



ISSN 2414-4738

Научный журнал

Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

ЭКОСИСТЕМЫ



Флора и фауна
Биоценология
Биология и экология
видов
Охрана природы

35

2023

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

2023

ВЫПУСК 35

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

V. I. VERNADSKY CRIMEAN FEDERAL UNIVERSITY

EKOSISTEMY

2023

ISSUE 35

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: ekotmu@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 орхидеи Анакамптиса кавказского (*Anacamptis morio caucasica* (K. Koch) H. Kretzschmar, Essaius, H. Dietr.) на Караби яйле, Крым (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

Ответственный секретарь

Омельченко А. 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

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., академик РАН, 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., д. б. н., чл.-корр. РАН, 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

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

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

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

Федорова Д. Г., Назарова Н. М., Укенов Б. С. Поражение древесных насаждений города Оренбурга патогенами и влияние климатических условий на их распространение	7
Иванова Е. А. Физико-химические свойства донных осадков в антропогенно эвтрофируемой океанической лагуне Риа Формоза (Португалия)	18
Пионтковский С. А., Загородняя Ю. А., Попова Е. В., Ал-Хашми Х. А. Межгодовая изменчивость в динамике популяций массовых видов планктона прибрежных вод Черного и Аравийского морей	28
Робакидзе Е. А. Состояние доминирующих видов растений напочвенного покрова (<i>Vaccinium vitis-idaea</i> и <i>Vaccinium myrtillus</i>) в сосняках черничных в условиях загрязнения целлюлозно-бумажного производства	41
Туниев Б. С., Алиев Х. У., Тимухин И. Н. Результаты и перспективы восстановления самшитников в Сочинском национальном парке	50
Парфенова А. Е. Фиторемедиация почвенных покровов, загрязненных солями тяжелых металлов. Аналитический обзор	64
Леонов С. В. Морфологическое разнообразие и идентификация видов крымских Geomitridae (Gastropoda: Pulmonata)	74
Королёв В. А., Балыкова С. Д. Эколого-геологические системы тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр (Якутия)	82
Романчук Р. В., Климович К. Г., Хачиков Э. А., Елфимова Н. С., Поушкова С. В. Новые и интересные находки насекомых в Ростовской области с заметками по их биологии и экологии. Сообщение 2	103
Крайнов И. В., Саттаров В. Н., Кассал Б. Ю. Надвидовая ассоциация шмелей (Hymenoptera, Aridae, <i>Bombus</i>) в Омской области в конце периода летной активности	111
Спиридонов С. Н., Гришуткин Г. Ф., Лысенков Е. В. Фауна птиц Республики Мордовия: изменения состава, статуса и численности видов	124
Королёв В. А. Особенности эколого-геологической системы Арчединско-Донских песков	138
Ена А. В., Ена Я. А. К истории селекции культиваров плюща. II	155
Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антропоэкологии орхидеи пальчатокоренника римского – <i>Dactylorhiza romana</i> (Sebast.) Soó (Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления	162

CONTENT

Fedorova D. G., Nazarova N. M., Ukenov B. S. Infestation of tree plantations in Orenburg by pathogens and the influence of climatic conditions on their spreading	7
Ivanova E. A. Physico-chemical properties of bottom sediments of the eutrophic oceanic lagoon Ria Formosa (Portugal)	18
Piontkovski S. A., Zagorodnyaya Yu. A., Popova E. V., Al-Hashmi K. A. Interannual variability of some abundant plankton species populations of the Black Sea and Arabian Sea coastal waters.....	28
Robakidze E.A. The status of the dominant plant species in the soil ground cover (<i>Vaccinium vitis-idaea</i> and <i>Vaccinium myrtillus</i>) in bilberry pine forests affected by pulp and paper production pollution.....	41
Tuniyev B. S., Aliev Kh. U., Timukhin I. N. Results and prospects of boxwood restoration in Sochi National Park	50
Parfenova A. E. Phytoremediation of soil covers contaminated with heavy metal salts. Analytical review.	64
Leonov S. V. Morphological diversity and species identification of Crimean Geomitridae (Gastropoda: Pulmonata).....	74
Korolev V. A., Balykova S. D. Ecological and geological systems of Mahatta and Kysyl-Syr tukulans (Yakutia)	82
Romanchuk R. V., Klimovich K. G., Khachikov E. A., Elfimova N. S., Poushkova S. V. New and interesting findings of insects in Rostov Oblast with notes on biology and ecology. Issue 2	103
Krainov I. V., Sattarov V. N., Kassal B. Yu. Supraspecific association of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, <i>Bombus</i>) in the Omsk region at the end of flight activity	111
Spiridonov S. N., Grishutkin G. F., Lysenkov E. V. Avifauna of the Republic of Mordovia: changes in the composition, status and abundance of species	124
Korolev V. A., Balykova S. D. Ecological and geological systems of Mahatta and Kysyl-Syr tukulans (Yakutia)	138
Yena A. V., Yena Ya. A. On the history of selection of ivy cultivars. II	155
Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of orchid anthecology of <i>Dactylorhiza romana</i> (Sebast.) Soó (Orchidaceae) in Crimea: pollinators, system of their attraction, pollination level	162

УДК 581.2:632.3:632.7

Поражение древесных насаждений города Оренбурга патогенами и влияние климатических условий на их распространение

Федорова Д. Г., Назарова Н. М., Укенов Б. С.

Оренбургский государственный университет

Оренбург, Россия

daryaorlova24@rambler.ru, nazarova-1989@yandex.ru, 89198660945@mail.ru

Представлены результаты исследования по выявлению болезней и вредителей рекреационных зон на территории города Оренбурга. Исследованы древесно-кустарниковые насаждения восьми крупных парков и скверов в Ленинском, Центральном, Дзержинском и Промышленном районах города Оренбурга. Установлены массовые распространения одного бактериального (бактериальная водянка) и двух грибковых (бискогниоксиевый и ценангиевый некрозы) заболеваний на растениях, произрастающих на территории города Оренбурга. Зарегистрирована вспышка энтомофага *Macropsis virescens* Fieber на растениях *Populus balsamifera* L. Определено состояние пораженных болезнями и вредителями растений. Активизация патогенов и вредителей ставит вопрос о выявлении причин данного явления и определении степени наносимого ими вреда растениям, используемым в озеленении городской среды. Исследование показало, что массовому распространению патогенов могли способствовать аномальные погодные условия региона (теплая зима в сочетании с последующим влажным весенне-летним периодом), регистрируемые в предшествующие вспышке периоды, которые активизировали их развитие и распространение. Состояние растений при поражении патогенами различно и характеризуется от ослабленных до полностью утративших жизнеспособность. Данные, полученные в ходе настоящего исследования, позволят прогнозировать вспышки описанных патогенов в будущем и предпринять меры по защите насаждений. На территории города рекомендуется провести омолаживание посадок, так как установлено, что более подвержены заболеваниям и поражению вредителями возрастные растения.

Ключевые слова: урбосреда, патоген, бискогниоксиевый некроз, ценангиевый некроз, бактериальная водянка, энтомофаг.

ВВЕДЕНИЕ

Древесно-кустарниковые растения, произрастающие в антропогенно измененной среде, формируют урбозкосистемы. Они обладают свойством экологической пластичности, поэтому со временем приспосабливаются к неблагоприятному воздействию. Урбозкосистемы включают элементы открытых и закрытых ландшафтов, природных и культурных биоценозов, состоящих из таксонов растений, принадлежащих различным физико-географическим зонам, измененных под воздействием условий города. Интродуценты (экзоты) произрастают в ассоциации с аборигенными видами, а факторы естественной природы сочетаются со специфическими элементами городской среды. Однако у такой флоры снижается экологическая надежность, что требует дополнительного ухода за такими насаждениями (Long, 2019).

В населенных пунктах, в особенности крупных промышленных центрах, значительную трансформацию испытывает именно растительный компонент биоценоза. Объекты городских насаждений (парки, скверы, групповые и одиночные композиции) находятся под влиянием разнообразных негативных факторов: загрязненная почва, нестабильный температурный режим, плохая аэрация, пыль, дым, газы, постоянный недостаток и/или избыток влаги, нехватка элементов питания, загрязнение тяжелыми металлами, различного рода механические повреждения. Комплексное воздействие этих факторов усиливается недостатками системы содержания озелененных территорий и ухода за ними. В результате растения ослабляются, что делает их более уязвимыми поражению насекомыми-фитофагами и возбудителями болезней. Это закономерно приводит к снижению продуктивности,

долговечности, потере декоративности, преждевременному старению и гибели растений (Соколова, 1998).

Актуальность проведения научных исследований по выявлению биологической устойчивости растительного организма к поражению патогенами является важным показателем. Растения, пораженные болезнями и вредителями, изменяют свою жизненную морфу, что значительно снижает их эстетико-декоративные свойства и выполняемую ими санитарно-гигиеническую роль. Поэтому необходимо уделять особое внимание наблюдению за растительностью, произрастающей в городской среде, чтобы вовремя предупредить или по возможности предотвратить то или иное заболевание (Кузьмичев, 2004).

Работы многочисленных авторов в России и за рубежом описывают отрицательное влияние вредных абиотических, биотических и антропогенных факторов на растения города (Беляева, 2019; Кубрина, 2019; Locossseli, 2019; Sevik, 2020; Yadav, 2020; Федорова, 2021; Wilkaniec, 2021; Догадина, 2022; Назарова, 2022; Постовалов, 2022).

Цель нашего исследования – выявить и описать патогенные организмы, поражающие древесно-кустарниковые растения города Оренбурга, а также оценить степень их распространения в зависимости от погодных условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Регистрация поражений древесно-кустарниковых растений, использующихся в озеленении Оренбурга, вызванных болезнями и вредителями проводилась научными сотрудниками ботанического сада ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный университет» в весенне-летний период 2022 года, в рамках зарегистрированной темы в ЕГИСУ НИОКТР: АААА-А20-120110290039-0.

Поиск и выявление патогенов осуществлялся маршрутным методом на территории крупных парков и скверов четырех административных районов города Оренбурга. Ленинский район – парк «Зауральная роща» (1), сквер на ул. Восточной (2); Центральный район – парк Перовского (3), сквер у «Дом памяти» (4); Промышленный район – парк Железнодорожников (5), сквер на ул. Ткачева (6); Дзержинский район – парк «50-летия ВЛКСМ» (7), парк им. Гуськова (8) (рис. 1).

При проведении фитопатологических исследований устанавливалось наличие заболевания растения. На первых этапах осуществлялась диагностика самого заболевания, то есть устанавливалась его причина, и в случае выявления инфекционного характера заболевания идентифицировался возбудитель. Для этого использовались общепринятые методы:

- визуальное наблюдение – установление симптомов болезни путем осмотра растения;
- метод электронной микроскопии – с помощью микроскопа определялось наличие возбудителя, устанавливался характер изменений в пораженных тканях растений;
- анатомо-морфологический метод – определение изменения морфологических признаков у пораженных патогеном растений.

В ходе обнаружения заболевания с целью идентификации возбудителя проводилась оценка его распространения на исследуемом растении и, далее, по исследуемой территории. Интенсивность поражения растения оценивалась путем определения пораженной заболеванием площади листа (Шамрай, 2006).

Оценка состояния поврежденных деревьев проведена согласно методическим рекомендациям по мониторингу состояния зеленых насаждений (Мозолевская и др., 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 2022 году на территории города наблюдалось массовое распространение следующих патогенов: бактериальная водянка, черный и ценангиевый некроз, цикадка тополевая.

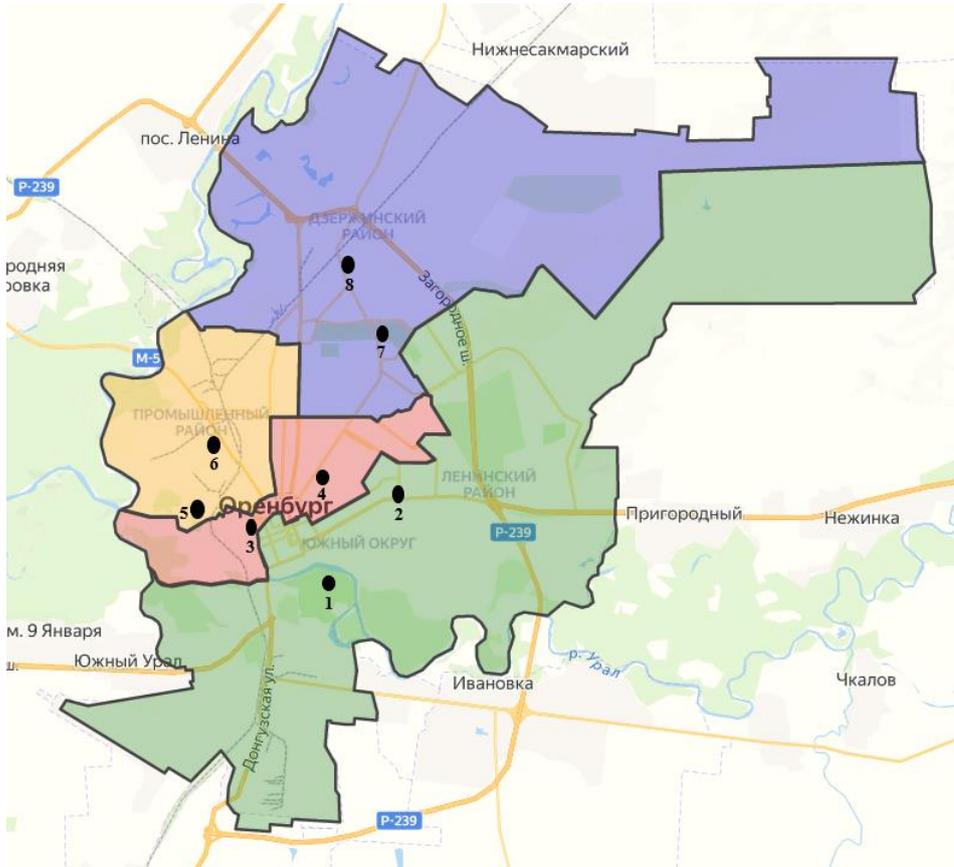


Рис. 1 Карта обследованных территорий (по районам города Оренбурга)
Точками обозначены территории обследованных парков и скверов. Черные линии – границы административных районов.

Бактериальная водянка на деревьях *Betula pendula* Roth. (береза повислая). Возбудителем болезни является бактерия *Erwinia multivora* Scz.-Parf. Своевременная диагностика на ранних этапах является приоритетной в борьбе с данным патогеном.

Развитие заболевания определяется тремя стадиями:

1. Первые признаки заболевания визуализируются в самом начале развития. Косвенные признаки – разреженность кроны, наличие сухих ветвей и водяных побегов (рис.2). Прямые – пятна ржавой овальной формы на коре. При прогрессировании заболевания из пятен вытекает жидкое содержимое с характерным забродившим запахом. На этом этапе еще не наблюдается поражение древесины.

2. Следующая стадия характеризуется появлением крупных пятен на стволах с тенденцией к их слиянию. Внутренний слой коры (луб) у деревьев уже частично разрушен.

3. На заключительном этапе развития заболевания наблюдается полное усыхание древесного растения. В это же время характерно наличие темно-бурых, а иногда и черных пятен, которые могут сливаться под корой. Лубяной слой полностью разрушается, древесина заселяется дереворазрушающими грибами и бактериями. Растение полностью утрачивает свои декоративные качества.

Скорость прохождения заболевания от первой стадии до гибели растения во многом зависит от его состояния на момент заражения. Отмирание растения, которое на момент заражения бактериальной водянкой было здоровым, наблюдается, как правило, через 4–6 лет. У ослабленных растений все стадии развития болезни происходят интенсивнее, а его гибель наблюдается через 2–3 года.

На территории города в период исследования повсеместно обнаружены деревья березы в сильно угнетённом состоянии (рис. 2 *c, d*). Также были обнаружены деревья полностью высохшие (рис. 2 *a, b*).

Черный или бискогниоксиевый некроз у *Sorbus aucuparia* L. (рябина обыкновенная). Возбудитель заболевания гриб *Biscogniauxia repanda* (Fr.) Kuntze. Данный патоген характеризуется высокой паразитической активностью (Соколова, 1998). Как правило, первичные симптомы заболевания наблюдаются через год после заражения растения грибом: на коре появляются участки желтой окраски, которые отчетливо выделяются (рис. 3*a*). Далее



Рис. 2. Бактериальная водянка на деревьях *Betula pendula*
a, b – погибшие деревья, *c, d* – угнетенные живые деревья.

на пораженных участках образуются трещины, которые очень легко спутать с морозобоинами (не исключается факт совместного негативного влияния на организм растений климатического фактора и патогена). Края трещин загибаются, кора приобретает «взъерошенный» вид. Характерно, что данные повреждения располагаются вдоль ствола дерева, а не по окружности (рис. 3*b*).

Приблизительно через год у пораженных деревьев наблюдается образование бугорков под тонким слоем коры, которые представляют собой разрастания гиф гриба (аскостромы). Со временем кора над бугорками растрескивается и стромы с характерным черным цветом оголяются. Под негативным действием гриба растение постепенно усыхает.

Споры гриба легко переносятся на произрастающие вблизи здоровые растения, и при наличии на них мельчайших повреждений проникают внутрь. Повышенная влажность окружающей среды способствует усилению созревания и распространения спор патогена.

Растения, пораженные данным возбудителем, были обнаружены в точках исследования под номерами 2, 3, 5, 7, 8.

Ценангиевый некроз хвойных растений (*Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm.). Возбудителем данного заболевания является гриб *Cenangium abietis* (Pers.) Rehm. (= *Cenangium ferruginosum*). Массовое распространение спор гриба происходит в конце летнего периода. Весной уже можно наблюдать первые характерные признаки заболевания. Цвет пораженной грибом хвои изменяет окраску сначала на желтую, затем на красную и постепенно она начинает опадать (рис. 4). Крона пораженного растения значительно изреживается.

На пораженных побегах появляются плодовые тела черной окраски, имеющие вид небольших бугорков. Со временем кора растрескивается, и они оказываются на поверхности. На следующий год плодовые тела приобретают вид тесносближенных апотециев (открытое плодовое тело). Влага способствует открытию плодовых тел и высвобождению спор.



Рис. 3. Бискогниоксиевый некроз у *Sorbus aucuparia*
a – начальная стадия, *b* – заключительная стадия Ценангиевый некроз хвойных растений (*Pinus sylvestris* L., *Picea pungens* Engelm.).

Массовому распространению *Cenangium abietis* способствуют следующие факторы: длительная засуха, сильные морозы в зимний период, ослабление организма иными патогенами, нарушение уходовой агротехники за растением, антропогенное загрязнение.

Очаги распространения данного патогена выявлены в Дзержинском и Ленинском районах города.

В 2022 году наблюдалось массовое поражение деревьев *Populus balsamifera* L. (тополь бальзамический) насекомым вредителем – *Macropsis virescens* Fieber (цикадка тополевая). При осмотре пораженных растений (конец июля – начало августа) было обнаружено наличие белого пушистого налета на возрастных растениях *Populus balsamifera*. В большей степени налет обнаружен на ветвях (рис. 5a) и листьях деревьев (рис. 5b). Данный налет имеет достаточно легкую структуру и опадает на почву, вызывая при этом гибель посаженных рядом цветочных растений.

У пораженных вредителем растений тополя помимо белого налета выявлено увядание (потеря тургора) и усыхание листьев, а также снижение минерального запаса (железный хлороз), что свидетельствует об угнетенном состоянии растительного организма.

Установлено, что данный налет является продуктом жизнедеятельности насекомого-вредителя цикадки. Взрослая особь цикадки со второй декады июня дополнительно питается



Рис. 4. Изменение окраски хвои у *Picea pungens*, пораженной ценангиевым некрозом

соком листьев, что приводит к угнетению и даже гибели растений. В августе насекомое откладывает яйца в коре древесных растений. Иногда яйца могут зимовать и в почве. Личинки вылупляются в первой декаде мая. Личинки также питаются соком из листьев растений.

Как правило, цикадки в первую очередь поражают старые и слабые растения. Данный факт подтверждает поражение на осмотренной территории возрастных растений. Молодые растения поражались намного реже.

Массовая откладка яиц насекомого происходит в жаркий и засушливый год.

Пораженные данным вредителем растения обнаружены нами во всех точках исследования.



Рис. 5. Деревья *Populus balsamifera*, пораженные Цикадкой тополевой
a – белый налет на побегах, *b* – белый налет на листовых пластинках.

Проведена оценка состояния деревьев, поврежденных вредителями по визуальным морфологическим признакам. Данные представлены в таблице 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее, в период с 2018 по 2020 год, было проведено фитопатологическое исследование древесно-кустарниковых растений территории города Оренбурга, выявлены наиболее часто встречающиеся заболевания и насекомые-вредители. Обнаружено:

- насекомые-вредители – 10 видов;
- заболевания, возбудителем которых являются грибы – 9 видов;
- заболевания, связанные с недостатком минеральных веществ – 6 видов (Назарова, 2019; Федорова, 2020).

Таблица 1

Оценка состояния деревьев, пораженных болезнями и вредителями в насаждениях города Оренбурга

Вид	Категория	Характеристика категории	Признаки
Лиственные			
<i>Betula pendula</i>	4	Усыхающие	Листовые пластинки мелкие или отсутствуют ввиду раннего опадения, крона изрежена
<i>Sorbus aucuparia</i>	5	Сухостой	Полное увядание и опадение листьев, повреждения коры
<i>Populus balsamifera</i>	1	Ослабленные	Листовые пластинки зеленые, наблюдаются повреждения ветвей, ствола
Хвойные			
<i>Pinus sylvestris</i>	3	Сильно ослабленные	Хвоя светло-зеленого цвета, сниженный прирост
<i>Picea pungens</i>	4	Усыхающие	Свыше 50 % хвои желтой и иссушенной, крона значительно изрежена

При исследовании рекреационных зон Оренбурга в 2022 году выявлены ранее не встречающиеся болезни и вредители. Отмечено наличие признаков ценангиевого некроза, что привело к полному уничтожению зараженных растений *S. aucuparia* и значительно ослабило растения *P. sylvestris* и *P. pungens*. Насекомое-энтомофаг *M. virescens* зарегистрировано на растениях *P. balsamifera*, однако его распространение к полному уничтожению деревьев не привело.

Возникновению и массовому распространению вышеописанных патогенов могли поспособствовать аномальные погодные условия региона, наблюдаемые в последние годы.

Метеоданные за период наблюдения получены с метеостанции, расположенной на территории Ботанического сада ОГУ (табл. 2).

