состав и обилие травяно-кустарничкового яруса сократились, возросла роль мохового покрова. Проективное покрытие мохового яруса составило 70–80 %, тогда как в 1960–1970-х годах – не более 5 % (Бугаева, 2009).

Цель исследования – оценить влияние экспериментальных пожаров разной периодичности на живой напочвенный покров в средневозрастных сосняках Красноярской лесостепи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования явились сосняки разнотравно-зеленомошные, расположенные в экспериментальном хозяйстве «Погорельской бор», который территориально входит в Красноярскую островную лесостепь (56°22' с. ш., 92°57' в. д.). Абсолютные высоты района исследований колеблются в пределах 250–300 м. Климат резко континентальный, средняя годовая температура воздуха 0,5 °С. Продолжительность вегетационного периода 150 дней. Среднегодовое количество осадков 400 мм (Агроклиматический..., 1961; Справочник..., 1967). Растительный покров представлен сосняками бруснично-разнотравными и разнотравными на дерново-подзолистых почвах.

В средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных в 2014–2018 годы проведены экспериментальные пожары разной периодичности. Все выжигания проведены в ранневесенний период. Перед каждым выжиганием проводились замеры температуры и влажности воздуха (термогигрометр Testo 625), скорости ветра (ручной чашечный анемометр) (табл. 1). Зажигания проводили по направлению ветра от одной из сторон пробной площади (ПП). Силу пожара определяли по Н. П. Курбатскому (1962).

В однородном средневозрастном (60 лет) древостое (10С) (площадью 0,12 га) заложены 4 пробные площади (ПП) (по 0,03 га каждая). На ПП 1 проведено однократное выжигание (2014 г.), на ПП 2 периодичность выжиганий составила три года (два выжигания в 2014 и 2017 гг.), на ПП 3 – периодичность два года (три выжигания в 2014, 2016, 2018 гг.), на ПП 4 проведены ежегодные выжигания (пять выжиганий: в 2014, 2015, 2016, 2017 и 2018 гг.). Пробные площади друг от друга были разделены минерализованными разрывами. Каждая ПП была разделена на три секции размером 10×10 м. В каждой секции заложено по 5 постоянных учетных площадок (1×1 м), на которых проводили ежегодную оценку видового богатства и проективного покрытия. Надземную фитомассу отбирали рамкой 20×25 см (в 6-ти кратной повторности на каждой ПП). В лабораторных условиях образцы высушивали при температуре 100–105 °С до абсолютно-сухого состояния, с последующим взвешиванием. Все приведенные в статье значения запасов указаны в абсолютно-сухом состоянии.

Средние таксационные показатели сосновых ценозов на каждой ПП до выжиганий имели близкие характеристики: средний диаметр деревьев варьировал от 16,7 до 19,2 см, средняя высота – от 19,6 до 20,1 м, запас стволовой древесины – от 470,0 до 506,7 м³/га. Показатель продуктивности I класс бонитета. В подлеске единично встречались: *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica* (Hedl.) Krylov (*Sorbus sibirica* Hedl.), *Salix caprea* L., *Rosa acicularis* Lindl. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляло 20 %. В травяно-кустарничковом ярусе доминировала брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), содоминировали – веерник (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), осока (*Carex macroura* Meinhsh). Проективное покрытие мохового покрова составляло 50 %, где доминировал *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., содоминировали – *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.

Для оценки видового разнообразия применен индекс Шеннона (H):

$$H = - \sum p_i \ln p_i,$$

где p_i – относительное обилие каждого вида (Шмидт, 1984).

Номенклатура сосудистых растений и мхов приведена согласно The Plant List (<http://www.theplantlist.org>). Для статистической обработки применялся однофакторный дисперсионный анализ. Влияние исследуемого фактора определяли по величине значимости критерия Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2014 году при проведении экспериментов развился пожар средней силы (табл. 1). В результате пожара травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый покров полностью сгорели. В 2015–2018 годы экспериментальные пожары представляли собой беглые, слабой силы, которые привели к мозаичному (на 60–70 %) прогоранию живого напочвенного покрова, что вероятно связано с недостаточным запасом лесных горючих материалов I и II классов (мхи, опад, травяная ветошь, подстилка) по Н. П. Курбатскому (1962), а также неравномерным распределением их по площади участка.

Таблица 1

Характеристика экспериментальных пожаров

Характеристика пожаров	Год проведения экспериментальных выжиганий				
	2014	2015	2016	2017	2018
Высота пламени, м	1,3	0,2	0,5	0,5–1,0	0,5
Скорость распространения, м/мин.	1,8	0,4	0,3	0,9	0,2
Влажность воздуха, %	22,0	35,5	28,1	24,2	40,0
Температура воздуха, °C	28,0	23,5	19,2	26,8	23,0
Скорость ветра, м/сек.	2,9	1,0	1,0	1,0	2,0
Глубина прогорания подстилки, см (средняя $\pm$ ошибка средней)	1,0 $\pm$ 0,2	0,1 $\pm$ 0,02	0,2 $\pm$ 0,03	0,9 $\pm$ 0,86	0,7 $\pm$ 0,12

За исследуемый период (2014–2018 гг.) в сосняках разнотравно-зеленомошных выявлено 46 видов травяно-кустарничкового яруса, относящихся к 38 родам и 20 семействам. Из них 18 видов являлись общими для допожарного и послепожарного сообществ. В травяно-кустарничковом ярусе после пожаров появились такие виды, как: *Campanula glomerata* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Epilobium angustifolium* L., *Inula salicina* L., *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam., *Lilium martagon* L., *Orchis militaris* L., *Plantago major* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Stellaria bungeana* Fenzl, *Thalictrum simplex* L., *Vicia unijuga* A. Br., *Taraxacum campylodes* G. E. Haglund большинство из которых относятся к светлохвойно-лесной группе, которая объединяет виды, генетически связанные со светлохвойными (в данном случае – сосновыми) древостоями.