Периоды вегетации растений в предшествующие годы (2020 и 2021 гг.) в Оренбургской области были достаточно жаркими, что в первую очередь создало стрессовые условия для растительных организмов. Гидротермические коэффициенты (ГТК) этих лет (табл. 3) определяют климатические условия, характерные для зон ирригации.

2022 год характеризовался большей увлажненностью, ГТК более чем в два раза превышает показатели предыдущих лет, и характеризует климатические условия, как умеренно засушливые.

Отдельно необходимо отметить май 2022 года, где сумма осадков составила 106 мм, что в 4–5 раз превышает показатели предыдущих лет. Этот месяц характеризуется избыточным увлажнением. Возможно, именно избыточная увлажненность и поспособствовала массовому распространению обнаруженных в ходе исследования патогенов (Черенкова, Золотокрылин, 2016).

Помимо влияния погодных условий лета, распространению и активизации патогенов и вредителей поспособствовали и климатические характеристики зимних периодов (табл. 4).

Зимний период 2020–2021 года по климатическим характеристикам был наиболее стрессующим, в отличие от всех, проанализированных нами. Коэффициент жёсткости (Ананина, 2011) зимы хоть и незначительный, но превышает показатели других лет (табл. 5). В дополнение к этому, минимальные температуры декабря и января сочетались с недостаточным количеством осадков. Характерно, что такая аномальная зима предшествовала аномально жаркому лету. Сочетание этих двух факторов усилило стресс для растительных организмов и соответственно привело к их ослаблению. Такие растения стали более уязвимы к болезням и вредителям.

Таблица 2

Метеоданные за период вегетации растений (2020–2021 гг.)

Месяц	Год	Температура, °С			Сумма осадков, мм	Относительная влажность, %
		Средняя	Max	Min		
Апрель	2020	+7,5	+25,6	-4,6	24	57
	2021	+8,2	+24,4	-2,6	23	63
	2022	+11,1	+26,0	-0,4	25	64
Май	2020	+17,0	+35,1	+4,0	30	54
	2021	+21,2	+35,8	+2,8	20	38
	2022	+12,2	+26,6	+1,3	106	63
Июнь	2020	+20,1	+32,4	+6,4	21	49
	2021	+24,6	+39,3	+9,3	19	41
	2022	+19,8	+34,4	+6,2	24	59
Июль	2020	+25,8	+40,0	+9,5	7,8	42
	2021	+24,5	+36,8	+11,2	26	45
	2022	+22,6	+34,3	+11,0	53	58
Август	2020	+20,7	+35,1	+7,3	12	52
	2021	+25,8	+39,7	+9,8	2,0	30
	2022	+24,1	+34,6	+8,8	–	43
Сентябрь	2020	+13,7	+33,7	+3,2	25	57
	2021	+12,9	+31,2	-0,3	21	51
	2022	+15,3	+35,1	+3,9	39	56
Октябрь	2020	+7,2	+21,5	-5,3	20	55
	2021	+7,0	+18,2	-4,4	12	64
	2022	+7,1	+18,6	-4,5	43	68

Таблица 3

Характеристика засухи в зависимости от показателей ГТК за период с 2020 по 2022 год

Год	Числовое значение	Степень засухи
2020	0,3	Экстремальная
2021	0,3	Экстремальная
2022	0,7	Умеренная
2022, май	2,8	Избыточное увлажнение

Зимний период 2021–2022 года стал более благоприятным по климатическим характеристикам, что впоследствии поспособствовало активизации патогенов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из всего вышеописанного становится очевидным, что экстремальные климатические условия напрямую влияют на увеличения степени поражаемости растений патогенами. В первую очередь это связано со снижением жизнеспособности растительного организма в результате стресса. Сочетание неблагоприятных условий для жизнедеятельности растений с благоприятными условиями для размножения и распространения патогенных организмов неминуемо приводит к активизации новых фитопатогенов и последующей массовой гибели пораженных ими насаждений.

Именно поэтому необходимо ужесточать контроль и ответственность за уровнем заболеваемости растений урбосреды, которые постоянно находятся в стрессовых условиях

Таблица 4

Метеоданные зимнего периода (2019–2022 гг.)

Месяц	Зимний период	Температура, °С			Сумма осадков, мм
		Средняя	max	min	
Ноябрь	2019–2020	–3,8	+6,9	–16,7	9,7
	2020–2021	–3,8	+9,3	–13,3	12,7
	2021–2022	–2,2	+5,2	–11,3	25,9
Декабрь	2019–2020	–6,4	0,0	–17,4	35,3
	2020–2021	–14,2	–4,0	–22,6	12,1
	2021–2022	–7,8	+2,7	–23,3	32,7
Январь	2019–2020	–5,5	–0,7	–16,1	45,4
	2020–2021	–11,4	–2,2	–22,5	29,2
	2021–2022	–10,6	+1,3	–17,5	27,2
Февраль	2019–2020	–5,5	+1,5	–18	29,9
	2020–2021	–12,2	+1,8	–25,2	45,1
	2021–2022	–5,6	+0,1	–13,4	16,7
Март	2019–2020	+1,6	+9,4	–8,8	9,9
	2020–2021	–6,4	+0,1	–18,1	30,5
	2021–2022	–6,1	+3,9	–13,3	24,1

Таблица 5

Характеристика зимнего сезона в зависимости от показателей коэффициента жесткости с 2019 года по 2021 год

Зимний период	Числовое значение	Жесткость зимы
2019–2020	0,3	мягкая
2020–2021	0,4	мягкая
2021–2022	0,3	мягкая

вследствие антропогенного влияния, к чему в последнее время все чаще добавляются экстремальные климатические условия.

Кроме того, по мере увеличения возраста растительных организмов снижаются их естественные механизмы защиты, как результат – их биологическая устойчивость становится более слабой, ухудшается возможность противодействовать факторам антропогенного влияния, засухе, ветрам, морозам и патогенам. Поэтому целесообразно своевременно проводить соответствующие мероприятия по омоложению насаждений на городских территориях.

Список литературы

Ананина Т. Л. Многолетняя динамика численности жуков (Coleoptera, Carabidae) на катене Баргузинского хребта // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2011. – Т. 4, № 3. – С. 55–58.

Беляева Ю. В., Саксонов С. С. Влияние автотранспорта на древесные растения города (на примере г. Тольятти, Самарская область) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2019. – № 1 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-avtotransporta-na-drevesnye-rasteniya-goroda-na-primere-g-tolyatti-samarskaya-oblast> (просмотрено 29.03.2023).

Болезни и вредители древесно-кустарниковых растений города Оренбурга / [Ред. Д. Г. Федорова]. – Оренбург: ОГУ, 2020. – 85 с.

Догадина М. А., Правдюк А. И. Болезни и вредители растений семейства Hydrangeaceae Dumort. в Центральном-Черноземном районе РФ // Вестник аграрной науки. – 2022. – № 2 (95). – С. 20–25.

Кубрина Л. В., Бокбаева С. А. Лиственные и хвойные виды древесных растений как биоиндикаторы природной среды города Омска // Безопасность городской среды. – 2019. – С. 408–412.

Кузьмичев Е. П., Соколова Э. С., Мозолевская Е. Г. Болезни древесных растений. Том 1. – Москва: ВНИИЛМ, 2004. – 120 с.

Мозолевская Е. Г., Белова Н. К., Куликова Е. Г., Шарапа Т. В., Липаткин В. А. Мониторинг состояния зеленых насаждений и городских лесов Москвы. Методы оценки состояния деревьев и насаждений // Экология большого города. Альманах. – 1997. – № 2. – С. 16–59.

Назарова Н. М., Кухлевская Ю. Ф., Федорова Д. Г., Пикалова Е. В., Боженов С. Н. Анализ фитопатологического состояния растений-интродуцентов Ботанического сада Оренбургского государственного университета // Экосистемы. – 2019. – № 20. – С. 219–228.

Назарова Н. М., Федорова Д. Г. Оценка состояния широко используемых в озеленении Оренбурга древесно-кустарниковых растений методами эколого-фенологического мониторинга // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство. – 2022. – Т. 17, № 1. – С. 62–71.

Постовалов А. А., Суханова С. Ф. Влияние климатических изменений на развитие инфекционных болезней кормовых культур в Зауралье // Дальневосточный аграрный вестник. – 2022. – № 2 (62) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-klimaticheskikh-izmeneniy-na-razvitie-infektsionnyh-bolezney-kormovyuh-kultur-v-zauralie> (просмотрено 29.03.2023).

Соколова Э. С. Состояние древесных и кустарниковых пород в живых изгородях и их повреждаемость болезнями // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. – 1998. – Вып. 294 (1). – С. 41–46.

Хусанов А. К., Собиров О. Т., Шакарбоев Э. Б. Сосущие вредители (Insecta, Homoptera) ивовых юго-востока Центральной Азии // Российский паразитологический журнал. – 2018. – № 4 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/sosuschie-vrediteli-insecta-homoptera-ivovyh-yugo-vostoka-tsentralnoy-azii> (просмотрено: 29.03.2023).

Шамрай С. Н., Глушенко В. И. Основы полевых исследований в фитопатологии и фитоиimmunологии: Учебно-методическое пособие. – Х.: ХНУ имени В. Н. Каразина, 2006. – 64 с.

Fedorova D. G., Nazarova N. M., Ukenov B. S., Safonov M. A. Heavy metals in the leaves of woody and shrubby plants // Trace Elements and Electrolytes. – 2021. – Т. 38. – N 3. – С. 158–159.

Locosselli G. M., de Camargo E. P., Moreira T. L., Todesco E., Andrade M. F., André C. S., de André P. A., Singer J. M., Ferreira L. S., Saldiva P. N., Buckeridge M. S. The role of air pollution and climate on the growth of urban trees // Science of the Total Environment. – 2019. – N 666. – P. 652–661.

Long L. C., Amico V. D., Frank S. D. Urban Forest fragments buffer trees from warming and pests // Sci Total Environ. – 2019. – N 658. – P. 1523–1530.

Sevik H., Cetin M., Ozel H. U., Ozel H. B., Mohammed M. M., Cetin I. Z. // Determination of Pb and Mg accumulation in some of the landscape plants in shrub forms // Environmental Science and Pollution Research. – 2020 – N 27 (2). – P. 2423–2431.

Wilkaniac A., Sobkowiak B. B., Irzykowska L., Breś W., Świerk D., Pardela L., Durak R., Środulska-Wielgus J., Wielgus K. Biotic and abiotic factors causing the collapse of Robinia pseudoacacia L. veteran trees in urban environments // PloS One. – 2021. DOI: 10.1371/journal.pone.0245398.

Yadav R., Randey P. Assessment of Air Pollution Tolerance Index (APTI) and Anticipated Performance Index (API) of Roadside Plants for the Development of Greenbelt in Urban Area of Bathinda City, Punjab, India. // Bull Environ Contam Toxicol. – 2020. – 105 (6). – P. 906–914.

Fedorova D. G., Nazarova N. M., Ukenov B. S. Infestation of tree plantations in Orenburg by pathogens and the influence of climatic conditions on their spreading // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 7–17.

The results of the study on the identification of diseases and pests of recreational areas on the territory of Orenburg are presented. Tree and shrub plantations of eight large parks and squares in Leninsky, Tsentralny, Dzerzhinsky and Promyshlenny districts of Orenburg were studied. The researchers registered mass distribution of one bacterial (bacterial dropsy) and two fungal (biscognioxium and cenangium necrosis) diseases of plants growing on the territory of Orenburg. An outbreak of the entomophage *Macropsis virescens* Fieber was recorded for plants of *Populus balsamifera* L. The condition of plants affected by diseases and pests was determined. The activation of pathogens and pests raises the question of identifying the causes of this phenomenon and determining the degree of damage they cause to plants used in urban landscaping. The study showed that abnormal weather conditions in the region (a warm winter combined with the subsequent wet spring-summer period), recorded in the periods preceding the outbreak, which intensified their development and spread, could have contributed to the mass spread of pathogens. The condition of plants health affected by pathogens ranges from weakened to complete loss of viability. The data obtained in this study will make it possible to predict future outbreaks of the described pathogens and to take measures to protect plantations. It is recommended to rejuvenate plantings in the city, as it was found out that old plants are more susceptible to diseases and pest infestation.

Key words: urban environment, pathogen, biscognioxium necrosis, cenangium necrosis, bacterial dropsy, entomophagus.

Поступила в редакцию 03.04.23

Принята к печати 18.04.23

УДК [574.58.013:551.352.4](261.28/.29.05)

Физико-химические свойства донных осадков в антропогенно эвтрофируемой океанической лагуне Риа Формоза (Португалия)

Иванова Е. А.

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

Донные осадки лагуны Риа Формоза характеризуются различными уровнями органического загрязнения. Акватория в районе порта, где находится источник сброса неочищенных городских стоков, наиболее сильно подвержена интенсивному загрязнению. Следствием постоянного привнесения органического вещества в донном биоценозе является возникновение гипоксических, а также периодически образующихся аноксических условий среды в донных осадках лагуны. Донные осадки лагуны Риа Формоза в точке сброса неочищенных стоков (ст. С0) являются примером критической зоны морской среды, характеризующейся эвтрофикацией, острым дефицитом кислорода и сероводородным заражением, обусловленных влиянием как природных, так и антропогенных факторов. Наличие бактериальных матов на поверхности осадка свидетельствует об активных микробиологических процессах. На остальных изученных станциях в грунтах, в целом, отмечаются признаки обеднённой кислородом донной среды (гипоксия), газонасыщенности, в том числе метаном, и сероводородного заражения. Установлено, что содержание органического вещества в составе донных отложений растёт прямо пропорционально увеличению в них доли мелкодисперсной илисто-глинистой фракций. В других районах лагуны Риа Формоза, которые находятся вдалеке от хозяйственных стоков города Фару, осадки являются гипоксическими, отмечается присутствие сероводорода в меньшей степени и наблюдаются процессы газовой выделения из дна, однако на этих исследованных станциях лагуны не выявлены признаки значительного антропогенного влияния. Образование гипоксических условий и метаногенез осадков может происходить естественным образом. На изученных разрезах А и С обнаружены статистически значимые различия (U-тест) между станциями по содержанию органического вещества в морских грунтах, в то время как гранулометрический состав на исследуемых станциях достоверных различий не имеет.

Ключевые слова: гипоксия, осадки, гранулометрический состав осадков, содержание органического вещества, лагуна, Риа Формоза, Португалия, Атлантический океан.

ВВЕДЕНИЕ

Океанические лагуны являются частью прибрежных экосистем, для которых нередко характерно образование гипоксических, и даже аноксических условий водной и донной среды (Newton, Icely, 2002). Риа Формоза (Ria Formosa lagoon) – полузакрытая лагуна на побережье Атлантического океана на юге Португалии в провинции Алгарве (Algarve). На её берегах располагаются несколько небольших городов, среди которых самый значительный вклад урбанистического загрязнения приходится на город Фару (Faro) (Gamito, 2008). Кислородный режим осадков лагуны обусловлен, помимо, антропогенного загрязнения, ещё и гидрологическими особенностями (приливно-отливными явлениями), биотурбацией грунтов бентосными животными, средообразующими биогеохимическими процессами (Newton et al., 2014). Для этих прибрежных зон широко распространено явление дегазации донных осадков (Skarke et al., 2014). Данные, полученные измерениями потоков CO₂, CH₄ и ряда других летучих органических соединений из дна лагуны Риа Формоза, позволяют считать эти донные осадки довольно газонасыщенными (Bahlmann et al., 2015).

Гранулометрический состав осадков лагуны, особенно доля мелкодисперсных илистых фракций, является одним из значимых факторов, определяющих насыщенность донного субстрата органическим веществом, что в свою очередь, формирует кислородный режим грунтов. Окислительно-восстановительные свойства донной среды могут ограничивать

распространение бентоса, также, как и размерный состав грунтовых фракций, особенно мелкодисперсных, определяет видовой состав донных животных (Giere, 2009).

Цель данной работы – исследовать гранулометрический состав грунтов океанической лагуны Риа Формоза, их физико-химических свойств, определяющих качество донной среды гидробионтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Риа Формоза – полузакрытая лагуна Атлантического океана на юге Португалии, отделённая от океанического массива воды цепочкой из пяти барьерных островов и двух наносных песчаных мысов общей протяжённостью около 55 км (37°N; 7°56'W). Водообмен с океаном происходит через шесть узких проливов между островами, два из которых – искусственные, были прорыты и стабилизированы в течение 20 века (рис. 1).



Рис. 1. Схема расположения станций в районе исследований лагуны Риа Формоза

Регион Алгарве (юг Португалии) характеризуется средиземноморским климатом с жарким сухим летом и тёплой дождливой зимой. Наибольшее количество осадков здесь выпадает в декабре (примерно 17 % от среднегодовой нормы), затем следуют ноябрь и январь, по 15 %, соответственно (Duarte et al., 2008).

Основное направление волн на побережье – запад-юго-запад (72 %) и юго-восток-северо-запад, создаёт две различные зоны воздействия волновой энергии (Sousa et al., 2019). Среднегодовая высота волн составляет 1 м, с короткими зимними штормами юго-западного направления и высотой волн до 6 м в высоту (Filipe et al., 2000). Максимальный прилив достигает 3,5 м, средняя высота прилива 2,8 м и квадратурный прилив – 1,3 м. Барьерные острова меняют свою форму в результате воздействия различных процессов, таких как эрозия песчаных дюн, намыв отмелей, ветровая эрозия и лагунные приливно-отливные течения (Ferreira et al., 2016). Литораль Риа Формозы составляет около 90 % территории лагуны, и всего 14 % этой литорали находится под водой постоянно (Andrade et al., 2004).

Обширные солёные марши, песчаные и илистые отмели являются основными геоморфологическими объектами лагуны Риа Формоза. В лагуне нет постоянного значительного поступления пресной воды, за исключением зимнего дождливого сезона через стоки небольших ручьев и малых рек. Их водосборные бассейны составляют (с запада на

восток): Ludo/São Lourenço (60 км²), Biogal/Marchil (52 км²) и Rio Seco (70 км²). Солёность вод лагуны варьирует в пределах 35,5–37,8 ‰, в зависимости от сезона и уровня высоты прилива (Mudge et al., 2007).

Донные осадки были собраны в западной части океанической полузакрытой лагуны Риа Формоза (юг Португалии) на двух трансектах (А and С), которые являются отдельными рукавами лагуны в августе-сентябре 2009 года. Точки отбора проб выбраны аналогично предыдущему исследованию (Austen et al., 1989). Первая станция на каждой трансекте (А0 7°56'32"W, 37°1'11"N и С0 7°55'26"W, 37°0'43"N) расположена примерно в 10 м от коллектора сброса городских стоков. На станции А0 происходит сброс ливневых стоков, а на станции С0 – коллектор городской канализационной сети. Последующие станции были определены в 100, 300, 700, 1250, 2300 и 4520 м от источника загрязнений. Последняя, наиболее удалённая станция на трансекте С находилась на расстоянии 2300 от места сброса городских стоков (С5). Координаты, расположение станций отбора проб и некоторые физико-химические свойства донных осадков лагуны Риа Формоза представлены в таблице 1.

Таблица 1

Физико-химические свойства донных осадков лагуны Риа Формоза на исследуемых станциях (S – расстояние от источника загрязнения, T – температура воды)

Станции	Координаты	Параметр и значение			
		S, м	pH	T, C ⁰	Солёность, ‰
A0	37°00'57,7"N 7°56'17,7"W	10	5,78	23	36,2
A1	37°00'55,0"N 7°56'23,9"W	100	6,75	20	36,6
A2	37°00'45,9"N 7°56'30,1"W	300	5,78	20	36,6
A3	37°00'37,5"N 7°56'33,5"W	700	6,04	20	36,6
A4	37°00'26,3"N 7°56'27,1"W	1250	5,12	20	36,6
A5	37°00'27,7"N 7°57'33,4"W	2300	5,31	20	36,6
A6	36°59'56,8"N 7°57'54,0"W	4520	5,8	22	36,9
C0	37°00'35,7"N 7°55'29,9"W	10	10,18	22	3,3
C1	37°00'31,9"N 7°55'29,9"W	100	–	19	36,0
C2	37°00'29,6"N 7°55'29,5"W	300	–	21	–
C3	37°00'27,5"N 7°55'14,7"W	700	5,86	21	36,5
C4	37°00'14,2"N 7°54'55,9"W	1250	5,55	21	36,5
C5	37°00'03,9"N 7°54'23,4"W	2300	5,86	21	36,5

Примечание к таблице. «←» – нет данных.

В каждой точке отбора были взяты образцы отложений для гранулометрического анализа (по Wentworth, 1922) и измерения содержания общего органического углерода (Hewitt, Mudge, 2004). Градация частиц грунта меньше 0,063 мм проводилась на лазерном анализаторе Malvern Mastersizer с использованием программы GRADISTAT (Blott, Pye, 2001).

Для оценки различий между двумя независимыми выборками использовался непараметрический U-критерий Манна-Уитни (U-тест) (Mann, Whitney, 1947). Сравнительный анализ гранулометрических показателей донных осадков лагуны проводился с использованием данных предыдущих исследований в лагуне (Hewitt, Mudge, 2004; Danchenko, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Акватория в районе порта, где находится источник сброса неочищенных городских стоков (ст. С0), наиболее сильно подвержена интенсивному загрязнению. На этой станции во время отлива на поверхности донных отложений наблюдалось интенсивное развитие бактериальных матов красного и белого цвета с обилием отверстий от выхода газов ("rockmarks" – англ., Dando et al., 1991) (рис. 2).

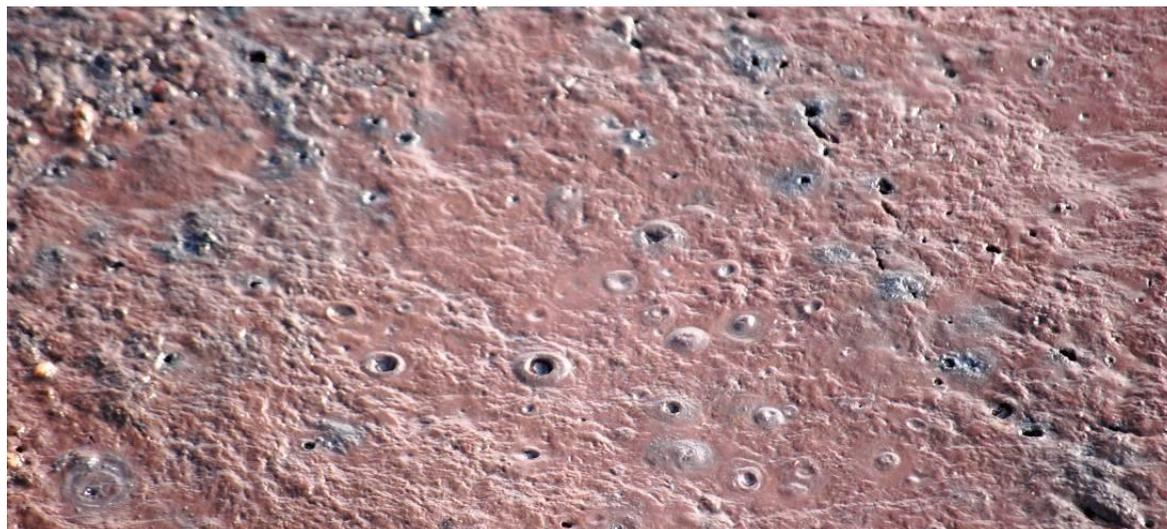


Рис. 2. Бактериальные маты красного цвета на чёрном грунте и покмарки (“*pockmarks*”) на поверхности осадка во время отлива на ст. С0 в непосредственной близости от точки сброса канализационных стоков

Грунт в этой точке имел сильный запах сероводорода, аммиака и покрыт слоем волокнистого органического детрита.

Гранулометрический состав. Для станций на трансекте А илесто-глинистые осадки (<62,5 μm по Wentworth, 1922) составляли 5,47–30,10 % (табл. 2).

Таблица 2

Гранулометрический состав осадка (%) и содержание общего органического вещества (ОВ) (%)

	Станция и значение												
	С0	С1	С2	С3	С4	С5	А0	А1	А2	А3	А4	А5	А6
Галька	17,2	0,1	1,7	3,8	7,1	2,5	3,7	2,6	6,3	3,0	2,9	0,5	1,7
Песок	74,1	53,3	75,3	64,2	61,5	64,3	70,7	67,6	68,6	66,9	73,1	78,6	92,8
Ил	8,7	46,5	23,0	32,0	31,5	33,2	25,6	29,8	25,2	30,1	24,0	20,9	5,5
ОВ	22,7	7,9	2,6	2,9	3,5	3,0	5,6	1,1	0,7	1,4	1,0	2,8	2,6

Образцы грунта относились к широкому спектру песчаных отложений от илестого песчаного гравия (8,69 % частиц осадка диаметром <63 μm) до гравийного илестого песка (46,54 % частиц осадка диаметром <63 μm) (рис. 3).

Для станций трансекты С илесто-глинистый компонент был представлен 8,69–46,54 % от сухого высушенного грунта. Содержание общего органического углерода в осадках определялось от 0,73 % до 22,70 %.

Выборочно на некоторых станциях были проведены измерения окислительно-восстановительного потенциала (редокс-потенциал – Eh, он же ОВП). В местах непосредственного сброса сточных вод на станции С0 и А0 значения Eh составляли –323 мВ и –140 мВ, соответственно, и на станции А5 редокс-потенциал показал значение –139 мВ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как было показано ранее, донные осадки Риа Формозы характеризуются различными уровнями органического загрязнения (Newton, Icelly, 2002). Продуктивность водных экосистем в целом связана с поступлением биогенов, особенно фосфора для пресных вод и

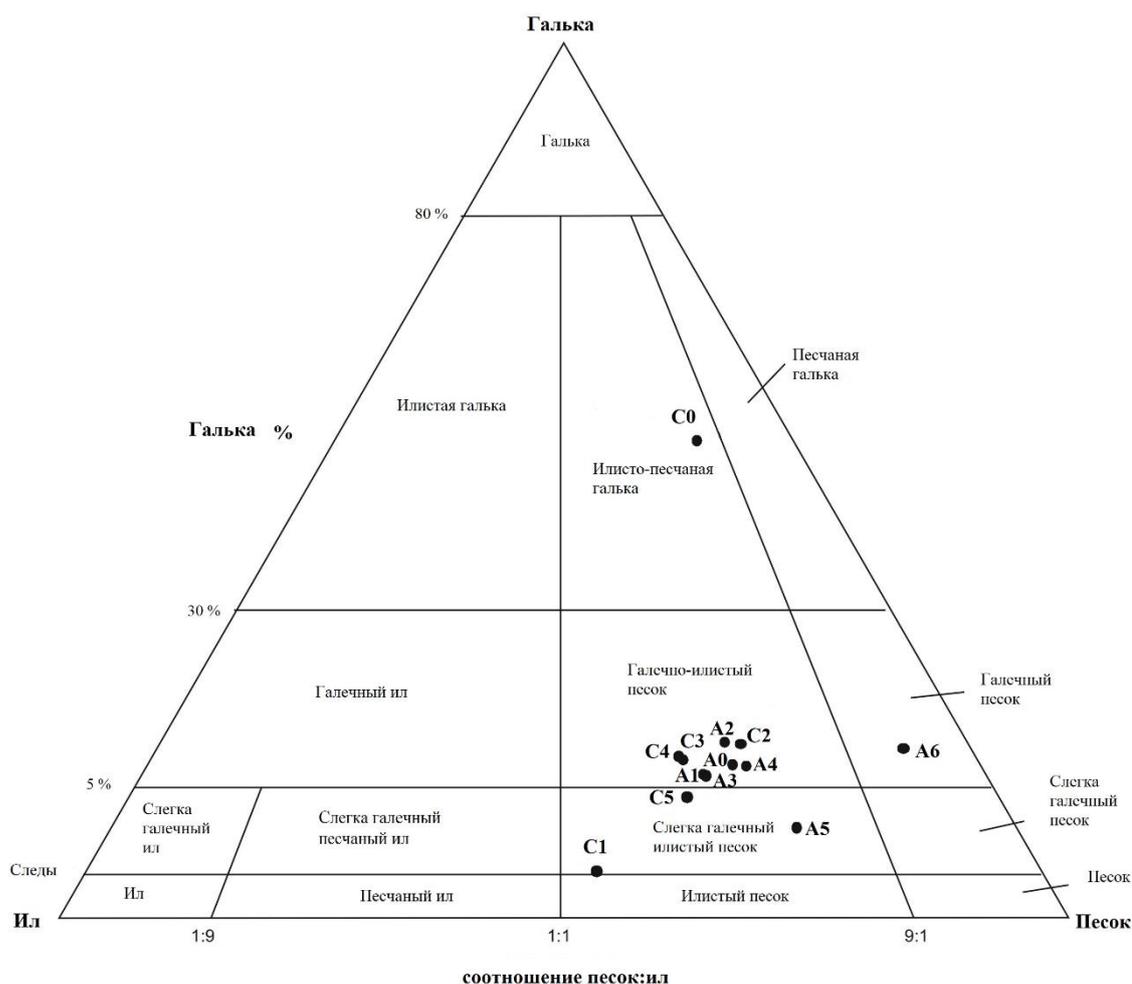


Рис. 3. Гранулометрический состав исследуемых станций, выполненный в GRADISTAT (Blott, Pye, 2001)

Чёрными кружками обозначены исследуемые станции на разрезах А и С, пронумерованные по порядку отбора от начала разреза (табл. 1).

азота для прибрежных экосистем, а также их обоих для эстуарных сред (Oduor et al., 2023). Данное исследование показывает, что на соотношение биогенов в западной части лагуны большое влияние оказывают источники, напрямую связанные с деятельностью человека: сельскохозяйственные стоки и канализационные сбросы связаны с нитратами, аммонием и фосфатами. Повышенное содержание аммония и фосфатов может изменить состав фитопланктона и повлиять на текущие экологические функции лагуны (Oduor et al., 2023).

В своей работе (Rosa et al., 2022) авторы пространственно определили в Риа Формозе пять водных объектов (районов). По их данным, водоемы, расположенные по краям лагуны, продемонстрировали наибольшую изменчивость и имели самую высокую концентрацию биогенов, за исключением нитратов, которые были максимальными на эстуарной станции, находящейся под влиянием реки Гилао, даже при низкой скорости течения. Такие различия на пограничных станциях связаны с их мелководностью, ограниченной циркуляцией воды и потенциально благоприятствуют более высоким темпам накопления органического вещества. Все эти факторы способствовали интенсификации внутренних процессов, связывающих бентосные и пелагические процессы, а именно реминерализации и диффузии из отложений, которые, в конечном счете, контролируют биологические процессы.

Анализ проб воды за период 1987–1989 годов и 2010–2012 годов (Newton et al., 2022) выявил в западной части лагуны тенденцию к снижению содержания биогенов, хотя она была значительной только для растворенного неорганического азота ($F=4,97$, $p=0,027$) и наименее значительной для фосфатов ($F=4,28$, $p=0,027$). В целом, эти результаты показывают, что совокупный эффект проведённых управленческих мероприятий, таких как модификация очистных сооружений, снизил давление биогенов на лагуну, несмотря на рост численности населения и интенсификацию сельского хозяйства в водосборном бассейне за тот же период (Newton et al., 2022).

Помимо антропогенной нагрузки, естественное высачивание различных газов из морского дна также может быть источником значительного количества органического вещества в донных отложениях лагуны Риа-Формоза. Ранее были отмечены средние величины потока метана CH_4 из дна на уровне $3,0$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ч}^{-1}$) (Bahlmann et al., 2015). Донные осадки лагуны на всех исследуемых точках имеют запах сероводорода различной интенсивности. Наличие бактериальных матов на поверхности осадка свидетельствует об активных микробиологических процессах. Очевидно, что в метанонасыщенных отложениях лагуны Риа Формоза, высокий уровень сероводородного загрязнения, вероятно, поддерживается микробной хемотрофной активностью.

Донные осадки лагуны Риа Формоза в точке сброса неочищенных стоков (ст. С0) являются примером критической морской среды обитания, характеризующейся эвтрофикацией, гипоксией, и сероводородным заражением, обусловленных влиянием как природных, так и антропогенных факторов (Giere, 2009). Следствием постоянного привнесения органического вещества в экосистему является возникновение гипоксических, а также периодически образующихся аноксических условий среды в донных осадках лагуны (Ivanova, 2014).

Значения окислительно-восстановительного потенциала на станции С0 (-323 мВ) в месте сброса городских канализационных стоков являлось самым низким показанием для лагуны Риа Формоза, тогда как в точке сброса ливневой канализации А0 и в точке А5 вдалеке от города показатели Eh были одинаковые (-140 мВ и -139 мВ, соответственно). Ранее в лагуне вне зоны воздействия городских стоков регистрировались показания Eh в осадках в пределах от -88 до -191 мВ, со средним значением -146 мВ (Danchenko, 2010). В ещё более ранней работе показано, что в осадках лагуны отмечались положительные значения редокс-потенциала от $+50$ до $+200$ мВ (Neves, 2003).

Загрязнение лагуны Риа Формоза как коммунальными, так и ливневыми стоками приводило к формированию зон с локальным переобогащением органическим веществом. Так, в месте ливневого стока на станции А0 содержание ОВ достигало $5,62$ %, что превышало средние значения для других станций лагуны. Среднее значение содержания органического вещества в грунтах лагуны (без учёта мест непосредственного сброса сточных вод) составляло $2,7$ %. Однако, в месте сброса канализационных стоков (станция С0) зафиксировано значительное превышение содержания ОВ в осадке (до $22,7$ %). Также, на станции С1 в 100 м от точки сброса стоков отмечалось повышенное содержание ОВ в осадке ($7,9$ %). Такое обогащение органическим веществом способно оказывать негативное влияние на экологическое состояние донной среды. В точке С0 отмечено снижение солёности океанической воды до 3 ‰ из-за притока пресных сточных вод и резкое увеличение рН придонной воды до $10,18$. С учётом того, что редокс-потенциал осадков здесь -323 мВ, можно заключить, что в этом месте осадки являются аноксическими и приток кислорода возможен только периодически с приливной водой из океана. Кроме того, такие низкие значения Eh свидетельствовали о процессах сульфатредукции в донной среде (Barlett, James, 1993). Наличие бактериальных матов на поверхности осадка (рис. 2) также свидетельствовали об активных микробиологических процессах. Измерения окислительно-восстановительного потенциала показали здесь наличие критических условий для существования биоты (Giere, 2009).

Рисунок 4 демонстрирует экспоненциальную зависимость между процентным содержанием мелкодисперсной гранулометрической фракции и общего органического

вещества в осадках. Такое соотношение было ожидаемым, для сравнения на график помещены данные предыдущих исследований (Hewitt, Mudge, 2004; Danchenko, 2010) донных осадков Риа Формозы.

Поскольку ст. С0 и А0 находились в местах непосредственного сброса городских стоков и, как следствие, имели превышение содержание ОВ, эти точки были исключены из анализа взаимоотношения гранулометрического состава и содержания ОВ, поскольку значительно искажали картину типичных грунтов лагуны. На остальных станциях донные осадки находились в пределах доверительных интервалов по этим седиментарным параметрам.

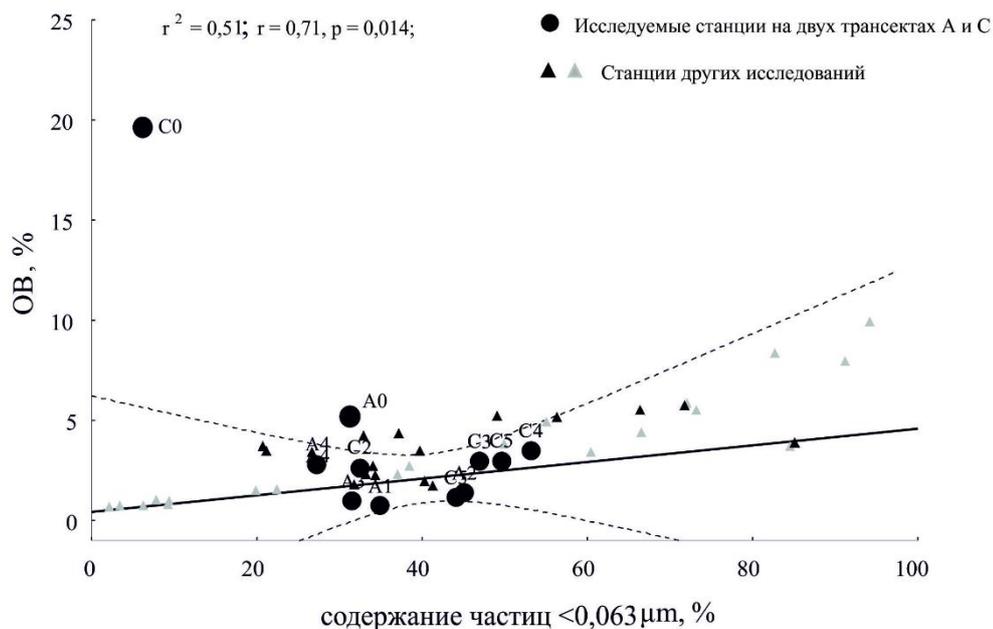


Рис. 4. Линейная зависимость с доверительными интервалами между содержанием (%) мелкодисперсной гранулометрической фракции $<0,063 \mu\text{m}$ и общего органического вещества (ОВ, %) в осадках лагуны

ОВ – содержание общего органического вещества в донных отложениях. Чёрными кружками обозначены исследуемые станции на разрезах А и С, пронумерованные по порядку отбора от начала разреза (табл. 1). Треугольниками обозначены станции предыдущих исследований (Hewitt, Mudge, 2004; Danchenko, 2010).

Высокие значения содержания ОВ в грунтах станций С0 (в непосредственной близости от сточной трубы канализационного коллектора) и С1 (в 100 м) от стока с высокой долей вероятности объяснялись массивованным привнесением органики сточными водами. В более ранних работах в лагуне Риа Формоза также отмечалось влияние сброса городских стоков, особенно в летний туристический сезон, когда население региона увеличивается с 150 000 до 450 000, человек (Mudge, Vebiano, 1997). Однако, в отдалённых от города Фару местах влияние деятельности человека на осадки лагуны практически не фиксировались благодаря высокой скорости водообмена и отсутствию промышленности в регионе (Newton, Icelly, 2002).

Содержание ОВ в донных осадках тесно связано с их гранулометрическим составом (Романкевич и др., 2001). Комплексная оценка гранулометрии и органической матрицы является ключом к пониманию механизма распределения и депонирования различных химических соединений в донных отложениях (Иванов и др., 2020). Нами была выявлена линейная зависимость между процентным содержанием мелкой гранулометрической фракции и общего органического вещества в осадках лагуны (рис. 4). Установлено, что содержание ОВ в составе донных отложений растёт прямо пропорционально увеличению в

них доли мелкодисперсной илисто-глинистой фракций. В более ранних исследованиях осадков лагуны также отмечалась положительная корреляция между мелкодисперсной фракцией осадка лагуны и содержанием общего органического вещества (Danchenko, 2010).

Для сравнения достоверности различий размерных фракций седиментарных частиц и содержания ОВ в донных отложениях на двух разрезах станций лагуны, А и С, был применен U-тест Манна-Уитни (табл. 3).

Исходя из полученных данных можно заключить, что на разрезах А и С существовала статистическая значимость различия только между содержанием органического вещества в морских грунтах, в то время как гранулометрический состав на исследуемых станциях достоверных различий не имел.

Анализируя диаграммы размаха статистически значимых результатов, можно отметить, что содержание ОВ в донных осадках станций на разрезе С выше, чем для станций разреза А. Разрез станций С находится в замкнутом рукаве лагуны, в конце которого (точка С0) происходит интенсивный сброс неочищенных стоков, который вносил большие количества органического вещества в грунт лагуны. Приливное течение здесь слабое, что являлось дополнительным фактором накопления ОВ на трансекте С.

Таблица 3

Результаты применения U-критерия Манна-Уитни ($n=13$, $p<0,05$) для гранулометрических параметров (%) и содержанию органического вещества (ОВ) (%) в осадках лагуны на исследуемых станциях между разрезами А и С

	Параметр и значение		
	U	Z-value	p-value
Галька	18,500	0,286	0,775
Песок	10,000	-1,500	0,134
Ил	11,000	1,357	0,175
ОВ	5,000	2,214	0,027

Примечание к таблице. Жирным шрифтом выделена значимая величина при $p<0,05$ уровне значимости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Донные осадки лагуны Риа Формозы характеризовались различными уровнями органического загрязнения. Акватория в районе порта, где находится источник сброса канализационных городских стоков (станция С0), наиболее сильно подвержена загрязнению. Следствием постоянного привнесения органического вещества в экосистему являлось возникновение гипоксических, а также периодически образующихся аноксических условий среды в донных осадках лагуны. Грунты лагуны Риа Формоза в точке сброса неочищенных стоков (станция С0) являются примером критической морской среды обитания, характеризующейся эвтрофикацией, аноксией, и сероводородным заражением, обусловленных влиянием как природных, так и антропогенных факторов. Наличие бактериальных матов на поверхности осадка свидетельствовало об активных микробиологических процессах.

В целом, на остальных изученных станциях в грунтах отмечались признаки обеднённой кислородом донной среды (гипоксия), газонасыщенности, в том числе метаном, и сероводородного заражения. В районах лагуны Риа Формоза, которые находятся вдалеке от стоков города Фару, осадки являлись гипоксическими, отмечалось присутствие сероводорода в меньшей степени, чем в районе порта (ст. С0) и наблюдались процессы газовой выделения из дна, однако на этих исследованных станциях лагуны не выявлены признаки значительного антропогенного влияния. Образование здесь гипоксических условий и метаногенез осадков может происходить естественным образом.

Установлено, что содержание ОВ в составе донных отложений растет прямо пропорционально увеличению в них доли мелкодисперсной илисто-глинистой фракций. На

разрезах А и С существовала статистическая значимость различия только между содержанием органического вещества в морских грунтах, в то время как гранулометрический состав на исследуемых станциях достоверных различий не имел.

Благодарности. Автор благодарна профессору Элис Ньютон (Alice Newton, University of Algarve, Portugal) за руководство исследованием, профессору Джону Айсли (John Icely, University of Algarve, Portugal) и профессору Софии Гамито (Sofia Gamito, University of Algarve, Portugal) за ценные консультации, а также сотрудникам лаборатории океанографии (Oceanografia Lab, University of Algarve, Portugal) за помощь в организации и проведении полевых и лабораторных работ.

Работа выполнялась по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» № 121041400077-1, а также была частично поддержана ERASMUS Programme Lot 6.