D. G. Brockway и C. E. Lewis (1997) отмечали, что наибольшее видовое богатство в насаждениях *Pinus palustris* в северо-восточной части Америки выявлено при периодичности выжиганий два года, на втором месте по богатству видов располагались участки с ежегодными выжиганиями, на третьем – это участки с трехлетней периодичностью пожаров, и самое низкое видовое разнообразие отмечено на не горевших участках.

Наши исследования показали, что видовое богатство травяно-кустарничкового яруса до проведения контролируемых выжиганий варьировало от 17 (ПП 1) до 23 видов (ПП 3) (табл. 2). Экспериментальные пожары в зависимости от их периодичности привели к увеличению видового богатства травяно-кустарничкового яруса ($p < 0,001$). Наибольшее видовое богатство (27 видов) отмечено при пожарах с периодичностью 2 года (ПП 3), наименьшее (20 видов) – при ежегодных выжиганиях (ПП 4) (табл. 2). При периодичности пожаров 3 года и

однократном выжигании увеличение видового богатства травяно-кустарничкового яруса отмечено в 1–3 послепожарные годы (рис. 1 а). Показано, что на 5-й год исследований видовое богатство травяно-кустарничкового яруса на 80–94 % представлено из видов допожарного сообщества. На начальных стадиях сукцессии увеличение видового богатства происходит в результате колонизации видов из окружающих местообитаний, которые заселяют освобожденные территории, а также увеличения популяций видов, которые пережили нарушение (огневое воздействие), но остались неучтенными в ходе ранних обследований (Miller, terHorst, 2012).

Показано, что до пожаров видовое разнообразие (Индекс Шеннона) травяно-кустарничкового яруса было ниже, чем в послепожарном сообществе (рис. 1b). На 5-й год исследований максимальный индекс видового разнообразия отмечен при пожарах с периодичностью 2 года, минимальный – при однократном выжигании. При экспериментальных пожарах с периодичностью 3 года (ПП 2) и ежегодных выжиганиях (ПП 4) значения индекса видового разнообразия были близкими (рис. 1b). Снижение видового разнообразия происходит вследствие вытеснения менее конкурентно способных видов на более жизнеспособные (Banks et al., 2017).

Таблица 2

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса
до и после экспериментальных пожаров

Виды	ПП 1 (Однократное выжигание)				
	2014*	2015	2016	2017	2018
1	2	3	4	5	6
<i>Anemone sylvestris</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Angelica sylvestris</i>	–	–	0,3	0,1	0,1
<i>Bupleurum aureum</i>	–	–	0,2	0,1	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	4,1	5,6	4,0	3,0	3,3
<i>C. epigeios</i>	0,1	2,7	2,0	1,9	1,7
<i>Campanula glomerata</i>	–	–	–	–	0,7
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura</i> (<i>Carex macroura</i>)	2,5	2,4	1,9	2,1	1,6
<i>Galium boreale</i>	0,2	0,5	0,6	0,6	0,7
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,1	0,1	–	0,1	–
<i>Goodyera repens</i>	0,4	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	–	0,2	0,1	0,1	0,2
<i>Iris ruthenica</i>	0,9	0,9	0,4	0,7	0,5
<i>Lathyrus humilis</i>	1,8	4,1	3,3	3,0	4,1
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,4	4,1	4,6	4,3	3,9
<i>Orthilia secunda</i>	0,1	0,1	0,1	0,3	0,1
<i>Rubus saxatilis</i>	1,3	10,3	7,0	7,5	8,9
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,4	1,0	0,6	0,6	0,7
<i>Saussurea controversa</i>	0,1	0,5	0,1	0,4	0,2
<i>Scorzonera radiata</i>	–	–	0,1	0,1	–
<i>Taraxacum campylodes</i> (<i>Taraxacum officinale</i>)	–	–	0,1	–	–

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Thalictrum minus</i>	–	0,6	0,2	0,1	0,3
<i>Trifolium lupinaster</i>	–	0,8	0,4	0,4	0,4
<i>Trollius asiaticus</i>	0,1	0,1	0,1	–	0,1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6,8	3,2	3,2	3,7	5,0
<i>Vicia cracca</i>	0,2	1,0	0,7	0,4	0,6
<i>V. unijuga</i>	–	0,2	0,1	0,1	0,1
<i>V. uniflora</i>	1,1	2,1	1,9	1,0	1,2
Всего видов	17	20	24	22	21
Виды	ПП 2 (Выжигание каждые 3 года)				
	2014*	2015	2016	2017*	2018
<i>Actaea cimicifuga (Cimicifuga foetida)</i>	–	0,4	1,1	1,4	2,2
<i>A. sylvestris</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Angelica sylvestris</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Bupleurum aureum</i>	0,1	0,1	0,1	–	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3,4	4,2	4,1	1,9	2,5
<i>C. epigeios</i>	0,1	1,4	1,3	0,3	0,4
<i>Campanula glomerata</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura (Carex macroura)</i>	1,7	2,3	2,3	0,8	1,4
<i>Cirsium arvense (Cirsium setosum)</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Epilobium angustifolium (Chamaenerion angustifolium)</i>	–	–	0,1	–	4,5
<i>Fragaria vesca</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	0,2	0,9	0,7	0,6	1,1
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,1	0,1	–	–	–
<i>Goodyera repens</i>	0,8	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	–	0,5	0,4	0,4	0,7
<i>Iris ruthenica</i>	0,6	1,0	0,5	0,4	0,9
<i>Lathyrus humilis</i>	1,3	4,7	3,5	1,3	3,3
<i>Leucanthemum vulgare</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Lilium martagon</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,5	3,1	4,3	–	1,9
<i>Orthilia secunda</i>	0,1	–	0,1	–	0,3
<i>Platanthera bifolia</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Polygonatum odoratum</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Rubus saxatilis</i>	1,2	11,5	10,8	3,5	7,4
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,1	0,3	0,6	0,6	0,7
<i>Saussurea controversa</i>	0,2	0,4	0,3	–	0,2
<i>Scorzonera radiata</i>	–	0,1	0,1	0,1	–
<i>Taraxacum campylodes (Taraxacum officinale)</i>	–	–	0,1	–	0,6

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Thalictrum minus</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Trifolium lupinaster</i>	–	0,4	0,2	0,4	0,1
<i>Trollius asiaticus</i>	0,1	0,2	0,1	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6,7	3,1	3,7	0,7	1,3
<i>Vicia cracca</i>	0,1	1,5	0,8	0,7	1,0
<i>Viola mirabilis</i>	–	–	–	0,1	0,3
<i>V. uniflora</i>	0,9	1,4	1,3	0,5	1,5
Всего видов	19	24	25	16	22
Виды	ПП 3 (Выжигание каждые 2 года)				
	2014*	2015	2016*	2017	2018*
<i>Anemone flavescens (Pulsatilla flavescens)</i>	0,1	0,1	–	–	0,1
<i>A. sylvestris</i>	–	–	0,1	0,1	–
<i>Angelica sylvestris</i>	–	–	0,2	–	–
<i>Bupleurum aureum</i>	–	0,4	0,3	0,1	0,1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3,6	7,6	4,3	5,2	2,5
<i>C. epigeios</i>	0,1	2,0	1,1	1,9	0,3
<i>Campanula glomerata</i>	–	0,1	0,1	0,1	–
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura (Carex macroura)</i>	3,3	3,8	2,3	2,4	0,9
<i>Cirsium arvense (Cirsium setosum)</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Fragaria vesca</i>	0,4	0,1	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	0,4	1,1	1,1	0,8	0,9
<i>Geranium sylvaticum</i>	0,1	0,3	–	0,2	0,1
<i>Goodyera repens</i>	0,9	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	0,1	1,5	0,9	0,8	1,0
<i>Inula salicina</i>	–	0,3	–	–	0,1
<i>Iris ruthenica</i>	0,6	1,7	1,3	0,7	0,8
<i>Lathyrus humilis</i>	1,6	3,4	2,0	1,9	1,0
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,4	4,1	0,4	2,6	0,1
<i>Melica nutans</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Orthilia secunda</i>	0,3	0,3	–	0,2	0,1
<i>Rubus saxatilis</i>	0,8	8,9	5,1	6,4	3,2
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,3	0,7	0,5	0,5	0,7
<i>Saussurea controversa</i>	0,1	0,4	0,6	0,3	0,5
<i>Scorzonera radiata</i>	0,3	0,2	0,5	0,1	0,3
<i>Taraxacum campylodes (Taraxacum officinale)</i>	–	–	0,1	–	0,1
<i>Thalictrum minus</i>	0,1	0,6	0,4	0,1	0,1
<i>T. simplex</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Trifolium lupinaster</i>	–	0,4	0,3	0,7	0,6
<i>Trollius asiaticus</i>	–	–	0,4	–	0,1

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,3	–	–	0,1	–
<i>V. vitis-idaea</i>	5,9	3,0	1,2	2,0	0,1
<i>Vicia cracca</i>	–	1,6	0,7	0,9	0,6
<i>V. unijuga</i>	–	0,9	0,5	0,6	0,2
<i>Viola mirabilis</i>	0,2	0,1	0,1	0,2	0,1
<i>V. uniflora</i>	0,6	0,8	0,6	0,6	0,4
Всего видов	23	26	26	25	27
Виды	ПП 4 (Ежегодное выжигание)				
	2014*	2015*	2016*	2017*	2018*
<i>Aconitum volubile</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Anemone sylvestris</i>	–	0,1	0,1	0,1	0,1
<i>Angelica sylvestris</i>	–	0,1	0,1	–	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3,1	4,7	3,4	1,7	1,3
<i>C. epigeios</i>	0,1	0,6	0,8	0,3	0,1
<i>Campanula glomerata</i>	–	0,1	0,2	0,1	–
<i>Carex pediformis</i> var. <i>macroura</i> (<i>Carex macroura</i>)	3,3	2,6	2,6	1,7	1,0
<i>Epilobium angustifolium</i> (<i>Chamaenerion angustifolium</i>)	–	–	–	–	0,7
<i>Fragaria vesca</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Galium boreale</i>	0,2	1,1	1,0	0,6	0,6
<i>Geranium sylvaticum</i>	–	0,1	–	–	–
<i>Goodyera repens</i>	1,0	–	–	–	–
<i>Hieracium umbellatum</i>	–	0,1	0,1	0,3	–
<i>Iris ruthenica</i>	0,6	1,1	0,7	0,5	0,3
<i>Lathyrus humilis</i>	1,9	1,7	1,8	0,8	0,5
<i>Leucanthemum vulgare</i>	–	0,2	–	–	–
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,5	1,6	1,4	0,1	0,5
<i>Melica nutans</i>	0,1	–	–	–	–
<i>Orchis militaris</i>	–	–	–	0,1	–
<i>Orthilia secunda</i>	0,3	0,1	0,1	0,1	–
<i>Plantago major</i>	–	–	0,1	–	–
<i>Polygonatum odoratum</i>	0,1	–	0,1	–	–
<i>Rubus saxatilis</i>	1,4	6,3	8,4	2,9	3,1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,1	0,3	0,4	0,4	0,3
<i>Saussurea controversa</i>	–	–	0,1	–	0,1
<i>Scorzonera radiata</i>	–	–	0,1	0,1	0,2
<i>Stellaria bungeana</i>	–	–	–	–	0,1
<i>Taraxacum campylodes</i> (<i>Taraxacum officinale</i>)	–	–	–	0,1	0,7
<i>Trifolium lupinaster</i>	0,1	0,5	0,5	0,3	0,2