Список литературы

- Иванов Д. В., Валиев В. С., Зиганшин И. И., Шамаев Д. Е., Паймикина Э. Е., Марасов А. А., Маланин В. В., Хасанов Р. Р., Унковская М. А. Структурная взаимосвязь гранулометрического состава, содержания органического вещества и тяжелых металлов в донных отложениях // Российский журнал прикладной экологии. – 2020. – Т. 22, № 2. – С. 23–30.
- Романкевич Е. А., Ветров А. А. Цикл углерода в арктических морях России. – М.: Наука, 2001. – 302 с.
- Andrade C., Freitas M. C., Moreno J., Craveiro S. C. Stratigraphical evidence of Late-Holocene barrier breaching and extreme storms in lagoonal sediments of Ria Formosa, Algarve, Portugal // Marine Geology. – 2004. – Vol. 210, N 1–4. – P. 339–362.
- Austen M., Warwick R., Rosado M. C. Meiobenthic and macrobenthic community structure along a putative pollution gradient in southern Portugal // Marine Pollution Bulletin. – 1989. – Vol. 20, N 8. – P. 398–405.
- Bahlmann E., Weinberg I., Lavric J. V., Eckhardt T., Michaelis W., Santos R., Seifert R. Tidal controls on trace gas dynamics in a seagrass meadow of the Ria Formosa lagoon (southern Portugal) // Biogeosciences. – 2015. – Vol. 12. – P. 1683–1696.
- Bartlett R. J., James R. J. Redox chemistry of soils // Advances in Agronomy. – 1993. – Vol. 50. – P. 151–208.
- Blott S. J., Pye K. Gradistat: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments // Earth Surface Processes and Landforms. – 2001. – Vol. 26. – P. 1237–1248.
- Danchenko S. A. Shorebirds assemblages as indicators of ecological status and sediment quality in the Ria Formosa lagoon: Dissertação de mest., Gestão da Água e da Costa. – Faro: Univ. do Algarve, 2010. – 97 p.
- Dando P., Austen M., Burke R., Kendall M., Kennicutt M.C., Judd A., Moore D., O'Hara S., Schmaljohann R., Southward A. Ecology of a North Sea pockmark with an active methane seep // Marine Ecology Progress Series. – 1991. – Vol. 70. – P. 49–63.
- Duarte P., Azevedo B., Pereira A. Hydrodynamic Modelling of Ria Formosa (South Coast of Portugal) with EcoDynamo / Project report DITTY (Development of an information technology tool for the management of Southern European lagoons under the influence of river-basin runoff) (EESD Project EVK3-CT-2002-00084). – University Fernando Pessoa, Centre for Modelling and Analysis of Environmental Systems, 2005. – 37 p.
- Duarte P., Azevedo B., Guerreiro M., Ribeiro C., Bandeira R., Pereira A., Falcão M., Serpa D., Reia J. Biogeochemical modelling of Ria Formosa (South Portugal) // Hydrobiologia. – 2008. – Vol. 611. – P. 115–132.
- Ferreira O., Matias A., Pacheco A. The East Coast of Algarve: A Barrier Island Dominated Coast // Thalassas. – 2016. – Vol. 32, N 2. – P. 75–85.
- Filipe A., Carvalho M., Capitão R. Extreme sea waves of Faro // Proceedings of 3rd Symposium on the Atlantic Iberian Continental Margin (25–27 September, 2000, Faro, Portugal). – CIACOMAR, Universidade do Algarve. – P. 105–106.
- Gamito S. Three main stressors acting on the Ria Formosa lagoonal system (Southern Portugal): Physical stress, organic matter pollution and the land-ocean gradient // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2008. – Vol. 77. – P. 710–720.
- Giere O. Meiobenthology – the Microscopic Motile Fauna of Aquatic Sediments, 2nd ed. – Berlin, Heidelberg: Springer – Verlag, 2009. – 527 p.
- Hewitt E., Mudge S. Detecting anthropogenic stress in an ecosystem: 1. Meiofauna in a sewage gradient // Environmental Forensics. – 2004. – Vol. 5, N 3. – P. 155–170.
- Mudge S. M., Bebianno M. J. (1997). Sewage contamination following an accidental spillage in the Ria Formosa, Portugal // Marine pollution Bulletin. – 1997. – Vol. 34. – P. 163–170.
- Mudge S.M., Icely J.D., Newton A. Oxygen depletion in relation to water residence times // Journal of Environmental Monitoring. – 2007. – Vol. 9. – P. 1194–1198.

Mann H. B., Whitney D. R. On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other // *Ann. Math. Stat.* – 1947. – Vol. 18, N 1. – P. 50–60.

Neves M. H. Sediment-water fluxes of oxygen in intertidal areas of Ria Formosa lagoon: Master thesis. – Bangor: University of Wales, 2003. – P. 55.

Newton A., Icely J. D. Impact of coastal engineering on the water quality of the Ria Formosa lagoon, Portugal // *The Changing Coast* (eds Veloso–Gomes, F., Pinto, F.T., Neves, L.): 6th International Conference LITTORAL (Porto, Portugal, 22-26th September 2002). – Porto, 2002. – P. 417–421.

Newton, A., Cañedo-Argüelles, M., March, D., Goela, P., Cristina, S., Zacarias, M. and Icely, J. Assessing the effectiveness of management measures in the Ria Formosa coastal lagoon, Portugal // *Frontiers in Ecology and Evolution.* – 2022. – Vol. 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.508218>

Oduor, N.A., Cristina, S.C., Costa, P. Sources of anthropogenic nutrients and their implications on nutrient chemistry and ecological conditions of Ria Formosa lagoon, Portugal // *Regional Studies in Marine Science.* – 2023. – Vol. 61. – P. 102843.

Rosa, A., Cravo, A., Jacob, J. and Correia, C. Water quality of a southwest Iberian coastal lagoon: Spatial and temporal variability // *Continental Shelf Research.* – 2022. – Vol. 245. – P. 104804. DOI:10.1016/j.csr.2022.104804

Skarke A., Ruppel C., Kodis M., Brothers D., Lobecker E. Widespread methane leakage from the sea floor on the northern US Atlantic margin // *Nature Geoscience.* – 2014. – Vol. 7. – P. 657–661.

Ivanova E. A. Physico-chemical properties of bottom sediments of the eutrophic oceanic lagoon Ria Formosa (Portugal) // *Ekosistemy.* 2023. Iss. 35. P. 18–27.

Bottom sediments of the Ria Formosa Lagoon are characterized by varying levels of organic contamination. The seabed sediments in the port area, where the source of untreated municipal wastewater discharge located, are the most exposed to intensive pollution. Formation of hypoxic as well as periodic anoxic conditions in the lagoon bottom sediments is a consequence of the continued input of organic matter into the ecosystem. At the point of discharge of untreated sewage (Station C0), the bottom sediments of Ria Formosa Lagoon are an example of a critical marine habitat characterized by eutrophication, anoxia and hydrogen sulfide contamination due to both natural and anthropogenic influences. Microbial mats on the surface of the sediment indicate active microbiological processes. In the seabed of remaining studied lagoon stations there are signs of an oxygen-depleted bottom environment (hypoxia), gas emissions, including methane, and hydrogen sulphide contamination. The organic matter content of the bottom sediments is found to grow in direct proportion to an increase in the share of fine silt-clay fractions. In other parts of the Ria Formosa Lagoon, which are located far from Faro domestic sewage, the sediments are hypoxic, with lower concentration of hydrogen sulphide. The researchers observed gas emission processes from the bottom, but no signs of significant anthropogenic influence were found at these surveyed stations of the lagoon. Formation of hypoxic conditions and methanogenesis of sediments can occur naturally. In the studied transects A and C there is a statistically significant difference only between the content of organic matter in marine sediments, while the grain size distribution at the studied stations does not differ considerably.

Key words: hypoxia, bottom sediments, granulometry composition of sediments, organic matter content, lagoon, Ria Formosa, Portugal, Atlantic Ocean.

*Поступила в редакцию 20.03.23
Принята к печати 19.04.23*

УДК 595.34

Межгодовая изменчивость в динамике популяций массовых видов планктона прибрежных вод Черного и Аравийского морей

Пионтковский С. А.¹, Загородняя Ю. А.², Попова Е. В.², Ал-Хашми Х. А.³

¹ Севастопольский государственный университет
Севастополь, Россия

² Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия

³ Университет Султана Кабуса
Маскат, Оман

spiontkovski@mail.ru, artam-ant@yandex.ru, el-popova@yandex.ru, halidmat99@gmail.com

Общее сходство структуры и динамики Черного и Аравийского морей по ряду биологических и физических характеристик делает теоретически интересным сравнение их многолетних трендов. В плане выбора объекта для исследований в сравнительном аспекте, примечателен один из видов динофитовых планктонных водорослей – *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid & Sweezy, 1921, который занимает особое положение в пелагической экосистеме. Популяции этого вида образуют мощные скопления в прибрежных водах; обладают высоким биолюминесцентным потенциалом, поскольку амплитуды одиночных вспышек её крупных клеток в десятки раз превышают таковые мелкого фитопланктона; клетки ноктилюки флюоресцируют, что позволяет следить за пространственно-временной динамикой численности и биомассы по измерениям с помощью флуориметров. Клетки ноктилюки просчитывали под микроскопом в камере Богорова. Для перехода от численности к биомассе использовали известные эмпирические соотношения между размером и массой. Анализ данных дистанционных (со спутников MODIS-Aqua/Terra) и контактных измерений (с научно-исследовательских судов) показал, что биомасса и численность ноктилюки не имеет выраженного тренда многолетней изменчивости в первых двух декадах 21 века в прибрежных водах Аравийского моря, в то время как в Черном море выявлено уменьшение биомассы и численности с 60-х годов прошлого века. Причиной таких различий может быть, как миксотрофное питание ноктилюки в Аравийском море (обеспечивающее большую стабильность динамики численности популяции), так и более интенсивная конкуренция ноктилюки из-за пищи (с планктонными ракообразными, желетельными организмами и мелкими пелагическими рыбами), которая привела к уменьшению биомассы ноктилюки в прибрежных водах Черного моря.

Ключевые слова: Черное море, Аравийское море, хлорофилл-*a*, зоопланктон, фитопланктон, *Noctiluca scintillans*.

ВВЕДЕНИЕ

В рамках концепции Больших морских экосистем Мирового океана, Черное и Аравийское моря относят к самостоятельным экосистемам с вытекающей из этого стратегией использования ресурсов и рационального управления ими (Sherman, 2014; Transboundary Water Assessment Program, 2015). Выделение обоих морей в самостоятельные Большие морские экосистемы связано как с их географическим положением (рис. 1), так и с особенностью биологической и гидрохимической структуры: обе экосистемы обладают мощными зонами гипоксии и аноксии вертикальные градиенты которых формируют особенности пространственной структуры и функционирования и, в конечном итоге, влияют на промысловый запас организмов средних и высоких трофических уровней.

Сравнение структурно-функциональных характеристик пелагических экосистем обоих водоемов представляет многоплановый теоретический интерес в связи с тем, что:

1) оба моря находятся под воздействием сходного (муссонного по механизму возникновения и сезонности) характера ветров (Ефимов, Юровский, 2017; Schott, McCreary, 2001), с преобладанием циклонической завихрённости;

2) различаются размерами акваторий и уровнем первичной продукции (большей в Аравийском море), при ее резко выраженной сезонности;

3) индекс здоровья обеих экосистем одинаково низок (70 у Черного и 66 у Аравийского моря) и находится ниже среднего по сравнению с другими Большими морскими экосистемами Мирового океана (Transboundary Water Assessment Program, 2015);

4) оба моря имеют границу кислородного минимума, расположенную сравнительно близко к поверхности;

5) населены некоторыми идентичными массовыми видами, что позволяет сравнивать границы толерантности одного вида к различающимся диапазонам сезонной и многолетней изменчивости факторов среды.

В плане выбора объекта для исследований в сравнительном аспекте, интересен один из видов динофитовых планктонных водорослей – *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid & Swezey, 1921, который занимает особое положение в пелагической экосистеме. Популяции данного вида:

1) образуют мощные скопления в прибрежных водах;

2) обладают высоким биолюминесцентным потенциалом, поскольку амплитуды одиночных вспышек её крупных клеток в десятки раз превышают таковые мелкого фитопланктона (Токарев и др., 2016);

3) клетки ноктилюки флюоресцируют, что позволяет следить за пространственно-временной динамикой численности и биомассы по измерениям с помощью флюориметров (Piontkovski et al., 2016).

Примечательно, что гидробиологи при сборе и обработке проб, ноктилюку относят к фракции мезозoopланктона, поскольку она является крупным (0,5–1,0 мм) организмом, хорошо улавливаемым зоопланктонными сетями и потребляющим, наравне с фито, зоопланктон. Сезонная изменчивость численности и биомассы ноктилюки в южных, восточных, и западных прибрежных водах Черного моря заметно различается, что связано с разнообразной комбинацией определяющих ее факторов (Загородняя и др., 2007; Michneva, Stefanova, 2011; Mikaelyan et al., 2014; Ūstún et al., 2018). Многолетняя изменчивость динамики популяции изучена заметно меньше. В связи с этим, цель наших исследований состояла в выявлении и сравнении межгодовой изменчивости численности и биомассы ноктилюки в прибрежных водах Черного и Аравийского морей. В Аравийском море этот вид занимает экологическую нишу миксотрофных организмов (Goes et al., 2018), тогда как в Черном море он относится к гетеротрофам (Никишина и др., 2011; Дриц и др., 2013; Dagenais-Bellefeuille, Morse, 2013).

В исходной рабочей гипотезе мы предположили, что разная стратегия питания ноктилюки (в Черном и Аравийском морях) может приводить к заметным различиям многолетней динамики численности и биомассы под воздействием природных факторов разной модальности. Для динамики биомассы фитопланктона умеренных и субтропических широт характерны бимодальные и одномодальные сезонные циклы (Cebrián, Valiela, 1999).

Цель работы – провести анализ временных серий биофизических и гидрофизических характеристик биомассы и численности планктонной водоросли ноктилюки (*Noctiluca scintillans*), включающих как сезонные, так и формирующиеся на их фоне многолетние монотонные тренды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для формирования временных серий биофизических и гидрофизических характеристик были использованы дистанционные измерения (со спутников MODIS-Aqua/Terra) и контактные измерения (с борта научно-исследовательских и рыбопоисковых судов: «Профессор Водяницкий», «Трепанг», «Наутилус» в Черном море и «Al Jamuah» в Аравийском море). Дистанционные измерения биомассы хлорофилла-*a*, температуры поверхностного слоя (с пространственным разрешением 4 км) и скорости ветра у поверхности (модель MERRA-2 /M2TMNXOCN v.5.12.4) были загружены в виде пространственно и

помесечно осредненных временных серий с портала GIOVANNI (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni>).

Анализ пространственно-временной изменчивости численности и биомассы ноктилюки основан на 708 пробах зоопланктона, собранных в 1960–1969 годах (Грезе и др., 1971; Грезе, Федорина, 1979) и 317 пробах, собранных в 1980, 1995 и 2010–2018 годах в Черном море. В 1960–1969, 1980, 1995 и 2002 годах материалы собирали в прибрежной зоне шельфа, кроме того, в 1995 году – в открытом море у берегов Крыма и в 2010–2018 годах – вдоль разрезов от берегов Крыма в мористую часть (над глубинами 50–200 м). Разрезы образовывали сетку океанографических станций с координатами: 43–45° с. ш., 32–38° в. д. При оценке сезонного цикла ноктилюки на каждый месяц в среднем приходилось около 25 проб, собранных сетью Джеди (площадь входного отверстия 0,1 м², размером ячеи 140–145 мкм) в слое над кислородным минимумом (~0–150 м) и меньшей протяженности над малыми глубинами. Пробы фиксировали 4 % раствором формальдегида для последующей обработки в стационарной лаборатории. Клетки ноктилюки просчитывали в 1 мл (взятом из 50 мл пробы) под микроскопом МБС в камере Богорова в трех повторностях. Для перехода от размерных характеристик клеток к биомассе использовали известные соотношения между размером и массой (Петипа, 1957).

Помимо многолетней изменчивости биомассы ноктилюки, мы приводим данные по биомассе кормового зоопланктона. Термин появился в литературе в 50-х годах (Кусморская, 1954) и характеризует фракцию зоопланктона, составляющую рацион в основном мелких пелагических рыб, без желетелых организмов. В Аравийском море было собрано 150 проб зоопланктона в мелководных районах и 48 проб в интегральном слое над глубинами около 100 м в Оманском заливе (в районе с координатами 23° с. ш. 58–43° в. д.). Пробы были собраны сетями с размером ячеи 200 мкм и обработаны в Институте биологии южных морей РАН по той же методике, что и черноморские.

Для статистического анализа использованы программные продукты «Statistica v.9» и «PAST v.13». Проверка статистической значимости монотонных трендов во временных сериях параметров проведена по непараметрическому критерию Мэна-Кендалла широко применяемому при анализе временных серий в гидрофизике (Wang et al., 2020). В этом тесте параметр « Z » следует нормальному распределению с $E(Z)=0$, $V(Z)=1$. Нулевая гипотеза H_0 (о статистически незначимом тренде) отвергается при абсолютном значении $Z > Z_{1-\alpha/2}$, где α – принятый уровень значимости (в нашем случае $\alpha=0,05$). Значение теста (p) ниже уровня значимости, показывает, что во временной серии измерений присутствует монотонный тренд.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Собранные в обоих районах пробы зоопланктона различаются количеством и охваченными временными интервалами, поэтому мы посчитали целесообразным начать изложение результатов с более изученного Черного моря, в котором данные по численности и биомассе ноктилюки начинаются с шестидесятых годов прошлого века.

Черное море. Прибрежные воды северной части Черного моря у берегов Крыма подвержены значительной сезонной изменчивости ветров, термогалинной структуры вод и течений. Некоторые приведенные на рисунке 1 характеристики дают представление о диапазоне изменчивости сезонных циклов поверхностной температуры и скорости ветра у поверхности моря за 20-летний период измерений в 21 веке.

Мы не приводим спутниковые данные по межгодовой изменчивости биомассы хлорофилл-*a* в прибрежной зоне Черного моря, поскольку ошибки восстановления хлорофилла-*a* в ней высоки (Suslin, Churilova, 2017). В связи с этим, временные серии больше отображают динамику окрашенной компоненты растворенной органики (желтого растворенного вещества) и других составляющих суммарной концентрации взвеси. Она многокомпонентная и в прибрежных водах Крыма включает в себя как органическую, так и неорганическую фракции (Алескерова и др., 2017, 2019).

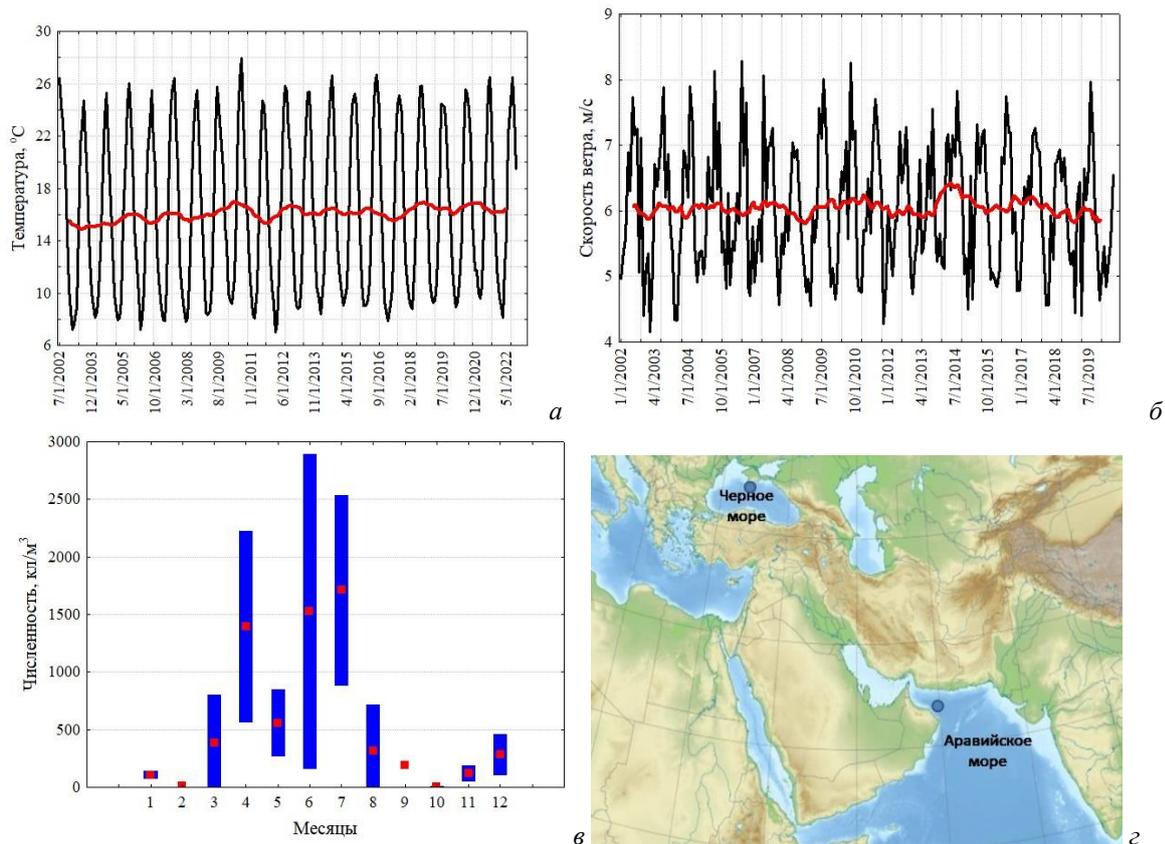


Рис. 1. Сезонная и многолетняя изменчивость поверхностной температуры (а), скорости ветра (б) и численности ноктилюки в прибрежной зоне Черного моря (в)
 Для сезонного цикла ноктилюки использовано осреднение численности за 1999, 2001, 2006, 2010, 2011, 2013 и 2016-2019 годы (Zagorodnyaya, Piontkovski, 2022). Красная кривая на верхних рисунках (а, б) характеризует многолетний тренд, полученный скользящей средней с окном в 12 месяцев. Формат шкалы времени по абсциссе: месяц-число-год. Красные квадраты нижнего левого рисунка (в) характеризуют среднюю, а синие прямоугольники – верхнюю и нижнюю границы 95 % доверительных интервалов. Нижний правый рисунок (г) показывает географическое положение мест отбора планктонных проб в Черном и Аравийском морях.

Сравнивая материалы по мезопланктону, полученные в 1960 годах (Гресе и др. 1979) с таковыми 1980 годов, можно отметить, что его среднегодовая биомасса снизилась с 224 до 215 мг м⁻³, тогда как биомасса ноктилюки, возросла с 159 до 178 мг м⁻³. Оба показателя резко уменьшились в середине 1990-х годов (табл. 1). Так, в 1995 году среднегодовая биомасса мезопланктона составила 58 мг м⁻³, и основной вклад в суммарную биомассу вносила ноктилюка – 45 мг м⁻³. Минимальная биомасса ноктилюки зарегистрирована в начале 2000-х годов. Сборы проб зоопланктона в 2002 году проводили только в верхнем 10 метровом слое. Известно, что с повышением температуры воды летом, ноктилюка, как представитель батипланктонного комплекса, опускается ниже, в слой термоклина. Следовательно, в 2002 году слой обитания ноктилюки облавливали не полностью, и её биомасса, вероятно, была занижена. В 1999 году в акватории Карадагского природного заповедника (южный берег Крыма) среднегодовая биомасса ноктилюки тоже была низкой – 10,4 мг м⁻³ (данные авторов).

Снижение среднегодовых величин биомассы мезопланктона и ноктилюки в эти годы зарегистрировано и в открытом море у берегов Крыма (табл. 2). В отличие от взморья, биомасса ноктилюки на шельфе была выше. Материалы 2010–2018 годов показали, что суммарная биомасса мезопланктона на шельфе Крымского полуострова оставалась низкой по

Таблица 1

Многолетняя изменчивость биомассы мезопланктона* и ноктилюки (мг м⁻³) в прибрежных водах Крыма (район г. Севастополя)

Группа организмов	Сезоны				Среднегодовая биомасса, мг м ⁻³	Источник
	Зима	Весна	Лето	Осень		
Суммарный мезопланктон, 0–40 м (1960-е годы)	126	340	320	111	224	Грезе и др., 1979; Грезе, Федорина, 1979
В том числе ноктилюка (1960-е годы)	85	299	208	45	159	
Суммарный мезопланктон, 0–40 м (1980 г.)	123	563	127	45	215	Загородняя и др., 2003
В том числе ноктилюка (1980 г.)	107	517	72	16	178	
Суммарный мезопланктон, 0–40 м (1995 г.)	64	121	25	23	58	Загородняя и др., 2003
В том числе ноктилюка (1995 г.)	62	104	14	1	45	
Суммарный мезопланктон, 15–40 м (2002 г.)	15	15	19	58	27	Zagorodnyaya et al., 2007
В том числе ноктилюка (2002 г.)	2	5	1	1	2	

Примечание к таблице. * – без учета относящихся к макропланктону гребневиков и медуз. Биомасса округлена до целых величин.