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Trollius asiaticus</i>	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,4	0,1	0,1	–	–
<i>V. vitis-idaea</i>	5,8	1,9	1,4	0,3	0,3
<i>Vicia cracca</i>	0,1	0,4	0,7	0,6	0,6
<i>V. sylvatica</i>	0,3	–	–	–	–
<i>V. unijuga</i>	–	–	–	0,1	–
<i>Viola mirabilis</i>	–	–	–	0,1	0,2
<i>V. uniflora</i>	0,6	1,2	1,1	0,5	0,7
Всего видов	20	22	23	22	20

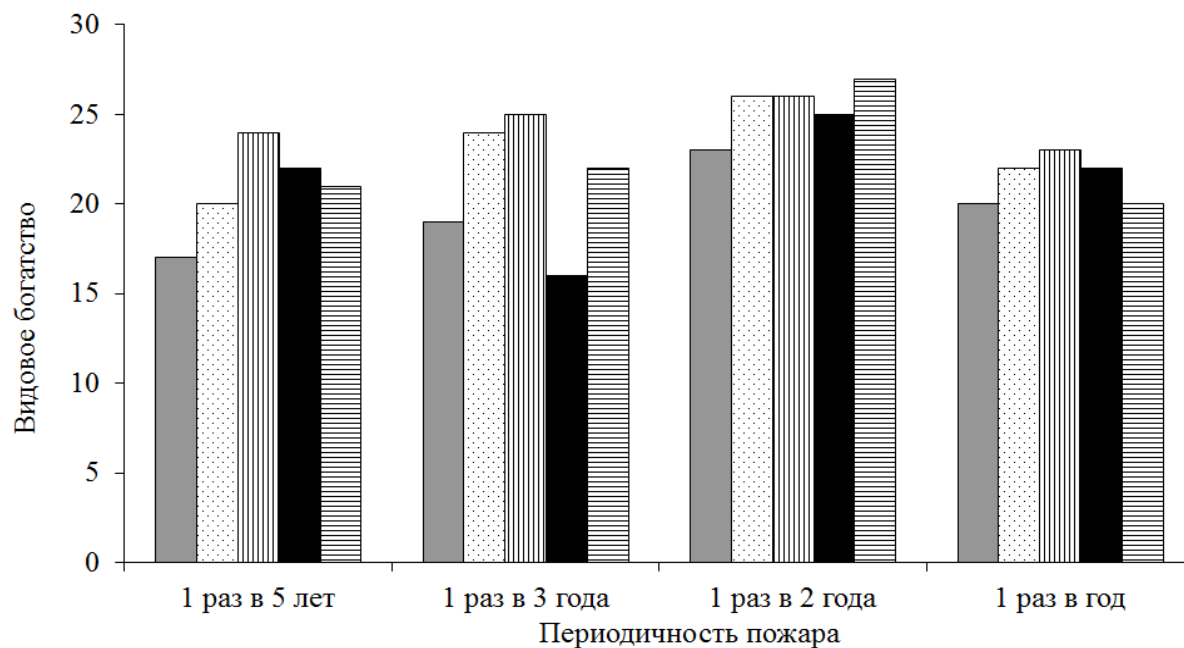
Примечание к таблице. * – год проведения экспериментальных пожаров.

За исследуемый период среднее видовое разнообразие травяно-кустарничкового покрова при однократном выжигании и при ежегодных выжиганиях составило – $2,61 \pm 0,04$ (ПП 1 и ПП 4), при пожарах с периодичностью 3 года – $2,63 \pm 0,06$ (ПП 3), при пожарах с периодичностью 2 года – $2,84 \pm 0,04$ (ПП 2).

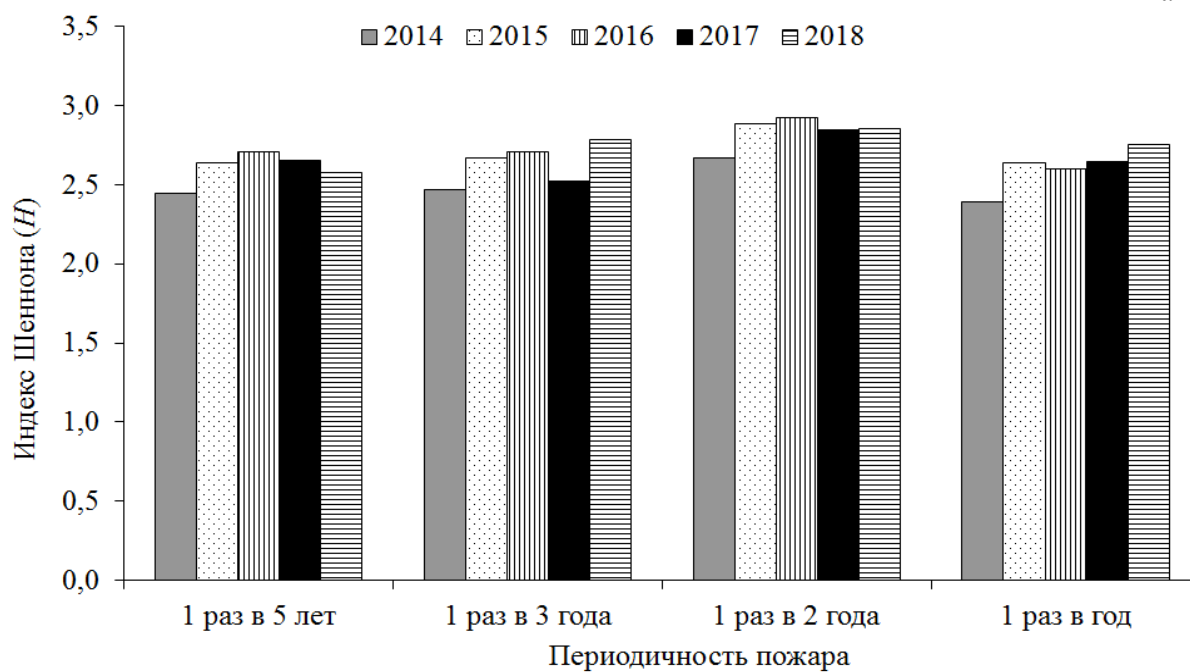
Установлено, что экспериментальные пожары привели к незначительным изменениям видовой насыщенности травяно-кустарничкового яруса. До проведения экспериментальных выжиганий видовая насыщенность варьировала от 2 до 9 видов/м², на следующий год после экспериментальных пожаров – от 2 до 14 видов/м². До контролируемых выжиганий средняя видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса составила 6 видов, после пожара – 7 видов. После пожаров видовая насыщенность в большинстве случаев (75 %) составляла от 5 до 10 видов/м², в 20 % – не более 5 видов/м², в 5 % – 10 видов/м².

Пожары приводят к снижению обилия доминантов нижних ярусов растительности и видовое богатство на 70 % представлено допожарными видами (De Grandpré et al., 1993; Peltzer et al., 2000). Установлено, что пожары в зависимости от их периодичности привели к снижению встречаемости доминантов и содоминантов травяно-кустарничкового яруса (*V. vitis-idaea*, *C. arundinacea*). До пожара встречаемость вида *V. vitis-idaea* составляла 100 %, на 5-й год исследований: при однократном выжигании встречаемость составила 100 %, при пожарах с периодичностью 3 года – 67 %, при ежегодном выжигании и при периодичности пожаров 2 года – 22 и 4 % соответственно. В допожарном сообществе встречаемость вида *C. arundinacea* составляла 74–78 %. На 5-й год исследований наибольшая встречаемость (70 %) отмечена после пожаров с периодичностью 2 года (ПП 3), на ПП 1 и ПП 2 встречаемость вида составляла 59 %, наименьшая встречаемость (48 %) отмечена при ежегодных выжиганиях (ПП 4). В допожарном сообществе встречаемость вида *C. pediformis* варьировала от 44 (ПП 2) до 74 % (ПП 3 и 4). Через 5 лет после экспериментальных выжиганий встречаемость вида практически не изменилась и составила: 44 % – при ежегодном выжигании (ПП 4), 48 % – при однократном выжигании (ПП 1), 59 % – при периодичности пожаров 2 и 3 года.

В ходе пирогенной сукцессии видовое богатство и проективное покрытие нижних ярусов растительности увеличивается в течение первых трех лет после пожара (Kuuluvainen, Rouvinen, 2000; Wang, Kembell, 2005). Исследования показали, что в допожарном сообществе среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьировало от 18 до 28 %, в послепожарные годы – от 11 до 43 % (рис. 2а). Установлено, что максимальное проективное покрытие отмечено на следующий год после проведения выжиганий, исключение составила ПП 4 (ежегодное выжигание). При увеличении частоты пожаров проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова снизилось ($p < 0,001$). Так на 5-й год исследований наименьшее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса отмечено при ежегодных выжиганиях и при пожарах с периодичностью 2 года (12 и 14 % соответственно). При