сравнению с 1960–1970 годами. Биомасса ноктилюки снизилась почти в 4 раза, тем не менее, на её долю приходилось почти 50% биомассы мезопланктона.

В целом же, для многолетней изменчивости биомассы мезопланктона прибрежных и шельфовых вод характерен отрицательный тренд (тест Мэна-Кендалла, $S=-6$, $p=0,042$). При этом, доля ноктилюки заметно уменьшилась (табл. 1, 2). Что же касается межгодовой изменчивости по сезонам, то наибольшая вариабельность биомассы ноктилюки характерна для летнего периода, как в прибрежных водах, так и в открытом море.

Известные нам данные по многолетней изменчивости биомассы мезопланктона и ноктилюки в других районах Черного моря фрагментарны и трудно сравнимы так как часто приводятся в разных размерных единицах. Так, в восточной его части в открытом море биомасса суммарного мезопланктона в 1970-х годах увеличилась относительно 1960-х годов с 272 до 317 мг м⁻³, (в слое 0–100 м), а биомасса ноктилюки за эти годы возросла с 191 до 243,5 мг м⁻³ (Маштакова, 1985). Для первых двух декад 21 века данные по ноктилюке представлены

Таблица 2
Многолетние изменения биомассы мезопланктона* и ноктилюки (мг м⁻³)
в открытом море на шельфе Крыма

Группа организмов	Сезоны				Среднегодовая биомасса, мг м ⁻³	Источник
	Зима	Весна	Лето	Осень		
Суммарный мезопланктон (1959–1974 гг.), 0–100 м	-	226	339	-	291**	Федорина, 1978
В том числе ноктилюка	-	156	238	-	205**	
Суммарный мезопланктон (1995 г.), 0–100 м	25	226	144	96	123	Загородняя и др., 2001
В том числе ноктилюка	11	164	100	86	91	
Суммарный мезопланктон (2010–2019 гг.), 0–150 м	45	160	143	60	102	Собственные данные
В том числе ноктилюка	7	97	87	6	49	

Примечание к таблице. * – без учета относящихся к макропланктону гребневиков и медуз; ** – средняя биомасса за вегетационный период (март – август). Биомасса в таблице округлена до целых величин.

ее численностью, которая возросла от первой декады ко второй, судя (визуально) по представленному графическому материалу (Mikaelyan et al., 2014). В прибрежных водах Геленджика биомасса мезопланктона в слое 0-50 м двукратно уменьшилась в 2013–2014 годами по сравнению с 2005–2012 годами (Arashkevich et al., 2015).

Существенные изменения произошли в западной части моря, где биомасса суммарного зоопланктона с 1951–1960 по 1975–1980 годы возросла с 310 до 2665 мг м⁻³, за счёт десятикратного увеличения биомассы ноктилюки, с 163 до 2536 мг м⁻³ (Полищук и др., 1984). Однако, в 2013 году биомасса ноктилюки в прибрежных водах Одессы уже составляла ~80 мг м⁻³ (Олефир, 2017).

Аравийское море. Прибрежные воды северо-западной части Аравийского моря (включая Оманский залив) также подвержены значительной сезонной изменчивости ветров и термогалинной структуры, в связи со сменой зимнего (северо-восточного) и летнего (юго-западного) муссонов (Schott, McCreary, 2001). В весенний и осенний межмуссонные периоды происходит распад муссонной системы ветров, что сопровождается соответствующей перестройкой системы прибрежных течений. Зимний муссон обычно длится с ноября по февраль, летний – с июня до середины сентября, хотя, межгодовая изменчивость муссонов в эти периоды может несколько смещаться. Временные серии скорости ветра и поверхностной температуры моря достаточно наглядно представляют эту сезонность (рис. 2). Коэффициент вариации температуры составил 10 %.

По данным помесечно осредненных величин многолетний монотонный тренд скорости ветра у поверхности, отсутствовал (тест Мэна-Кендалла, S=155; Z=0,13; p=0,89), показывая стабильность скорости за 20-летний период (2002–2022 гг.). В Оманском заливе и во всей северо-западной части Аравийского моря, зимний муссон – это время сезонного максимума

биомассы ноктилюки. Интенсивное конвективное перемешивание верхних слоев обеспечивает поступление биогенов в эвфотический слой, включая силикаты, как наиболее важных для роста диатомовых водорослей. Диатомовые являются главным компонентом пищевого рациона ноктилюки (Smetacek, 1998; Dagenais-Bellefeuille, Morse, 2013).

Сезонную динамику численности ноктилюки можно проследить по пробам, собранным на шельфе над глубинами около 100 м в 2010–2018 годы (рис. 2), где хорошо выражен зимний максимум численности и менее развито летне-осеннее цветение. В Аравийском море во время зимнего цветения численность ноктилюки может в 1000 раз превосходить таковую в Черном море. Следует отметить, что зимнее цветение в Оманском заливе (по данным наших планктонных сборов) является отголоском более мощного цветения на акватории всей северо-западной части Аравийского моря. Масштаб этого явления беспрецедентен (рис. 3) и в других районах Мирового океана не наблюдается.

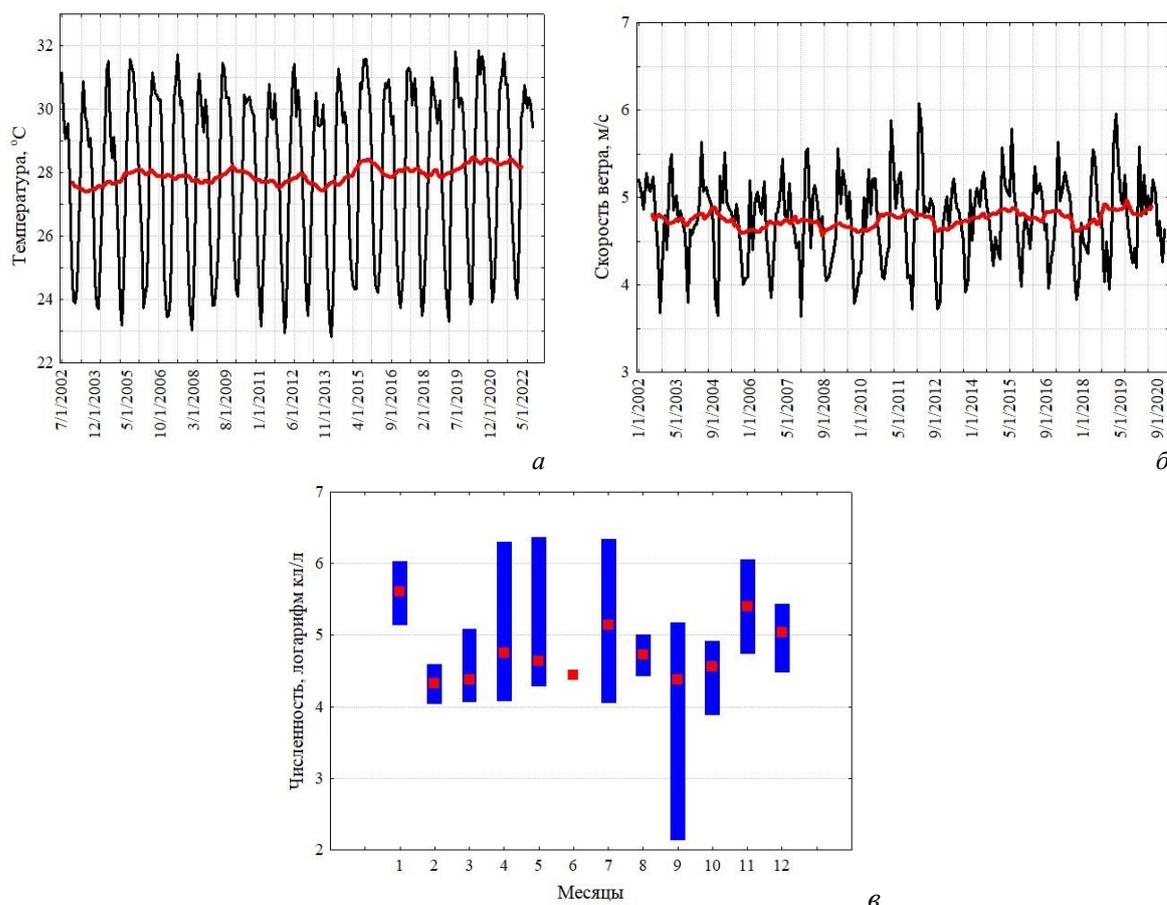


Рис. 2. Многолетняя изменчивость поверхностной температуры (а), скорости ветра (б) и сезонный цикл численности ноктилюки в Оманском заливе (2010–2018 гг.) (в)

Красная кривая на верхних рисунках характеризует многолетний тренд, полученный скользящей средней с окном в 12 месяцев.

Помимо масштабности явления, спутниковые снимки показывают и пространственную неоднородность в распределении биомассы хлорофилла-а в феврале-марте (рис. 3, верхняя панель), которая представлена, преимущественно, ноктилюкой, в это время; как вклад других видов фитопланктона в суммарную биомассу, обычно, очень мал. Приведенные фотографии также показывают, что в Оманском заливе и северо-западной части Аравийского моря преобладает зеленая форма ноктилюки, обусловленная цветом пигментов эндосимбионта –



Рис. 3. Цветение ноктилюки: многомасштабная картина

Зимнее цветение ноктилюки в северо-западной части Аравийского моря (а), в феврале 2015 года, по данным дистанционных измерений (NASA, MODIS-Aqua; <https://phys.org/news/2017-03-algae-bloom-arabian-sea-tied.html>). Зимнее цветение ноктилюки в Оманском заливе (б) по данным дистанционных измерений (NASA, MODIS-Aqua). Цветение ноктилюки в Оманском заливе, в мае 2019 года (в) по данным дистанционных измерений (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Arabiansea_vir_2019_123.jpg). Фотография цветения зеленой формы ноктилюки (г) в прибрежных водах Оманского залива (фото С. А. Пионтковского). Фотография цветения красной формы ноктилюки (д) у берегов Калифорнии (фото S. Haddock, <https://biolum.eemb.ucsb.edu/organism/redtide.html>).

Protoeuglena noctilulucae (который до недавней ревизии таксономической принадлежности имел название *Pedinomonas noctilucae* (Subrahman) Sweeney). В Черном море, в прибрежных водах умеренных широт восточной Атлантики и восточной части Тихого океана преобладает красная форма ноктилюки.

Межгодовая изменчивость численности ноктилюки в Оманском заливе (хотя и фрагментарно измеренная по собранным пробам) не обнаружила заметных трендов, что свидетельствует об достаточно стабильной модальности сезонных циклов в исследованном временном интервале (рис. 2). В сезонной динамике численности ноктилюки в прибрежных водах над глубинами около 20 м (рис. 4) также не обнаружено выраженных монотонных межгодовых трендов (тест Мэна-Кендалла, $S=63$; $Z=1,23$; $p=0,22$).

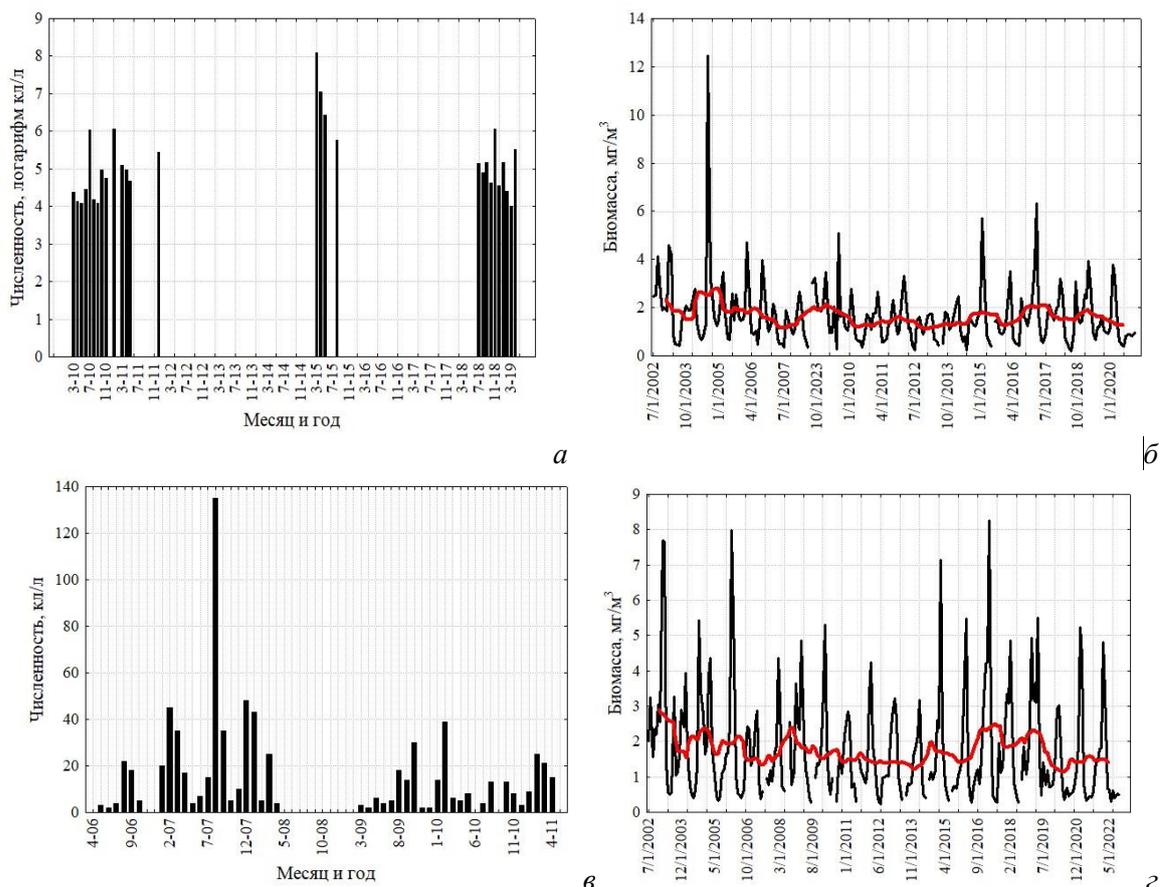


Рис. 4. Многолетняя изменчивость численности ноктилюки в Оманском заливе (2010–2018 гг.) (а), во всей северо-западной части Аравийского моря (19–27° с. ш., 56–65° в. д.) (б), в мелководной бухте Оманского залива (в), и биомассы хлорофилла-а в Оманском заливе (мг м^{-3} , MODIS-Aqua, г)

Красная кривая на правых рисунках характеризует многолетний тренд, полученный скользящей средней с окном в 12 месяцев.

Поскольку сборы планктонных проб были фрагментарны, мы дополнили данные по многолетней динамике дистанционными измерениями биомассы хлорофилла-а в Оманском заливе (рис. 4), тем более что зимний максимум этой биомассы в основном формируется ноктилюкой. Она вносит основной вклад и в летний максимум. 20-летняя серия измерений, построенная только по зимним данным, показала отсутствие многолетнего тренда биомассы во временных сериях (тест Мэна-Кендалла, $S=8$; $Z=0,23$; $p=0,82$).

Причины различия многолетних трендов популяций ноктилюки в Черном и Аравийском морях, вероятно, связаны как с различием их экологических ниш, так и с конкуренцией за

пищу с желетелыми организмами и другим зоопланктоном, так как ноктилюка в Черном море является гетеротрофом. В её пищевом рационе присутствуют объекты размером от нескольких до 800 мкм, что включает клетки фитопланктона, фекальные пеллеты зоопланктона, личинок двусторчатых моллюсков, науплиальные стадии и яйца копепод (Никишина и др., 2011). В Аравийском море ноктилюка – типичный миксотроф, с фотосинтезирующими эндосимбионтами в теле, обеспечивающими ноктилюке выживание в условиях недостатка пищи за счет первичной продукции симбионтов (Furuya et al., 2006).

Отсюда, экологическая ниша миксотрофа представляется более надежной, стабилизирующей многолетнюю динамику численности популяции ноктилюки. Интересно, что приблизительно вдвое большее (по сравнению с Аравийским морем) видовое разнообразие фитопланктона Черного моря (Георгиева, Сеничкина, 1996; Motwani et al., 2014; Al-Hashmi et al., 2019b; Piontkovski et al., 2019), который является потенциальной пищей для ноктилюки, не является значимым фактором в плане такой стабилизации. Следует также отметить, что эндосимбионты ноктилюки адаптированы к условиям гипоксии (D'Souza, 2022), что также повышает конкурентоспособность популяций зеленой формы ноктилюки.

Что же касается конкуренции из-за пищевых ресурсов, то в многолетней динамике популяций ноктилюки эта конкуренция представляется более напряженной в пелагиали прибрежных вод Черного моря, где ноктилюка конкурирует из-за пищи почти со всеми организмами мезозоопланктона и прежде всего с копеподами, как наиболее многочисленными и желетелым зоопланктоном, включая *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz, 1865 и *Pleurobrahia pileus* (O.F.Müller, 1776). По данным экспедиционных исследований 2010–2013 годов, сырая биомасса желетелых организмов превосходила биомассу ноктилюки в прибрежных и открытых водах у берегов Крыма в десятки раз (Zagorodnyaya et al., 2023). При этом, в 2005–2017 годах отмечено увеличение общей биомассы желетелых в открытых водах у берегов Крыма (Anninsky et al., 2022).

Данных о многолетней динамике биомассы желетелого зоопланктона – основного конкурента ноктилюки в прибрежных водах Омана и северо-западной части Аравийского моря, где она формирует мощные сезонные цветения, мы не нашли. Известные нам исследования посвящены сезонной изменчивости численности мезозоопланктона (Piontkovski et al., 2014; Al-Hashmi et al., 2019a) без количественной оценки желетелых организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Теоретическое углубление и региональная детализация широко принятой в морской экологии концепции Больших морских экосистем предполагает их многоплановое сравнение с целью оптимизации управления и рационального использования их промысловых ресурсов. Экологические проблемы, вызванные изменением климата, указывают на приоритетность развития исследований на масштабах климатической изменчивости. В этом плане сравнение многолетних трендов в динамике численности и биомассы массовых видов-индикаторов состояния экосистем представляет особую ценность. Такое сравнение предпринято нами на примере пелагических экосистем Черного и Аравийского морей, в которых есть общие виды. В основу сравнительного анализа были положены данные многолетних дистанционных (со спутников) и контактных (с научно-исследовательских судов) измерений параметров, характеризующих обе пелагические экосистемы.

Оказалось, что биомасса и численность массового вида планктонных водорослей – *Noctiluca scintillans* в прибрежных водах Аравийского моря не имеет выраженного тренда межгодовой изменчивости в первых двух декадах 21 века, в то время как в Черном море выявлено уменьшение ее биомассы и численности, берущее начало с 1960-х годов. Выявленные различия могут быть связаны как с наличием миксотрофного питания ноктилюки в Аравийском море, которое обеспечивает большую стабильность её численности, так и с более интенсивной конкуренцией за пищу с планктонными ракообразными (прежде всего, копеподами) и желетелыми организмами (медузами и гребневиками) в прибрежных

водах Черного моря, что могло привести к многократному уменьшению биомассы ноктилюки.

Не менее актуальным представляется анализ многолетних трендов биомассы и численности ноктилюки в глубоководных районах Черного моря (за пределами шельфа). Результаты такого анализа мы планируем представить в следующей публикации.

Благодарности. Авторы признательны коллегам Отдела планктона ИнБЮМ: К. А. Галаговец, О. А. Гарбазей, А. С. Кудяковой и университета Султана Кабуса: Х. Ал-Хабси, С. Ал-Хусаиби за помощь в сборе и обработке планктонных проб.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-00007) и в рамках государственных заданий ФГБУН ИнБЮМ № 121030100028-0 «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» и № 121040600178-6 «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических систем». Часть полевых исследований была выполнена в Центре коллективного пользования НИС «Профессор Водяницкий» Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского» РАН.

Список литературы

- Алескерова А. А., Кубряков А. А., Горячкин Ю. Н., Станичный С. В. Распространение вод из Керченского пролива в Черное море // Морской гидрофизический журнал. – 2017. – Т. 6, № 1. – С. 53–64.
- Алескерова А. А., Кубряков А. А., Горячкин Ю. Н., Станичный С. В., Гармашов А. В. Распределение взвешенного вещества у западного побережья Крыма при воздействии сильных ветров различных направлений // Исследования Земли из космоса. – 2019. – № 2. – С. 74–88.
- Георгиева Л. В., Сеничкина Л. Г. Фитопланктон черного моря: современное состояние и перспективы исследований // Экология моря. – 1996. – № 45. – С. 613.
- Грезе В. Н., Балдина Э. П., Билева О. К. Динамика численности и продукция основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Черного моря // Биология моря. – 1971. – № 24. – С. 12–49.
- Грезе В. Н., Федорина А. И. Численность и биомасса зоопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря / [Ред. В. Н. Грезе]. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 157–164.
- Дриц А. В., Никишина А. Б., Сергеева В. М., Соловьев К. А. Питание, дыхание и экскреция черноморской *Noctiluca scintillans* MacCartney в летний период // Океанология. – 2013. – Т. 53, № 4. – С. 1–10.
- Ефимов В. В., Юровский А. В. Формирование завихренности и поля скорости ветра в атмосфере над Черным морем // Морской гидрофизический журнал. – 2017. – № 6. – С. 3–12.
- Загородняя Ю. А., Ковалев А. В., Островская Н. А. Сезонные изменения биомассы кормового зоопланктона в открытых районах Черного моря у Крыма, в 1995 г. // Экология моря. – 2001. – Вып. 55. – С. 17–22.
- Загородняя Ю. А., Павловская Т. В., Морякова В. К. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 49–83.
- Загородняя Ю. А., Темных А. В., Морякова В. К. Сезонные изменения голопланктона в прибрежной зоне Черного моря в 2002 г. // Морской экологический журнал. – 2007. – № 1. – С. 31–42.
- Кусморская А. П. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами // Труды ВНИРО. – 1954. – Т. 28. – С. 203–216.
- Маштакова П. Г. Многолетняя динамика планктонного сообщества восточной части Черного моря. – Океанологические и рыбохозяйственные исследования Черного моря. – М.: Наука, 1985. – 271 с.
- Никишина А. Б., Дриц А. В., Васильева Ю. В., Тимонин А. Г., Соловьев К. А., Ратькова Т. Н., Сергеева В. М. Роль популяции *Noctiluca scintillans* в трофодинамике планктона Черного моря в весенний период // Океанология. – 2011. – Т. 51, № 6. – С. 1090–1101.
- Олефир И. В. Современное состояние кормового зоопланктона северо-западной части Черного моря // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. – М.: ВНИРО, 2017. – С. 211–2014.
- Петипа Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // Труды Севастопольской биологической станции. – 1957. – Т. 9. – С. 39–57.
- Полищук Л. Н., Настенко Е. В., Гаркавая Г. П. Некоторые особенности современного состояния пелагического и нейстонного зооценов Черного моря // Экология моря. – 1984. – Вып. 18. – С. 25–34.