a

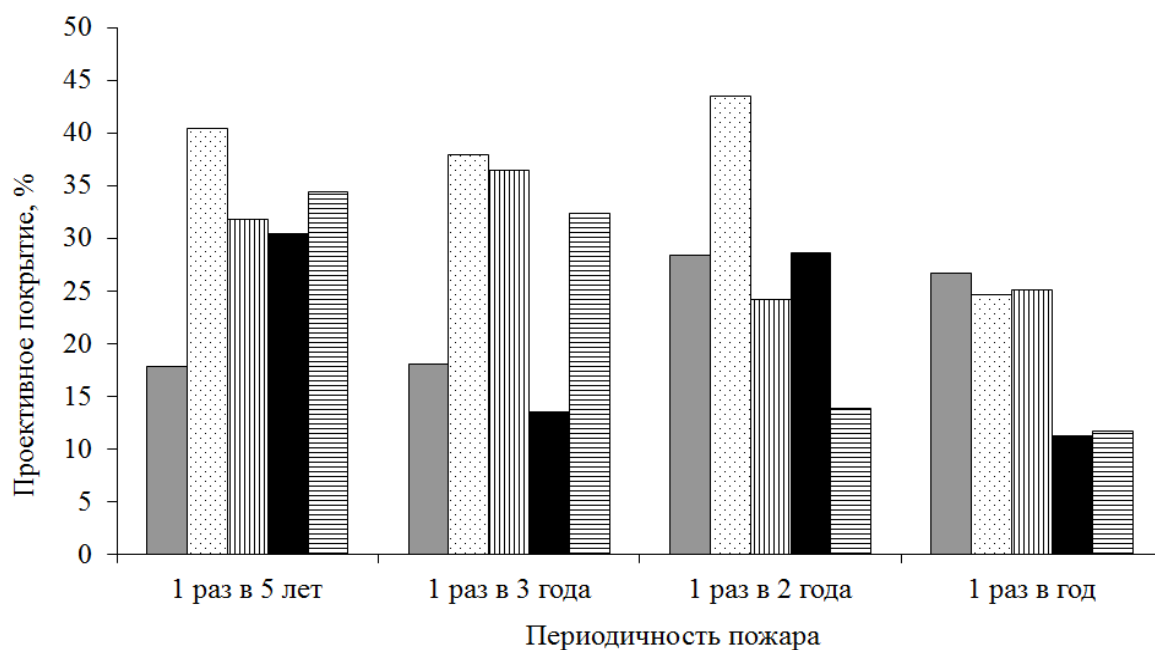


b

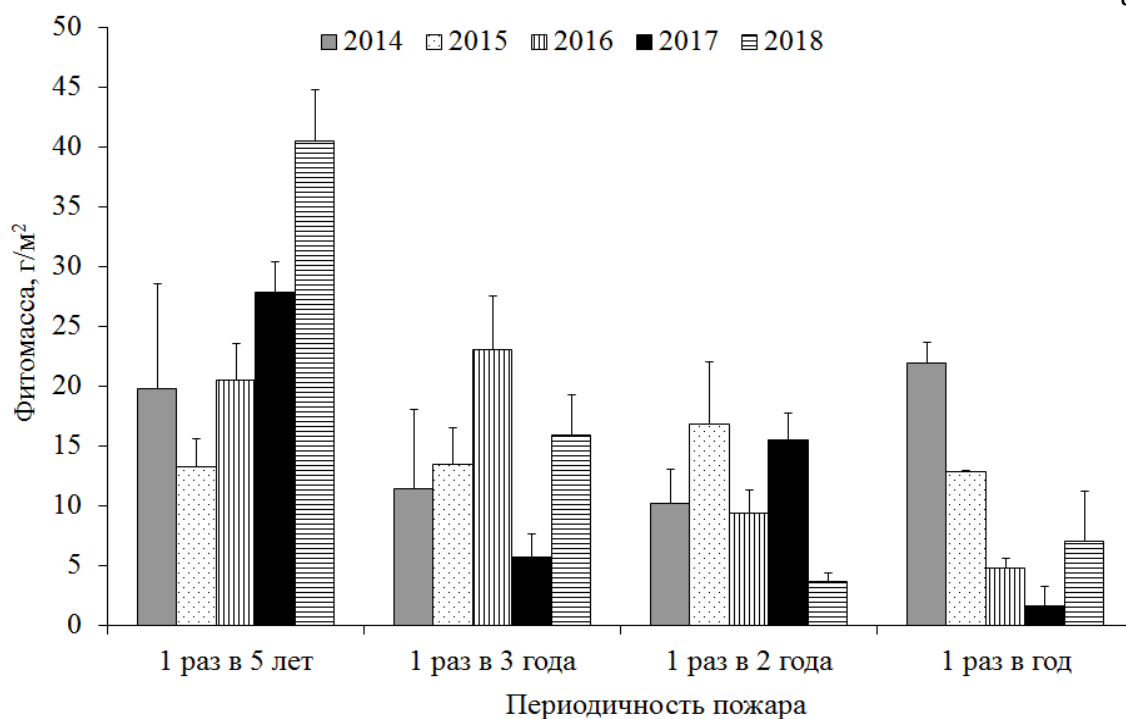
Рис. 1. Основные характеристики травяно-кустарничкового яруса до и после экспериментальных пожаров

a – видовое богатство (количество видов), *b* – индекс видового разнообразия. Примечание: 2014–2018 – годы проведения исследований.

однократном выжигании и при экспериментальных пожарах с периодичностью 3 года проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составило 32 и 34 % соответственно.



a



b

Рис. 2. Основные характеристики травяно-кустарничкового яруса до и после экспериментальных пожаров

a – проективное покрытие, b – надземная фитомасса.

Примечание: 2014–2018 – годы проведения исследований.

В допожарном сообществе доля *V. vitis-idaea* в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса варьировала от 22 (ПП 4) до 37 % (ПП 2). Показано, что проективное покрытие вида *V. vitis-idaea* снизилось в зависимости от увеличения частоты пожаров ($p < 0,001$). На следующий год после контролируемых выжиганий доля вида в общем

проективном покрытии яруса сократилась до 8 %. На 5-й год исследований наибольшее проективное покрытие вида *V. vitis-idaea* отмечено при однократном выжигании (15 % от общего проективного покрытия), наименьшее – при ежегодных пожарах и пожарах с периодичностью 2 года (1 и 3 % соответственно).