Токарев В. Н., Евстигнеев П. В., Машукова О. В. Планктонные биолюминесцентные Мирового океана: видовое разнообразие, характеристики светоизлучения в норме и при антропогенном воздействии. – Симферополь: Н. Орианда, 2016. – 340 с.

Федорина А. И. Динамика развития зоопланктона Черного моря и причины, ее обуславливающие // ВНИРО. 1978. – Деп. ЦНИИ ТЭЧРХ 22. 05. 78, № 149. – С. 1–49.

Al-Hashmi K. A., Sarma V. V. B., Piontkovski S. A., Al-Habsi H., Harrison P. J. Response of phytoplankton to changes in hydrographic properties in a subtropical embayment in the Sea of Oman // International Journal of Ecology and Environmental Sciences. – 2019a. – Vol. 45. – N 5. – P. 71–84.

Al-Hashmi K. A., Piontkovski S. A., Bruss G., Hamza W., Al-Junaibi M., Bryantseva Y., Popova E. Seasonal variations of plankton communities in coastal waters of Oman // International Journal of Oceans and Oceanography. – 2019b. – Vol. 13, N 2. – P. 395–426.

Anninsky B. E., Finenko G. A., Datsyk N. A., Hubareva E. S. Expansion of gelatinous macrozooplankton in the open Black Sea off Crimea under the weather events of recent years // Mediterranean Marine Science. – 2022. – Vol. 23, N 3. – P. 460–472.

Arashkevich E. G., Louppova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova R. R., Stanichnaya R. R., Zatsepin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea: assessment of the current state of the pelagic ecosystem // Oceanology. – 2015. – Vol. 55, N 6. – P. 871–876.

Cebrián J., Valiela I. Seasonal pattern in phytoplankton biomass in coastal ecosystems // Journal of Plankton Research. – 1999. – Vol. 21, N 3. – P. 429–444.

Dagenais-Bellefeuille S., Morse D. Putting the N in dinoflagellates // Frontiers in Microbiology. – 2013. – N 4. – DOI:10.3389/fmicb.2013.00369.

D'Souza A. The climate-driven adaptation of mixotrophic green *Noctiluca scintillans* in the Arabian Sea // Terra Science and Education. – 2022. – DOI:10.36838/v4i6.5.

Furuya K., Saito H., Sriwoon R., Omura T., Furio E. E., Borja V. M., Lirdwitayaprasit T. Vegetative growth of *Noctiluca scintillans* containing the endosymbiont *Pedinomonas noctilucae* // African Journal of Marine Science. – 2006. – Vol. 28, N 2. – P. 305–308.

Goes J. I., Gomes H. R., Al-Hashmi K., and Buranapratheprat A. Ecological drivers of green *Noctiluca* blooms in two monsoonal-driven ecosystems / [Eds. P. M. Glibert et al.]. – Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Ecological Studies. – 2018. – Vol. 232. – P. 232–244.

Michneva V., Stefanova K. Species diversity, abundance and biomass dynamic of mesozooplankton along the Bulgarian Black Sea (2008–2010) // Proceeding of Union of Scientists – Varna: Series “Marine Sciences”. – 2011. – P. 97–104.

Mikaelyan A. S., Malej A., Shiganova T. A., Turk V., Sivkovitch A. E., Musaeva E. I., Kogovšek T., Lukasheva T. Populations of the red tide forming dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Macartney): A comparison between the Black Sea and the northern Adriatic Sea // Harmful Algae. – 2014. – N 33. – P. 29–40.

Motwani G., Raman M., Matondkar P., Parab S., Pednekar S., Solanki H. Comparison between phytoplankton biodiversity and various indices for winter monsoon and inter monsoon periods in north-eastern Arabian Sea // Indian Journal of Geo-Marine Sciences. – 2014. – Vol. 43, N 8. – P. 1513–1518.

Piontkovski S. A., Al-Maawali A., Al-Mantheri W., Al-Hashmi K., Popova E. Zooplankton of Oman coastal waters // Agricultural and Marine Sciences. – 2014. – Vol. 19. – P. 37–50.

Piontkovski S. A., Queste B., Al-Shaabi A., Al-Hashmi K., Bryantseva J., Popova E. Subsurface algal blooms of the north-western Arabian Sea // Marine Ecology Progress Series. – 2016. – N 566. – P. 67–78.

Piontkovski S. A., Hamza W., Al-Abri N., Al-Busaidi S., Al-Hashmi K. A. The Gulf and the Sea of Oman: an overview of seasonal variations of physical, chemical and biological characteristics // Aquatic Ecosystem Health and Management. – 2019. – N 22. – P. 108–130.

Schott F. A., McCreary J. P. The monsoon circulation of the Indian Ocean // Progress in Oceanography. – 2001. – N 51. – P. 1–123.

Sherman K. Toward Ecosystem-Based Management (EBM) of the World's Large Marine Ecosystems During Climate Change // Environmental Development. – 2014. – N 11. – P. 43–66.

Smetacek V. Diatoms and the silicate factor // Nature. – 1998. – N 391. – P. 224–225.

Suslin V. V., Churilova T. Ya. Regional algorithm for separating light absorption by chlorophyll-a and colored detrital matter in the Black Sea, using 480–560 nm bands from ocean color scanners // International Journal of Remote Sensing. – 2017. – Vol. 37, N 18. – P. 4380–4400.

Transboundary Water Assessment Programme. UNESCO [Electronic resource]. – http://onesharedocean.org/public_store/lmes_factsheets/factsheet_32_Arabian_Sea.pdf 2015

Üstün F., Bat L., Mutlu E. Seasonal variation and taxonomic composition of mesozooplankton in the southern Black Sea (off Sinop) between 2005 and 2009, 2018 // Turkish Journal of Zoology. – 2018. – N 42. – P. 541–556.

Zagorodnyaya Yu. A., Piontkovski S. A. Seasonal and interannual variations of the abundance of the dinoflagellate *Noctiluca scintillans* in the northern Black Sea // Marine Biology Research. – 2022. – Vol. 18, N 1–2. – P. 104–116.

Zagorodnyaya Yu. A., Piontkovski S. A., Gubanov V. V. The pelagic ecosystem of the Black Sea goes gelatinous // Marine Biology Research. – 2023. In press.

Wang F., Shao W., Yu H., Kan G., He X., Zhang D., Ren M. Wang G. Re-evaluation of the power of the Mann-Kendall Test for detecting monotonic trends in hydrometeorological time series // *Frontiers in Earth Science*. – 2020. – Vol. 8, N 14. DOI:10.3389/feart.2020.00014.

Piontkovski S. A., Zagorodnyaya Yu. A., Popova E. V., Al-Hashmi K. A. Interannual variability of some abundant plankton species populations of the Black Sea and Arabian Sea coastal waters // *Ekosistemy*. 2023. Iss. 35. P. 28–40.

A general similarity of the Black Sea and Arabian Sea structure and dynamics in a number of biological and physical characteristics makes the comparison of long-term trends of these seas theoretically interesting. One of the planktonic dinoflagellate algae, namely *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid and Sweezy, 1921, which hold a specific state in a pelagic ecosystem, seemed to be interesting for a comparative analysis. Populations of this species form huge aggregations in coastal waters and possess a high bioluminescent potential due to a high magnitude of single flashes. Large size cells are one order of magnitude that of small sized phytoplankton. Moreover, *Noctiluca* cells exhibit fluorescence that enables one to monitor the spatio-temporal abundance and biomass dynamics by means of fluorimeters. *Noctiluca* cells were counted by means of a microscope in the Bogorov chamber in our study. Empirical size-weight ratios were applied to convert the abundance to the biomass. Data analysis of remotely sensed and directly measured *Noctiluca* abundance and biomass showed no pronounced trend in coastal Arabian Sea waters during the first two decades of the 21st century. Meanwhile, the decline was observed in coastal waters of the northern Black Sea, since the 1960s. A distinct feeding strategy could be a clue to different trends. *Noctiluca* exhibits heterotrophic feeding in the Black Sea while a mixotrophy was observed in the Arabian Sea. A mixotrophic strategy should enhance the stability of interannual population dynamics. The other factor contributing to observed trend difference should be the competition for food (with planktonic crustaceans, gelatinous organisms and small pelagic fishes) which seems to be comparatively high in the Black Sea.

Key words: Black Sea, Arabian Sea, chlorophyll-*a*, zooplankton, phytoplankton, *Noctiluca scintillans*.

Поступила в редакцию 10.03.23
Принята к печати 23.04.23

УДК 582.688:630*18:504.5

Состояние доминирующих видов растений напочвенного покрова (*Vaccinium vitis-idaea* и *Vaccinium myrtillus*) в сосняках черничных в условиях загрязнения целлюлозно-бумажного производства

Робакидзе Е. А.

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
Сыктывкар, Россия
robakidze@ib.komisc.ru

Исследовано влияние техногенного загрязнения выбросами целлюлозно-бумажного производства на состояние доминирующих видов растений напочвенного покрова в сосняках зеленомошной группы типов. Анализ флористического состава растений напочвенного покрова сосновых фитоценозов, произрастающих на фоновой территории, показал его значительное сходство с видовым составом растений в сосновых лесах подзоны средней тайги. Выявлено, что средние значения плотности (экз./м²) особей черники в сосняках загрязненной территории составляют: в 1998 году – 47, в 2014 году – 53 и в 2018 году – 43, а на фоновой территории значения ниже – 24, 48 и 33 экз./м². Среднее значение плотности (экз./м²) особей брусники выше в сосняках, расположенных в импактной зоне (1998 год – 72, 2014 год – 102, 2018 год – 42), тогда как в фоновых сосняках значения плотности равны соответственно 49, 39 и 35. Поврежденность листьев черники в сосняках на загрязненных участках за все годы наблюдения в среднем выше по сравнению с фоном: в 1998 году – 90 % (фон – 29), 2014 год – 67 % (фон – 22), 2018 год – 58 % (фон – 48). Такая же тенденция отмечается и при изучении поврежденности листьев брусники: дехромация листьев брусники в импактной зоне во все годы наблюдения также выше по сравнению с фоном: в 1998 году – 59 % (фон – 11), 2014 год – 20 % (фон – 9), 2018 год – 42 % (фон – 33). Поврежденность листьев черники более выражена, чем брусники, что может быть связано с их разным морфолого-анатомическим строением. Дехромация листьев черники с 1998 по 2018 годы уменьшилась в среднем в 1,6 раза, брусники – в 1,4 раза в связи со снижением объема аэротехногенных выбросов.

Ключевые слова: аэротехногенное загрязнение, сосновые фитоценозы, черника, брусника, плотность, поврежденность.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема оценки влияния атмосферного загрязнения на фитоценозы и отдельные виды растений и их популяции, произрастающие в конкретных экологических условиях достаточно актуальна (Ярмишко, 1997; Reimann et al., 2001; Черненко, 2002; Цветков, Цветков, 2003; Тарханов и др., 2004; Васфилов, 2005; Лянгузова, 2008; Артемкина, 2010). Система контроля природной среды складывается из экологического мониторинга и анализа полученных данных, на основе которых принимаются решения о перспективах функционирования и практического использования экосистемы (Булгаков, 2002).

На европейском Северо-Востоке России основными загрязнителями воздуха являются предприятия целлюлозно-бумажного производства. В среднетаежной зоне Республики Коми крупнейшим источником промышленных выбросов в воздушный бассейн является ОАО Монди Сыктывкарский лесопромышленный комплекс (Монди СЛПК), выпустивший первую продукцию – целлюлозу и картон в 1969 году. В конце 1980-х годов он вышел к освоению установленных мощностей. Основными поллютантами являются оксиды углерода, азота, серы, сероводород, меркаптаны, сероорганические соединения, минеральная пыль, содержащая карбонаты и сульфиды кальция и натрия. Аэротехногенное загрязнение этими выбросами оказывает существенное влияние на лесные экосистемы (Торлопова, Робакидзе, 2003). По данным публичных экологических отчетов предприятия, суммарное количество выбросов в 1998 году было 31 тыс. т, в 2006 – 20, в 2010 – 17, в 2015 – 10, в 2020 – 7,8 тыс. т (Экологические отчеты, 2006, 2009–2010, 2013–2015). Отмечается существенное снижение

аэротехногенных выбросов, что связано с глубокой модернизацией очистных сооружений предприятия.

В условиях функционирования лесных экосистем при техногенном воздействии высокой индикационной значимостью обладает флористический состав фитоценоза (Меннинг, Федер, 1985). Растения обладают относительно высокой чувствительностью к воздействию загрязняющих веществ. Считается (Ефимова, 2003; Рассеянные..., 2004; Опекунова, 2013), что их можно использовать как индикаторы уровня и вида загрязнения, а также для мониторинга состояния отдельных компонентов и ландшафта в целом. Растение-индикатор – это такое растение, у которого признаки нарушения или повреждения появляются при воздействии на него фитотоксичной концентрации одного загрязняющего или смеси таких веществ. Растения напочвенного покрова бореальных лесов по стратегии минерального питания можно разделить на две группы: поглощающие их из атмосферы (зеленые мхи и лишайники) и преимущественно из почвы (кустарнички и травянистые растения) (Лукина, Никонов, 1998). Воздушное промышленное загрязнение изменяет химический состав атмосферных осадков, что может привести к повреждению и гибели зеленых мхов и лишайников (Андреева, 1990; Горшков, 1990). Исследования Т. В. Черненковой (1995а) показали, что избыток в почве соединений серы, азота и тяжелых металлов приводит к изменениям возрастной структуры, плотности, наземной фитомассы и морфометрических показателей растений травяно-кустарничкового яруса. Выявление количественных и качественных изменений растений в травяном, кустарничковом и моховом ярусах фитоценоза под влиянием аэротехногенного загрязнения представляется чрезвычайно важным для оценки состояния лесных сообществ.

Цель настоящих исследований – изучить влияние аэротехногенных выбросов целлюлозно-бумажного производства ОАО «Монди СЛПК» на состояние доминирующих видов растений напочвенного покрова (*Vaccinium vitis-idaea* и *Vaccinium myrtillus*) в сосняках черничных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение состояния растений напочвенного покрова сосняков, произрастающих на загрязненной аэропромышленными выбросами целлюлозно-бумажного производства «Монди СЛПК» территории было проведено с 1998 по 2018 годы.

В сосновых насаждениях черничного ряда заложены постоянные пробные площади (ППП), расположенные на разном расстоянии к северо-востоку от источника загрязнения до 50 км в направлении доминирующей составляющей региональной розы ветров. Сосняки на фоновой территории, представленные ППП 23, 24 находятся на расстоянии 48,5–49,0 км, а сосняки на ППП 3, 19, 18, 15 – на загрязненной территории расположены соответственно на расстоянии 1,3, 6,5, 11,0; и 11,2 км от источника эмиссии (табл. 1).

Первоначальный подбор объектов проведен по таксационным описаниям выделов и планам лесонасаждений. Выбор экспериментальных участков для проведения исследований предусматривал сопоставимость по основным лесоводственно-таксационным характеристикам и лесорастительным условиям насаждений, расположенных в зоне воздействия выбросов АО «Монди СЛПК» и фоновом районе. Таксационную характеристику древостоев определяли согласно методам лесной таксации (Захаров, 1967; ОСТ 56-69-83, 1983). Обработку полученных материалов проводили по (Лесотаксационный..., 1986). Тип леса определяли по В. Н. Сукачеву и С. В. Зонн (1961).

Сосняки черничные (*Pinetum myrtillosum*) и разнотравные (*Pinetum herbosum*) (генетически черничные) произрастают на иллювиально-гумусовых железистых подзолах. Они представлены фитоценозами послерубочного и послепожарного происхождения. Древесный ярус состоит из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и березы повислой (*B. Pendula* Roth), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). В подлеске в незначительном количестве

присутствуют кусты можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.), рябины

Таблица 1

Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев исследуемых сосновых лесов

Номер ППП (расстояние от Монди СЛПК, км)	Тип леса	Год наблюдений	Состав древостоя	Возраст, лет	Средние	
					Высота, м	Диаметр, см
Сосновые леса в зоне действия выбросов АО «Монди СЛПК»						
3 (1,3)	Разнотравный	1998	9С1Е+Б	55–85	25,0	24,6
		2018	8С1Е1Б	75–105	26,1	28,0
19 (6,5)	Черничный влажный	1998	10С+Е, едБ	75–100	14,6	14,0
		2018	10С+Е, едБ	95–120	17,0	20,0
18 (11,0)	Черничный свежий	1998	9С1Б	65–100	19,0	16,4
		2018	9С1Б	85–120	21,7	18,0
15 (11,2)	Черничный свежий	1998	9С1Б+Е	75–100	20,0	17,3
		2018	9С1Б+Е	95–120	23,3	22,5
Сосновые леса фонового района						
23 (48,5)	Черничный свежий	1998	9С1Б+Ос, Е	45–75	18,8	15,1
		2018	9С1Б+Ос, Е	65–95	20,9	20,0
24 (49,0)	Разнотравно- черничный	1998	9С1Б+Ос, Е	40–70	19,7	20,6
		2018	9С1Б+Ос, Е	60–90	20,4	25,1

Примечание к таблице: С – сосна обыкновенная; Е – ель сибирская; Ос – осина обыкновенная; Б – береза пушистая и повислая. ППП – постоянные пробные площади.

обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), ивы (*Salix* sp). Подрост представлен в основном елью, редко встречаются сосна, береза и пихта.

Травяно-кустарничковый ярус в рассматриваемых сосновых насаждениях с общим проективным (ОПП) покрытием 40–70 % образуют более 20 видов растений. Первый подъярус (высота до 40 см) образуют черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), костяника обыкновенная (*Rubus saxatilis* L.), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), луговик извилистый (*Avenella flexuosa* (L.) Drey), осока шаровидная (*Carex globularis* L.), кассандра (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench). Редко встречается иван-чай (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.). Второй подъярус (высота до 10 см) формируют кислица (*Oxalis acetosella* L.), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), грушанка средняя (*Pyrola media* Sw.), марьяник лесной (*Melampyrum sylvaticum* L.), плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum* L.), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hill), подбел узколистный (*Andromeda polifolia* L.), водяника (*Empetrum nigrum* L.), гудаера (*Goodyera repens* (L.) R. Br.). Моховой покров с проективным покрытием 60–90 % образуют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. Et Cmb., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Dicranum polysetum* (Mich.) Sw, *Ptilium crista-castrensis*, пятнами *Polytrichum commune* (Hedw.) и *Sphagnum* sp.

Обилие растений и дехромацию листьев черники и брусники оценивали путем подсчета на 30 учетных площадках (50×50) см общего количества отдельных стеблей кустарничков (кусты у черники) и количества стеблей с поврежденными листьями. Дехромацию рассчитывали по формуле (Меннинг, Федер, 1985):

$$D = (\sum n_{i \text{ повр}} / n_i) 100 / N,$$

где: D – дехромация; N – количество учетных площадок; $n_{i \text{ повр.}}$ – число побегов с поврежденными листьями на i-й площадке; n_i – общее число побегов на на i-й площадке.

Названия растений приведены по (Черепанов, 1995).

Обработку результатов проводили на ПЭВМ с использованием пакета программ MS Excel 2010. Полученные данные, если не обозначено специально, анализировались со степенью надежности 90 % ($P < 0,1$). Такая степень надежности допустима для биологических объектов, особенно таких сложных и многокомпонентных, как лесные фитоценозы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика виталитетной структуры сосновых древостоев с 1998 по 2018 годы показывает увеличение доли участия в составе древостоя здоровых с одновременным сокращением участия слабо- и сильноповрежденных деревьев сосны. Сравнительный анализ индексов поврежденности древостоев в 1998, 2004, 2009, 2014 и 2018 годах показывает улучшение состояния сосняков, растущих в зоне воздействия выбросов целлюлозно-бумажного производства (табл. 2). Обобщенная динамика индекса поврежденности показывает, что в сосновых фитоценозах на загрязненной аэротехногенными выбросами жизненное состояние деревьев с 1998 по 2018 годы улучшилось, а в древостоях фоновой территории состояние деревьев осталось почти на одном уровне.

Таблица 2

Динамика индексов поврежденности сосновых древостоев в фоновом районе и в условиях загрязнения Монди СЛПК

Год наблюдений	№ ППП и расстояние от АО «Монди СЛПК», км					
	ППП 3 (1,3 км)	ППП 19 (6,5 км)	ППП 18 (11,0 км)	ППП 15 (11,2 км)	ППП 23 (48,5 км)	ППП 24 (49,0 км)
1998	1,2	0,72	0,83	0,89	0,42	0,41
2004	0,79	0,29	0,33	0,77	0,38	0,43
2009	0,69	0,10	0,32	0,33	0,37	0,30
2014	0,64	0,11	0,39	0,39	0,49	0,27
2018	0,57	0,27	0,41	0,37	0,45	0,32

Примечание к таблице: ППП – постоянные пробные площади.