Исследования показали, что однократное выжигание привело к увеличению доли вида *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса, которое увеличилось с 2 (до пожара) до 11 % (на 5-й год после пожара). Также отмечено положительное влияние огня на вид *Rubus saxatilis* L. До пожара в общем проективном покрытии его доля составляла 3–7 %, после пожаров независимо от их периодичности доля вида в общем проективном покрытии возросла до 23–27 %.

В допожарном сообществе надземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса варьировала от $10,2 \pm 2,9$ (ПП 4) до $21,9 \pm 1,8$ г/м² (ПП 3), основная доля (42–64 %) приходилась на виды – *V. vitis-idaea*, *C. pediformis*. Фитомасса мхов изменялась в широких пределах от $38,5 \pm 11,3$ (ПП 2) до $114,4 \pm 34,0$ г/м² (ПП 3), основной вклад приходился на *Pleurozium schreberi* (50–80 %). Экспериментальные пожары не зависимо от их периодичности привели к гибели мохового покрова, который не восстановился за исследуемый период. В сосняках разнотравно-зеленомошных проективное покрытие *P. schreberi* на 13-й год после пожара достигло 1–10 %, тогда как до пожара проективное покрытие мхов составляло 30–80 % (Ivanov et al., 2018).

Показано, что однократное выжигание привело к увеличению надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса ($p < 0,001$). На 5-й год исследований надземная фитомасса превышала в 2 раза допожарные значения, где основной вклад (83 %) вносили виды – *C. arundinacea*, *V. vitis-idaea*, *R. saxatilis*. При пожарах с периодичностью 2 и 3 года надземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса увеличилась в 1,6–2,0 раза на 2-й год по сравнению с допожарной величиной (рис. 2b).

Основная доля в общей фитомассе приходилась на *R. saxatilis* (28 %), *V. vitis-idaea* (20 %), *C. pediformis* (20 %). Повторные пожары (2016, 2017 и 2018 гг.) привели к снижению надземной фитомассы в 2–4 раза (рис. 2b). Ежегодные пожары привели к снижению надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса ($p < 0,001$). На 5-й год исследований надземная фитомасса яруса составляла 35 % от допожарной величины. Таким образом, на 5-й год исследований величина надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса составила: при однократном выжигании – $40,5 \pm 4,3$ г/м², при пожарах с периодичностью 3 года – $15,9 \pm 3,3$ г/м², с периодичностью пожаров 2 года – $3,6 \pm 0,7$ г/м², при ежегодных выжиганиях – $7,0 \pm 4,2$ г/м².

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных Красноярской лесостепи смоделированы и проведены экспериментальные выжигания разной периодичности с имитацией естественных весенних пожаров. Выявлено, что в послепожарном сообществе на 80–94 % видовое богатство травяно-кустарничкового яруса состояло из допожарных видов. Экспериментальные пожары привели к снижению встречаемости, проективного покрытия и фитомассы основного доминанта – *V. vitis-idaea*. В послепожарном сообществе увеличилось проективное покрытие видов *R. saxatilis* и *M. bifolium*. Экспериментальные пожары привели к гибели мохового покрова, который не восстановился за исследуемый период.

Исследования показали, что наибольшее видовое богатство и максимальный индекс видового разнообразия (Индекс Шеннона) травяно-кустарничкового яруса отмечены при пожарах с периодичностью 2 года. При периодичности пожаров 3 года и однократном выжигании увеличение видового богатства травяно-кустарничкового яруса отмечены в 1–3 послепожарные годы. Минимальный Индекс Шеннона отмечен при однократном выжигании. Показано, что ежегодные пожары привели к деградации травяно-кустарничкового яруса, что отражается в снижении видового богатства, видового разнообразия, проективного покрытия и надземной фитомассы.

Работа выполнена по базовому проекту: № 0287-2021-0010, № 121030900181-4.