Анализ флористического состава растений напочвенного покрова сосновых фитоценозов, произрастающих на фоновой территории, проведенный В.А. Мартыненко (1990), показал его значительное сходство с видовым составом растений в сосновых лесах подзоны средней тайги. Незначительное уменьшение числа видов на загрязненных участках (*Goodyera repens*, *Linnea borealis*, *Luzula pilosa*, *Majanthemum bifolium*, *Pyrola minor*) не связано, по нашему мнению, с воздействием выбросов СЛПК. Наличие этих растений «свиты» ели в сосняках фоновой территории можно объяснить их внедрением из окружающих еловых массивов, тогда как вокруг сосняков, произрастающих на загрязненной территории, ельники встречаются реже. Особое внимание обращает на себя флористический состав ППП 3, расположенной в 1,3 км от источника эмиссии, исходный тип которого «сосняк черничный» вследствие наиболее интенсивного техногенного воздействия трансформировался в «сосняк разнотравный» при полном отсутствии здесь *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* и типичных для сосняков зеленых мхов и появлением крапивы двудомной (*Urtica dioica*). Подобную тенденцию увеличения по градиенту загрязнения относительного участия в составе соснового фитоценоза сосудистых растений отметила в своих исследованиях Т. В. Черненко (1995а), луговых и сорных – М. Р. Трубина (1996).

Важной характеристикой нарушенности фитоценоза является изменение ценотической значимости видов: изменение доли участия в формировании проективного покрытия, числа

побегов и так далее. (Илькун, 1978). Анализ ОПП травяно-кустарничкового яруса сосняков в зоне воздействия выбросов СЛПК не выявил достоверных изменений данного показателя на загрязненных участках. Одинаковая степень покрытия травяно-кустарничкового яруса в условиях загрязнения связана, по нашему мнению, с заполнением освобождающихся экологических ниш при уменьшении проективного покрытия менее устойчивых к загрязнению видов растениями более устойчивых видов. Это явление хорошо заметно при обследовании плотности размещения побегов доминирующих видов (*Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea*) в близких по лесорастительным условиям сосняках фоновой и загрязненной территорий.

Черника и брусника являются индикаторами фитоценоза и основными ресурсными видами в напочвенном покрове сосновых лесов Республики Коми (Таскаев и другие, 2000). При обследовании распространения побегов (кустов) доминирующих видов – брусники и черники было выявлено, что плотность размещения их имеет различные тенденции. В ближайшем к СЛПК сосняке разнотравном (ППП 3) черники и брусники не обнаружено. Согласно данным рис. 1 средние значения плотности (экз./м²) побегов черники в остальных сосняках загрязненной территории составляют: в 1998 году – 47±16, в 2014 году – 53±12 и в 2018 году – 43±4, а на фоновой территории соответственно – 24±8, 48±8 и 33±4 экз./м², то есть достоверно меньше, за исключением данных 2014 года. За период исследований в сосняках импактной зоны на ППП 19 и 18 отмечено увеличение плотности размещения черники к 2014 году в 1,2 ÷ 2,3 раза, за исключением менее благоприятного по условиям почвенного увлажнения сосняка (ППП 15), где плотность черники снизилась. К 2018 году отмечено снижение плотности особей черники. В фоновом районе в сосняках плотность черники также к 2014 году в среднем возросла на всех участках, к 2018 году отмечено снижение плотности особей черники в сосняках черничном свежем и чернично-разнотравном.

Средние значения плотности (экз./м²) побегов брусники также выше в сосняках, расположенных в импактной зоне (1998 год – 72±13, 2014 год – 102±16, 2018 год – 42±5), тогда как в фоновых сосняках значения плотности равны соответственно 49±2, 39±5 и 35±19. Для 2018 года разница недостоверна. За период исследований с 1998 по 2018 годы в сосняке черничном свежем в фоновом районе плотность побегов брусники заметно не изменилась, однако значительно уменьшилась (в 3 раза) в чернично-разнотравном. В данном сосняке отмечено увеличение травянистых растений. В загрязненном районе плотность данного кустарничка с начала изучения к 2014 году увеличилась в 2 раза в сосняке влажном и в 1,2 раза – в сосняках свежих. К 2018 году среднее значение плотности особей брусники снизилась в три раза.

Изучение жизненного состояния ассимиляционного аппарата растений-доминантов травяно-кустарничкового яруса показало поврежденность листьев черники и брусники в зоне воздействия выбросов целлюлозно-бумажного производства (рис. 2). Как у черники, так и у брусники наблюдаются пожелтение и побурение листьев с точечными ожогами, вплоть до разрушения тканей. Это происходит вследствие структурно-функциональных изменений и нарушения в них обменных процессов под воздействием токсикантов (Жиров и другие, 2007). Поврежденность листьев черники в сосняках на загрязненных пробных площадях за все годы наблюдения в среднем выше по сравнению с фоном: в 1998 году – (90±4) % (фон – (29±2) %), 2014 год – (67±12) % (фон – (22±2) %), 2018 год – (58±5) % (фон – (48±4) %) Различия в 2018 году недостоверны.

Такая же тенденция отмечается и при изучении поврежденности листьев брусники: дехромация листьев брусники в импактной зоне во все годы наблюдения в среднем также выше по сравнению с фоном: в 1998 году – (59±4) % (фон – (11±1) %), 2014 год – (20±2) % (фон – (9±3) %), 2018 год – (42±16) % (фон – (33±5) %). Поврежденность листьев черники более выражена, чем брусники, что может быть связано с их разным морфолого-анатомическим строением (Рязанова и другие, 2015). Надо отметить, что дехромация листьев черники с 1998 по 2018 годы уменьшилась в среднем в 1,6 раза, брусники – в 1,4 раза.

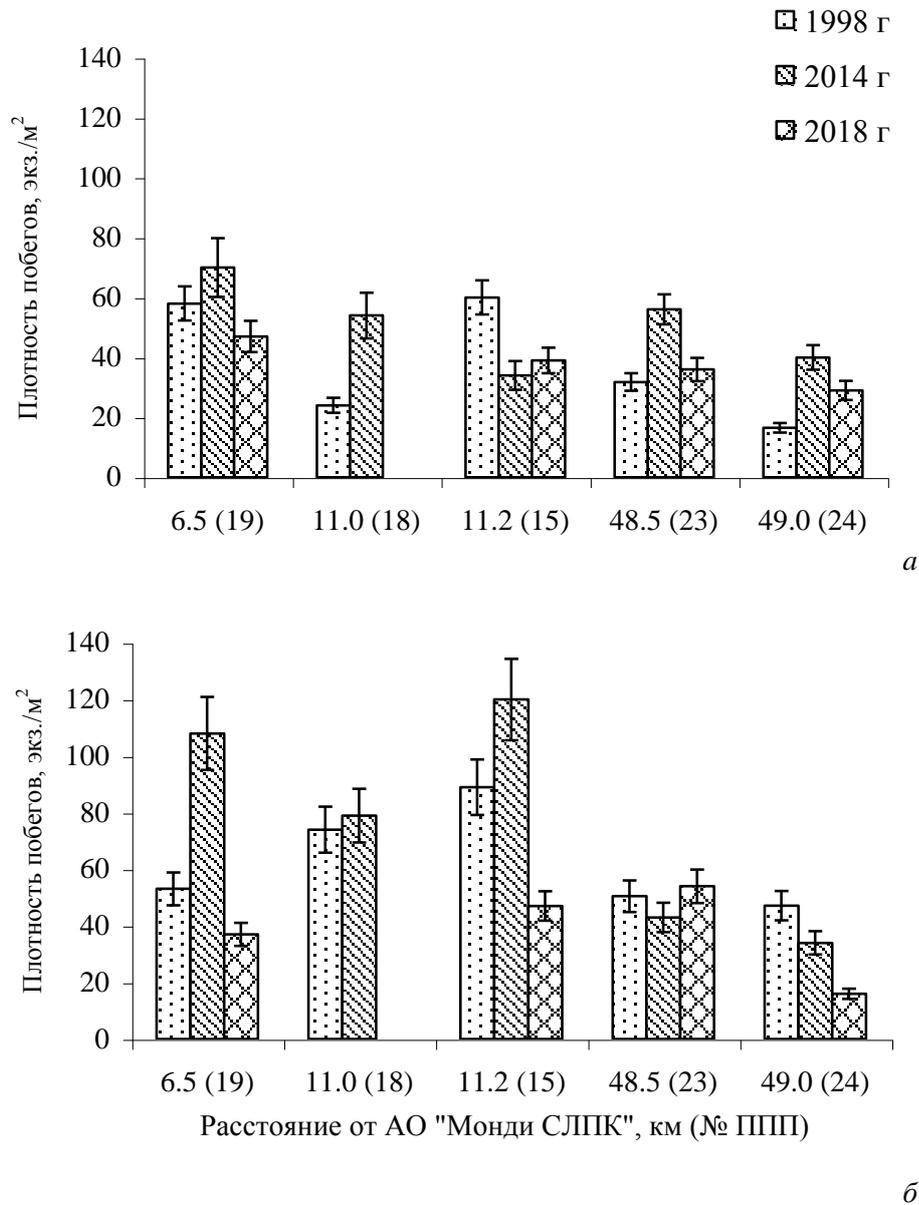


Рис. 1. Плотность размещения кустов черники (а) и побегов брусники (б) в сосновых фитоценозах

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ флористического состава растений напочвенного покрова сосновых фитоценозов, произрастающих на фоновой территории, показал его значительное сходство с видовым составом растений в сосновых лесах подзоны средней тайги. Выявлено, что средние значения плотности побегов черники в сосняках загрязненной территории выше, чем на фоновой территории. Среднее значение плотности побегов брусники также выше в сосняках, расположенных в импактной зоне. Поврежденность листьев черники и брусники в сосняках зоны воздействия выбросов за все годы наблюдения в среднем выше по сравнению с фоном.

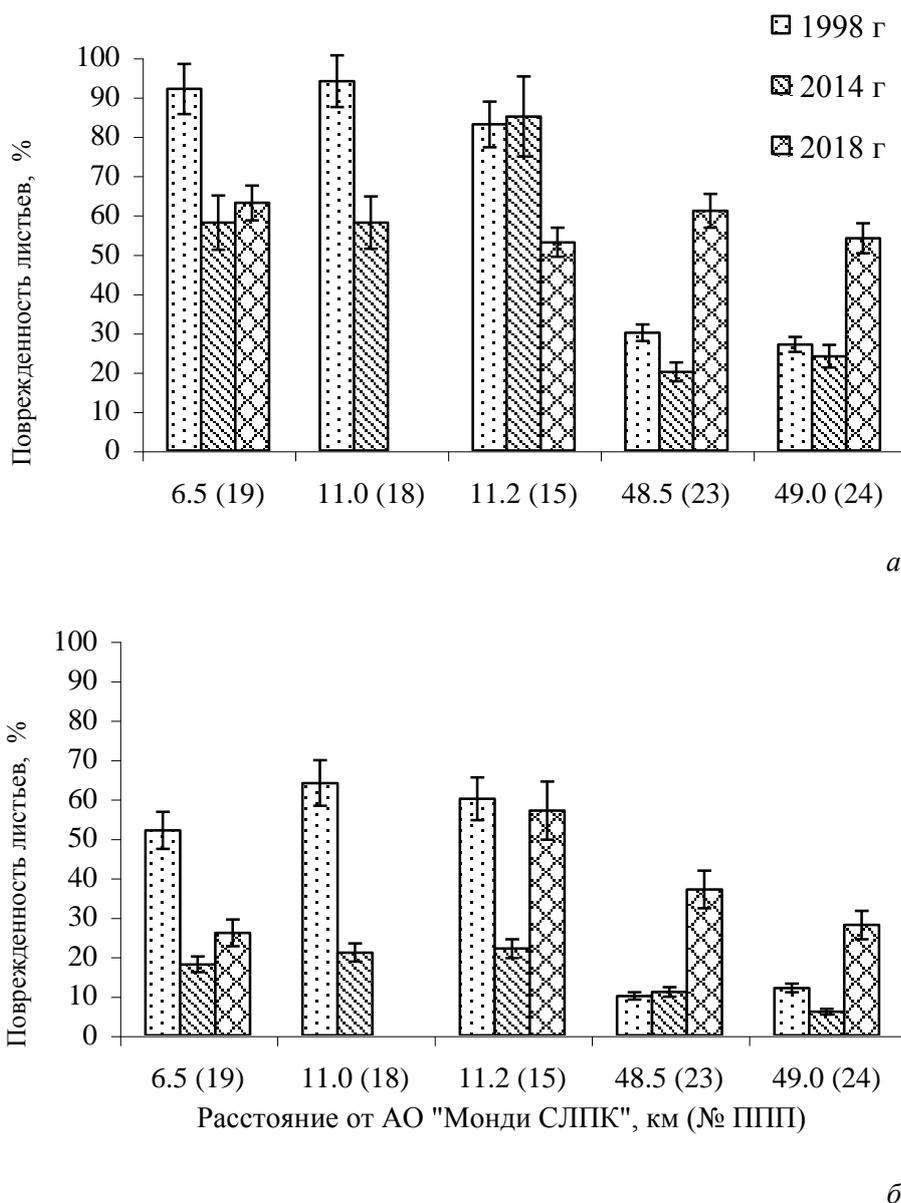


Рис. 2. Дехромация листьев черники (а) и брусники (б) в сосновых фитоценозах

Поврежденность листьев черники более выражена, чем брусники. Дехромация листьев черники с 1998 по 2018 годы уменьшилась в среднем в 1,6 раза, брусники – в 1,4 раза в связи со снижением объема аэротехногенных выбросов.

Благодарности. Выражаю благодарность Н. В. Торлоповой, принимавшей активное участие в сборе и анализе экспериментального материала в разные периоды исследования.

Работа выполнена в рамках темы НИР «Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока России» (122040100031-8).

Список литературы

- Андреева Е. Н. Динамика видового состава мхов // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. – Л.: Ботанический институт, 1990. – С. 133–141.
- Артемкина Н. А. Содержание фенольных соединений и элементный состав в *Vaccinium vitis-idaea* в еловых лесах Кольского полуострова в условиях техногенного загрязнения // Растительные ресурсы. – 2010. – Т. 46, вып. 2. – С. 86–98.
- Булгаков Н. Г. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды: обзор существующих подходов // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, № 2. – С. 115–135.
- Васфилов С. П. Влияние загрязнения воздуха на сосну обыкновенную. – Екатеринбург, 2005. – 212 с.
- Горшков В. В. Напочвенный лишайниковый покров // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. – Л.: Ботанический институт, 1990. – С. 141–144.
- Ефимова М. А. Особенности побегообразования *Vaccinium myrtillus* L. В условиях атмосферного загрязнения (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. – 2003. – Т. 39, вып. 3. – С. 82–88.
- Жиров В. К., Голубева Е. И., Говорова А. Ф. и др. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. – М.: Наука, 2007. – 166 с.
- Захаров В. К. Лесная таксация. – М., 1967. – 406 с.
- Илькун Г. М. Загрязнение атмосферы и растения. – Киев, 1978. – 249 с.
- Лесотаксационный справочник для Северо-Востока европейской части СССР. – Архангельск, 1986. – 358 с.
- Лукина Н. В., Никонов В. В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. – Апатиты, 1998. – 316 с.
- Лянгузова И. В. Динамика содержания никеля и меди в растениях сосновых лесов Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения // Растительные ресурсы. – 2008. – Т. 44, вып. 4. – С. 91–98.
- Мартыненко В. А. Флористический состав хвойных лесов Коми АССР. Сыктывкар // Научные доклады. Коми научный центр УрО АН СССР. – Вып. 249. – 1990. – 20 с.
- Меннинг У. Д., Федер У. А. Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений. – Л., 1985. – 143 с.
- Рассеянные элементы в бореальных лесах / [Ред. А.С.Исаев]. – М.: Наука, 2004. – 616 с.
- Опекунова М. Г. Диагностика техногенной трансформации ландшафтов на основе биоиндикации: автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. 25.00.23 Физическая география и биогеография, география почв и геохимия ландшафтов. – Санкт-Петербургский государственный университет. – СПб, 2013. – 36 с.
- ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. – М., 1983. – 60 с.
- Рязанова Т. К., Куркин В. А., Рыжов В. М., Тарасенко Л. В. Сравнительное морфолого-анатомическое исследование надземных органов черники обыкновенной, брусники обыкновенной и толокнянки обыкновенной // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17, № 5 (3). – С. 964–971.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 144 с.
- Тарханов С. Н., Прожерина Н. А., Коновалов В. Н. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния. – Екатеринбург, 2004. – 333 с.
- Таскаев А. И., Котелина Н. С., Алексеева Р. Н., Потапов А. А., Мартыненко В. А. Побочные лесные пользования // Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми / [Ред. Г. М. Козубов, А. И. Таскаев]. – М.: Дизайн. Информация. Картография, 2000. – С. 369–419.
- Торлопова Н. В., Робакидзе Е. А. Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса). – Екатеринбург, 2003. – 147 с.
- Трубина М. Р. Анализ состояния травянистой растительности в условиях хронического загрязнения кислыми газами: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.16 Экология. – Институт леса. – Екатеринбург, 1996. – 24 с.
- Цветков В. Ф., Цветков И. В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. – Архангельск, 2003. – 354 с.
- Черненко Т. В. Состояние лесных фитоценозов в окрестностях комбината «Североникель» // Воздействие металлургических производств на лесные экосистемы Кольского полуострова. – СПб, 1995а. – С. 53–85.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб, 1995. – 990 с.
- Черненко Т. В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. – М.: Наука, 2002. – 189 с.
- Экологические отчеты 2006, 2009–2010, 2013–2015. Mondi Сыктывкарский ЛПК / URL <http://www.mondigroup.com>
- Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском Севере. – СПб, 1997. – 210 с.
- Reimann C., Koller F., Kashulina G., Niskavaara H., Englmaier P. Influence of extreme pollution on the inorganic chemical composition of some plants // Environmental Pollution. – 2001. Vol. 115. – P. 239–252.

Robakidze E.A. The status of the dominant plant species in the soil ground cover (*Vaccinium vitis-idaea* and *Vaccinium myrtillus*) in bilberry pine forests affected by pulp and paper production pollution // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 41–49.

The paper discusses the effect of technogenic pollution caused by the emissions of pulp and paper production on the dominant plant species in the soil ground cover in green moss pine forests. The analysis of the floristic composition in the ground cover of pine phytocenoses growing in the background territory showed significant similarity with the plant species composition in pine forests of the middle taiga subzone. The average density values (inds. / m²) of bilberry individuals in pine forests in the polluted territory were 47 in 1998, 53 in 2014 and 43 in 2018 (24, 48 and 33 inds. / m² in the background area, relatively). The average density values (inds. / m²) of cowberry individuals were higher in pine forests located in the impact zone (72 in 1998, 102 in 2014, and 42 in 2018) than those in the background pine forests (49, 39 and 35 % respectively). During all years of monitoring the damage of bilberry leaves in polluted pine forests was higher compared with in the background territory: 90 % in 1998, 67 % in 2014, 58 % in 2018 vs 29 %, 22 % and 48 %, respectively. A similar trend was recorded for the damage of cowberry leaves: the leaves dechromation in the impact zone was also higher than that in the background during all the research period: 59 % in 1998, 20 % in 2014, and 42 % in 2018 (11 %, 9 % and 33 % for background zones, respectively). More significant damage of bilberry leaves may result from their different morphological and anatomical structure. From 1998 to 2018, bilberry leaves dechromation degree decreased by about 1,6 times and that of cowberry – by 1,4 times due to the reduction of aerotechnogenic emissions.

Key words: aerotechnogenous pollution, pine phytocenoses, bilberry, cowberry, density, damage.

Поступила в редакцию 23.03.23

Принята к печати 23.04.23

УДК 581(58.009)

Результаты и перспективы восстановления самшитников в Сочинском национальном парке

Туниев Б. С.¹, Алиев Х. У.^{1, 2}, Тимухин И. Н.¹

¹ Сочинский национальный парк
Сочи, Россия

btuniyev@mail.ru, timukhin77@mail.ru

² Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН
Махачкала, Россия

alievxi@mail.ru

Работа посвящена современной актуальной проблеме восстановления самшитников на территории Российского Кавказа и сопредельных территорий. Отмечено, что наблюдаемое ухудшение состояния *Vixus colchica* Pojark., вызванное патогенными грибами *Pseudonectria buxi* (= *Volutella buxi*) и *Cylindrocladium buxicola* в 2009 году, усугубилось с завозом вместе с саженцами самшита в 2012 году на Черноморское побережье *Cydalima perspectalis* Walker, 1859. Последствия жизнедеятельности *C. perspectalis* уже к концу 2017 года привели к почти тотальной гибели *V. colchica* по всему ареалу. Наблюдаемое обстоятельство требует принятия неотложных и долгосрочных мер по спасению биологического вида и восстановлению лесных массивов, так как высока вероятность исчезновения 43 вида грибов, 3 водорослей и 18 видов беспозвоночных, облигатно связанных с самшитниками. Отмечена высокая роль Сочинского национального парка в заблаговременном принятии мер по сохранению живых растений для сбора семян и созданию питомника. Из существующих 2947,04 га самшитников на территории парка в настоящее время сохранилось 3 га, то есть 0,1 %. Всего на территории 12 участков лесничества парка в 2020–2022 годах было отведено 5,92 га, где проведена посадка 27358 шт. пятилетних саженцев *V. colchica*. Приживаемость составила в среднем более 91 %. До конца 2030 года на территории Сочинского национального парка планируется проведение работ по искусственному восстановлению самшитников на площади не менее 30 га. Кроме того, ожидается естественное восстановление за счет сохранившегося самосева и образования семян в создаваемых культурах *V. colchica*.

Ключевые слова: *Vixus colchica*, *Cydalima perspectalis*, Кавказ, гибель самшитников, восстановление самшитников.

ВВЕДЕНИЕ

Самшит колхидский – *Vixus colchica* Pojark. произрастал в России на площади свыше 5000 га, из них более 1900 га находились на северном склоне Западного Кавказа в Республике Адыгея и Апшеронском районе Краснодарского края и более 3500 га – на Черноморском побережье Краснодарского края, главным образом в Сочинском национальном парке (2947 га) (рис. 1). Все без исключения древостои самшита в России подлежали строгой государственной охране.

Рассматривая многолетнюю динамику состояния древостоев *V. colchica* в Сочинском национальном парке, можно выделить пять основных периодов. В первый период, продолжавшийся по 2009 год включительно, жизнеспособность древостоев самшита оставалась относительно стабильной. Во второй период, с 2010 по 2012 год, было отмечено резкое ухудшение жизнеспособности насаждений *V. colchica* от поражения патогенными грибами. В третий период, в 2013 году, отмечалась относительная стабилизация процессов усыхания древостоев самшита при одновременном появлении первых очагов инвазии самшитовой огнёвки – *Cydalima perspectalis* Walker, 1859. Четвертый период, с 2014 года по 2015 год – это период массового повреждения и усыхания самшитников от инвазии самшитовой огнёвки. Пятый период, с 2016 года по настоящее время – восстановительные работы по созданию реинтродукционных культур самшита.