Список литературы

- Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АО. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1961. – 268 с.
- Бугаева К. С. Структура и динамика лесной растительности «Погорельского бора» (Красноярская лесостепь): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Красноярск: ИЛ СО РАН, 2009. – 18 с.
- Валендик Э. Н., Верховец С. В., Киселяхов Е. К., Иванова Г. А., Брюханов А. В., Косов И. В., Голдаммер Й. Технологии контролируемых выжиганий в лесах Сибири. – Красноярск: СФУ, 2011. – 160 с.
- Иванова Г. А., Иванов В. А., Перевозникова В. Д. Формирование структуры и биомассы напочвенного покрова в сосняках Красноярской лесостепи под воздействием пожаров // Лесная таксация и лесоустройство. – 2002. – Вып. 31, № 1. – С. 91–97.
- Курбатский Н. П. Техника и тактика тушения лесных пожаров. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 154 с.
- Макаров В. П., Малых О. Ф., Горбунов И. В., Пак Л. Н., Зима Ю. В., Банщикова Е. А., Желибо Т. В. Влияние пожаров на флористическое разнообразие сосновых лесов Восточного Забайкалья // Лесной журнал. – 2019. – № 1. – С. 77–86.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. – М.: Наука, 1992. – 264 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 21. Ч. II. Температура воздуха и почвы. – Л.: Гидрометеиздат, 1967. – 504 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: учеб. пособие. – Л.: ЛГУ, 1984. – 288 с.
- Brockway D. G., Lewis C. E. Long-term effects of dormant-season prescribed fire on plant community diversity, structure, and productivity in a longleaf pine wiregrass ecosystem // Forest Ecology and Management. – 1997. – Vol. 96. – P. 167–183.
- Certini G. Effects of fire on properties of forest soils: a review // Oecologia. – 2005. – Vol. 143. – P. 1–10.
- De Grandpr é L., Gagnon D., Bergeron Y. Changes in understory of Canadian southern boreal forest after fire // Journal of Vegetation Science. – 1993. – Vol. 4. – P. 803–810.
- Driscoll D. A., Henderson M. K. How many common reptile species are fire specialists? A replicated natural experiment highlights the predictive weakness of a fire succession model // Biological Conservation. – 2008. – Vol. 141. – P. 460–471.
- Goldammer J. G., Furyaev V. V. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. – Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 1996. – 528 p.
- Granström A., Schimmel J. Heat effects on seeds and rhizomes of a selection of boreal forest plants and potential reaction to fire // Oecologia. – 1993. – Vol. 94. – 307–313.
- Ivanov V. A., Ivanova G. A., Kovaleva N. M. Post-fire succession in scots pine forests of southern taiga central Siberia // IOP Conference Series Materials Science and Engineering. – 2020. – Vol. 822. – P. 1–7.
- Johnson E. A. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. – Cambridge University Press, New York, 1992. – 129 p.
- Kuuluvainen T., Ruovinen S. Post-fire understorey regeneration in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories // Journal of Vegetation Science. – 2000. – Vol. 11. – P. 801–812.
- Miller T., terHorst C. Testing successional hypotheses of stability, heterogeneity, and diversity in pitcher-plant inquiline communities // Oecologia. – 2012. – Vol. 170. – P. 243–251.
- Peltzer D. A., Bast M. L., Wilson S. D., Gerry A. K. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest // Forest Ecology and Management. – 2000. – Vol. 127. – P. 191–203.
- Proença V., Pereira H. M., Vicente L. Resistance to wildfire and early regeneration in natural broadleaved forest and pine plantation // Acta Oecologica. – 2010. – Vol. 36. – P. 626–633.
- Reyes O., Casal M. Regeneration models and plant regenerative types related to the intensity of fire in Atlantic shrubland and woodland species // Journal of Vegetation Science. – 2008. – Vol. 19, N. 4. – P. 575–583.
- Richter C., Rejmánek M., Miller J. E., Welch K. R., Weeks J., Safford H. The species diversity× fire severity relationship is humpshaped in semiarid yellow pine and mixed conifer forests // Ecosphere. – 2019. – Vol. 10. – P. 1–16.
- Risberg L., Granström A. The effect of timing of forest fire on phenology and seed production in the fire-dependent herbs *Geranium bohemicum* and *G. lanuginosum* in Sweden // Forest Ecology and Management. – 2009. – Vol. 257. – P. 1725–1731.
- Ruokolainen L., Salo K. The succession of boreal forest vegetation during ten years after slash-burning in Koli National Park, eastern Finland // Annales Botanici Fennici. – 2006. – Vol. 43. – P. 363–378.
- Schimmel J., Granström A. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest // Ecology. – 1996. – Vol. 77. – P. 1436–1450.
- Shugart H. H., Leemans R., Bonan G. B. A systems analysis of the global boreal forest. – Cambridge University Press, New York, 1992. – 565 p.
- The Plant List, Version 1.1, 2013. URL: <http://www.theplantlist.org> (дата обращения: 11.10.2019)
- Wang G., Kembell K. Effects of fire severity on early development of understory vegetation // Canadian Journal of Forest Research. – 2005. – Vol. 35. – P. 254–262.

Wardle D. A., Zackrisson O., Nilsson M. C. The charcoal effect in boreal forests: mechanisms and ecological consequences // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 115. – P. 419–426.

Kovaleva N. M., Sobachkin R. S. Influence of controlled burns of different frequency on the herb-shrub layer in the pine forests of the Krasnoyarsk forest-steppe // *Ekosistemy*. 2023. Iss. 33. P. 160–172.

Experimental burns of different frequency (annual, every 2 years, every 3 years and single burnings) with simulation of natural spring fires were modeled in middle-aged pine forests of forb-green-moss of the Krasnoyarsk forest-steppe. In 2014, the prescribed fire of moderate severity resulted in burning out of the herb-shrub and moss cover. The experimental burns of 2015–2018 were ground fires of low severity in which the ground vegetation was burnt out partially (60–70%). The controlled fires led to reduction in the occurrence, projective cover and biomass of the dominant species (*Vaccinium vitis-idaea*). The projective cover of *Rubus saxatilis* and *Maianthemum bifolium* species increased in the post-fire community. The highest biodiversity of the herb-shrub layer was recorded after controlled burns with two year frequency, the lowest – after annual burns. The species richness of the post-fire community mostly consisted of the pre-fire species (80–94%). The maximum value of the index of species diversity (Shannon index) was observed when burns were applied once every two years, the lowest – annually. The smallest projective cover of the herb-shrub layer was registered at the regime of annual burnings and with two years frequency (12 and 14 %, respectively). Single burnings and experimental fires with a frequency of 3 years resulted in 32 and 34 % of the projective cover of the herb-shrub layer, respectively. The average value of ground biomass of herb-shrub layer was 16.0 ± 5.0 g/m² in the pre-fire community. The results of the fifth year of study showed that after single burns the ground biomass was 40.5 ± 4.3 g/m², after burns with three years frequency it averaged to 15.9 ± 3.3 g/m², with two years frequency – 3.6 ± 0.7 g/m², with annual burning – 7.0 ± 4.2 g/m².

Key words: controlled burning, pine forest, species diversity, ground cover, frequency of fires.

Поступила в редакцию 25.01.23

Принята к печати 22.02.23