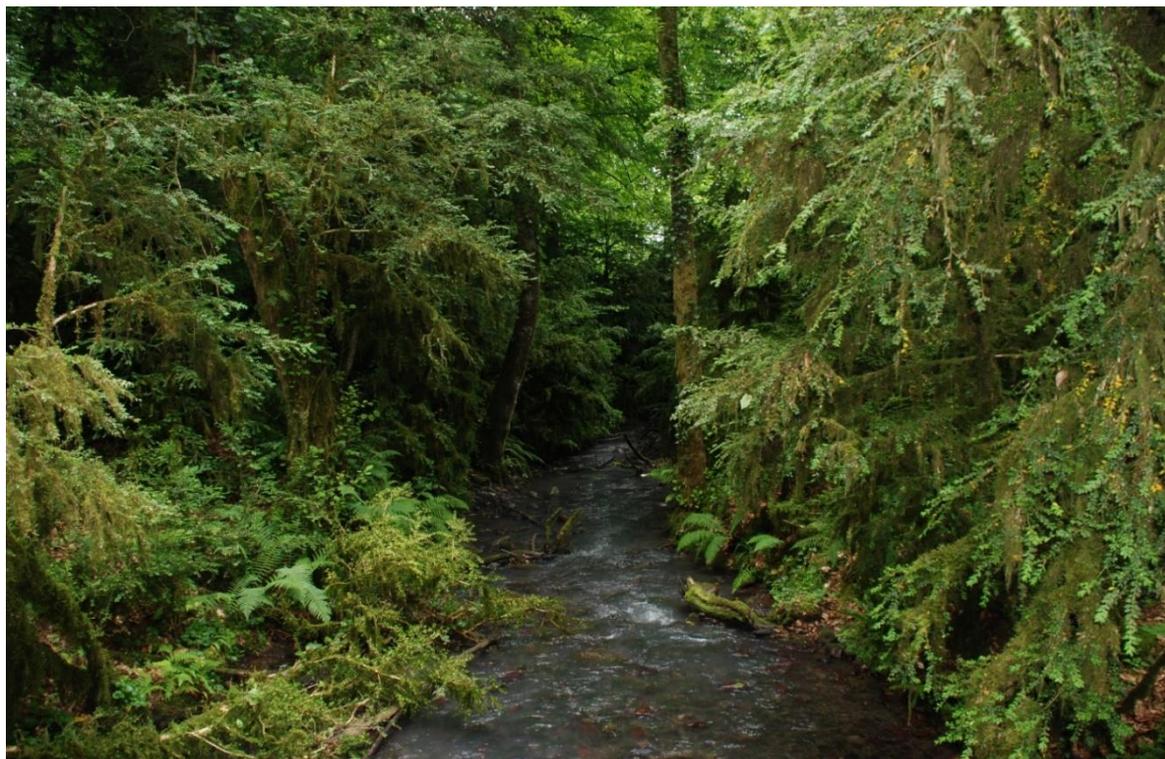


Рис. 1. Внешний облик самшитника в бассейне реки Мзымта Весёловского участкового лесничества СНП в 2008 году до инвазии самшитовой огнёвки

Местом проведения XXII зимних Олимпийских игр 2014 года стал Сочи. Поскольку практически вся инфраструктура горного кластера Олимпиады планировалась на территории Сочинского национального парка, было очевидным неизбежное существенное воздействие на природные комплексы парка. В связи с предполагаемыми переменами, мы составили список деревьев и кустарников, нуждающихся в специальных мерах сохранения, включающий 28 видов, для обоснования создания питомников в Сочинском национальном парке, который был утвержден НТС парка.

Питомник по выращиванию аборигенных, редких и исчезающих видов древесно-кустарниковых растений Западного Кавказа вошёл отдельной строкой (мероприятие №170) в «Программу строительства олимпийских объектов и развития города Сочи как горноклиматического курорта» в данное постановление (Постановление..., 2008). Продукция питомника широко использовалась при выполнении компенсационных мероприятий в период подготовки к Зимней Олимпиаде «Сочи 2014».

В обосновании создания питомника указывалось, что в Сочинском национальном парке произрастает более 1500 аборигенных видов сосудистых растений (Тимухин, 2006), а общий список, включающий адвентивные и культивируемые виды, превышает 2050 наименований (Тимухин, 2018). При этом, значительное число видов растений на территории России встречается только в парке (Туниев, 2008; Тимухин, Туниев, 2018). Ряд реликтовых и эндемичных видов в 2007 году были ещё широко распространены по территории парка и не нуждались в дополнительных мерах сохранения. В число «успешных» видов до зимних Олимпийских игр 2014 входил и самшит колхидский.

Риск вымирания глобальной популяции самшита колхидского в Красном списке МСОП по данным 1998 года оценивался как «Низкий/Находящийся в состоянии, близком к угрожаемому» («Low Risk / Near Threatened»; ver. 2.3., 1998). Региональные популяции в Красной книге Краснодарского края (Тимухин, Туниев, 2007) были отнесены к категории статуса 2 «Уязвимый» – 2, УВ («Vulnerable»; VU A1cd; B1ab(i,iii)). Численность вида

немногим более одного десятилетия назад оценивалась относительно стабильной, что на том этапе соответствовало действительности.

Оценка фитопатологического состояния лесов Сочинского национального парка, выполненная в процессе исследований в 1996–2008 годы (Дворецкая, 2005; Ширяева, Гаршина, 2008), показала, что до 82 % деревьев самшита были отнесены к 1-й категории состояния, то есть к здоровым (Ширяева, Гаршина, 2000а, 2000б). Количество сильно ослабленных (усыхающих) деревьев 4-й категории во всех насаждениях самшита колхидского составляло всего 1,2 % (Ширяева, Гаршина, 2008).

После 2008 года ситуация с самшитом кардинально изменилась. В связи с этим современную роль питомника трудно переоценить в рамках невероятных усилий научного и лесного отделов Сочинского национального парка по восстановлению самшитовых лесов, а также сохранению самшита, как биологического вида.

С 2009 года была зарегистрирована резкая вспышка заболеваемости самшита колхидского на всей территории парка, приведшая к массовому усыханию подроста и древостоев (Дворецкая, 2011, 2016). Причиной усыхания явились инфекционные заболевания, вызванные грибами *Pseudonectria buxi* (= *Volutella buxi*) и *Cylindrocladium buxicola* на фоне неблагоприятных погодных условий первого десятилетия нового тысячелетия (Рыбак, 2016). В Турции гибель от грибных болезней естественных самшитников, произрастающих на площади около 1000 га, достигала 90 % всей популяции (Lehtijarvi et al., 2017). Таким образом, с 2009 года в самшитниках по всему ареалу вида уже формировался патогенный фон, в значительной степени способствующий общему ослаблению насаждений.

На фоне значительного поражения самшитников болезнями, фатальную роль в их судьбе сыграла самшитовая огнёвка (*C. perspectalis*) (Lepidoptera, Crambidae), впервые обнаруженная осенью 2012 года в Сочи, куда она попала с итальянским посадочным материалом для озеленения олимпийских объектов, в частности, с самшитом вечнозелёным – *Buxus sempervirens* L. (Ширяева, 2015).

Случилось то, что происходит во всем мире: вместе с растениями, приобретаемыми для озеленения в других странах, попадают и заселяют новые территории вредители и болезни, связанные со своими кормовыми породами и ранее на этих территориях отсутствовавшие (рис. 2).

На Черноморском побережье России, в первую очередь в Сочи, эта проблема стала особенно серьёзной, поскольку многие инвайдеры успешно адаптируются в условиях благоприятного климата и богатой кормовой базы, при практически отсутствующих естественных врагах. По мнению Н. В. Ширяевой (2015), к этому следует добавить еще один немаловажный фактор, выступивший в последние годы в роли стрессового как для лесных, так и для городских насаждений, и оказавший непосредственное и серьёзное воздействие на всю фитосанитарную обстановку в Сочи: резкое ухудшение экологических условий, явившееся следствием полномасштабного строительства при подготовке к проведению XXII Олимпийских зимних игр и XI Паралимпийских зимних игр 2014 года.

Уже в сентябре 2013 года самшитовая огнёвка вселилась из Сочи на территорию Сочинского национального парка (Егошин и др., 2016) и появились указания о её находке в Чеченской Республике (Проклов, Караева, 2013). К августу 2014 года в ряде участков лесничеств парка, на территориях, смежных с муниципальными землями г. Сочи, в насаждениях самшита колхидского было выявлено наличие очагов самшитовой огнёвки, а в середине сентября 2014 года был полностью поражён самшитник в тисо-самшитовой роще Кавказского заповедника. Таким образом, во второй половине лета – начале осени 2014 года произошло вспышкообразное увеличение численности инвайдера и повреждение подавляющего большинства самшитников на Черноморском побережье Краснодарского края и Республики Абхазия (Туниев и др., 2016; Ширяева и др., 2016; Жукова и др., 2017), а в 2015 году огнёвка проникла на северный макросклон Западного Кавказа в Республику Адыгея и Апшеронский район Краснодарского края. Далее, огнёвка проникла в Грузию (Доброносков, 2017), повредила насаждения самшита вечнозелёного (*Buxus sempervirens* L.) в

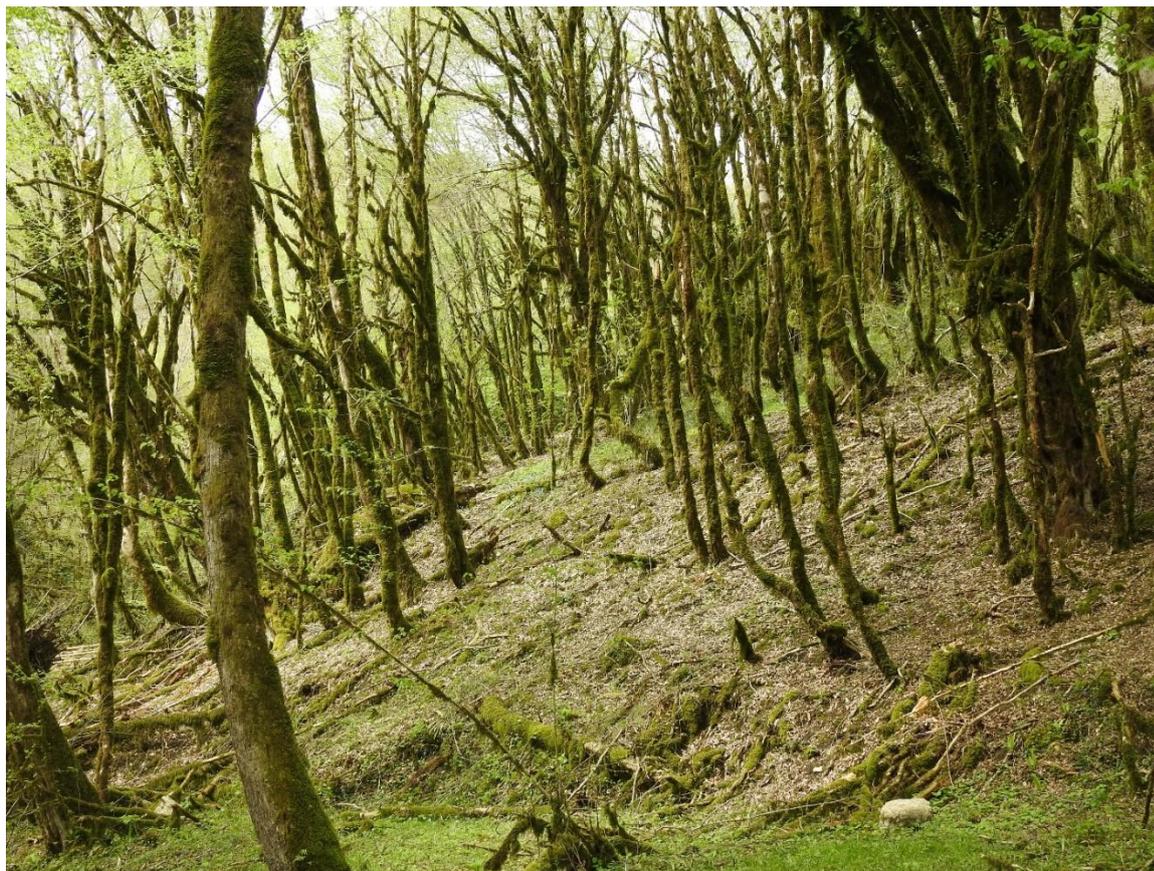


Рис. 2. Уничтоженный огнёвкой самшитник в бассейне реки Сочи, Верхне-Сочинское участковое лесничество СНП

Новороссийске, Краснодаре, Армавире, Майкопе и других населённых пунктах Краснодарского края и Республики Адыгея, а также в Республике Северная Осетия – Алания (Самшит..., 2016; Доброносков, 2016).

В 2015 году самшитовая огнёвка поразила все самшитники Черноморского побережья Кавказа до верхнего предела распространения включительно (Ширяева и др., 2016) и все самшитовые массивы северного макросклона Западного Кавказа (Ширяева и др., 2015). По состоянию на октябрь 2016 года, из 5 000 га лесов с участием самшита колхидского уцелело около 6 га на северном макросклоне Западного Кавказа и 3 га на Черноморском побережье России.

В 2017 году самшитовая огнёвка проникла на территорию Республики Южная Осетия, где была обнаружена нами в реликтовом островном местонахождении на восточном склоне Лихского хребта (Туниев и др., 2018). До 2017 года – это был последний форпост здоровых самшитников из *B. colchica* в пределах ареала. Находки огнёвки в 2018 году в Дагестане (Туниев, Алиев, 2018) и в 2018–2019 годах в Ставропольском крае (Doronin, Doronina, 2020) свидетельствовали о завершении колонизации инвайдером территории Северного Кавказа, длившейся из точки инициации (Сочи) всего шесть лет. При этом, следует отметить, что самшитовая огнёвка является монофагом (или условным олигофагом в пределах рода *Vixus*), а имеющиеся указания о возможности потребления в пищу других видов растений (Шуров и др., 2015; Доброносков, 2017) не подтверждены нами в ходе многочисленных экспедиций и наблюдений в природе по всему ареалу *B. colchica*.

С 2015 по 2017 год проходили заседания круглого стола в рамках международных консультаций при Евросоюзе по проблеме сохранения реликтовых самшитников

Европейского континента и Кавказа. Международные встречи проходили в Женеве (Швейцария, 2015), Брно (Чехия, 2016) и Вене (Австрия, 2017). По итогам трёхлетней работы опубликована коллективная статья с оценкой сложившейся ситуации (Mitchell et al., 2018). В частности, было отмечено, что для трёх европейских видов рода *Buxus* – *Buxus balearica*, *B. longifolia* и *B. sempervirens*, к последнему европейцы относят и колхидский самшит, основной причиной бедственного положения явились самшитовая огнёвка – *C. perspectalis* и паразитический гриб *Calonectria pseudonaviculata*. Реликтовые самшитники тысячами формировали особые экосистемы, играющие важную роль для сохранения биоразнообразия и устоявшихся консортивных связей. С самшитниками связаны 132 вида грибов, 12 – водорослей, 98 – беспозвоночных и 44 лишайников, причём из них 43 вида грибов, 3 водоросли и 18 видов беспозвоночных в Европе облигатно связаны с самшитниками. Иными словами, эти организмы исчезнут вслед за исчезновением самшитов. Отдельно было показано, что самшитники важны для устойчивого развития почвенного покрова, крайне важно их водоохранное значение. В статье впервые было рассмотрено и социально-экономическое значение гибели самшитников, поскольку для многих народов самшит имеет историческую, культурную и религиозную ценность.

Состояние самшита колхидского в третьем издании Красной книги Краснодарского края было оценено Б. С. Туниевым и И. Н. Тимухиным в категории статуса «Находящийся на грани полного исчезновения» Critically Endangered CR A1abce; E (Дворецкая, Тимухин, 2017).

Сложившиеся обстоятельства с опасным инвазивным видом вредителя самшита колхидского поставили вопрос о необходимости принятия долгосрочных мер, связанных уже не столько с сохранением существующих лесных массивов, сколько со спасением самого биологического вида реликтового растения.

Следует отметить, что Сочинским национальным парком были предприняты различные методы биологической борьбы с самшитовой огнёвкой, включая, интродукцию ос *Euodynerus posticus* (Herrich-Schaeffer, 1841), питающихся широким спектром личинок бабочек (Иванов и др., 2015), использование феромонных ловушек, выпуск эулофида *Chouioia cunea* Yang, 1989, использование эфирных масел хвойных деревьев (Ширяева, Дворецкая, 2016), однако все предпринятые меры положительных результатов не дали.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На фоне почти тотальной катастрофы с самшитниками было начато восстановление вида в питомнике Сочинского национального парка. В местах обработки самшита на территории парка споровым суспензионным концентратом аборигенного вида энтомопаразитического гриба (штамм SNP-08 *Isaria fumosorosea*), происходящего из ущелья реки Сочи Верхне-Сочинского участкового лесничества (Борисов и др., 2016), удалось сохранить несколько небольших участков (рис. 3), общей площадью около 3 га из бывших 2947,04 га самшитников (табл. 1).

Также, благодаря механическому сбору гусениц и обработкам химпрепаратами «Фитоверм, КЭ» и «Сэмпай КЭ», сохранились культивируемые в парке «Дендрарий» и в партере перед научным отделом деревья и стриженные бордюры самшита колхидского, ставшие впоследствии основными источниками семенного фонда (рис. 4).

Основной задачей Сочинского национального парка на первом этапе явился сбор семян для обеспечения долгосрочного сохранения генетического материала самшита колхидского, пригодного для последующего восстановления. На первом этапе (октябрь 2016 г. – декабрь 2017 г.) планировался сбор семян самшита колхидского с сохранившихся деревьев и кустарников с максимально широким охватом локальных мест произрастания в различных частях ареала, что было важно для сохранения популяционного и генетического разнообразия материала. Параллельно со сбором семян было необходимо создание питомника саженцев самшита колхидского для восстановления насаждений самшита в контролируемой части

Таблица 1

Существовавшие площади самшитников и созданные участки реинтродукции в 12 участковых лесничествах Сочинского национального парка

Наименование участкового лесничества СНП	Естественные насаждения (площадь, га)			Площадь, занятая погибшими самшитниками %	Площадь посадок в 2020–2022 гг., га	Количество экземпляров в посадках 2020–2022 гг., шт	Приживаемость, %
	Площадь кварталов с участием самшита	Площадь самшитников	Сохранилось в настоящее время				
Марьинское	198,2	135	1,5	98,9	1,1	4900	87–91
Головинское	798,65	798,65	0	100	0,45	2100	99–100
Мацестинское	284,04	142	0	100	0,1	500	100
Кудепстинское	623	465	0	100	0,7	3000	90
Адлерское	356,4	329,8	0	100	0,9	3858	93
Весёловское	411,5	126,3	0	100	0,6	3000	98
Дагомысское	535,2	252,3	0	100	0,3	500	90
Кепшинское	5,7	5,7	0	100	0,37	2000	91–99
Лазаревское	48,7	25,1	0	100	0,4	2500	88–92
Нижне-Сочинское	137,7	59	0	100	0,2	1000	54
Верхне-Сочинское	1127	522,8	0	100	0,6	3000	98
Солох-Аульское	527	527	1,5	99,7	0,2	1000	98
ИТОГО	5075,69	2947,04	3,0	99,9	5,92	27358	-

ареала произрастания в парке. На втором этапе планировалось поэтапное восстановление лесных насаждений в течение 4–5 лет. В настоящее время эта программа продлена до 2030 года.

Семена с сохранившихся растений собирались и высевались в питомнике (рис. 5). Под сеянцы отведено две крупные теплицы, в которых количество высеваемых семян зависело от урожайности и сбора, и к 2021 году доведено до 300 тысяч шт. Учитывая возможные потери на разных стадиях развития, к моменту посадки в открытый грунт ожидается получение не менее 50 тысяч здоровых саженцев.

Выращенные в теплице сеянцы в возрасте двух лет переносятся в открытый грунт, где они доращиваются до пятилетнего возраста и становятся готовыми к закладке лесных культур (рис. 6).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Начиная с 2020 года на территории 12 участковых лесничеств (в границах естественного ареала вида) на общей площади 5,92 га были осуществлены первые посадки саженцев самшита колхидского, достигшего пятилетнего возраста, выращенных из семян и



Рис. 3. Сохранённые участки в местах обработки самшита споровым суспензионным концентратом аборигенного вида энтомопаразитического гриба в ущелье реки Шахе, Солох-Аульское участковое лесничество СНП



Рис. 4. Стриженный бордюр самшита колхидского в партере научного отдела СНП



Рис. 5. Всходы семян самшита в теплице питомника СНП

путём черенкования в питомнике. В общей сложности в 2020 году было высажено 17358 экз. этого реликтового дерева. В 2021–2022 годах общее количество высаженных саженцев достигло 27358 экз. (табл. 1). Очередные 5000 саженцев выращено для посадок в 2023 году, причём впервые посадки запланированы в Аибгинском участковом лесничестве, где самшит произрастал на верхнем высотном пределе распространения в ущелье реки Псоу.

В национальном парке искусственное восстановление самшитников до 2030 года планируется на площади не менее 30 га. Кроме того, ожидается естественное восстановление за счёт сохранившегося самосева и образования семян в создаваемых культурах самшита колхидского.

В целом, следует отметить, что единичные разновозрастные сеянцы самосева самшита присутствуют на всех, без исключения, участках погибших самшитников на территории Сочинского национального парка, а также в соседней Республике Абхазия. Их возраст колеблется от 1 до 7 лет (рис. 7), что опровергло бытовавшее мнение о сохранении всхожести семян самшита в течение года. В отсутствие маточников, полностью погибших в 2014 году, сохранявшиеся в почве семена давали всходы до 2021 года включительно. Однако эти малочисленные разрозненные всходы самостоятельно не смогут восстановить былое состояние самшитников без вмешательства человека.

В рассматриваемый период 2022–2030 годов планируется высадить 90 тысяч саженцев самшита, доведя общую численность культур до 112500 экз.

На реинтродукционных участках ведётся постоянный мониторинг состояния растений, отмечаются возникающие болезни и повреждения фитофагами, своевременно применяются разрешённые Минприроды России химпрепараты низкого класса опасности.

В Головинском участковом лесничестве парка культуры самшита представлены четырьмя группами. Две расположены в верховье реки Кодеж (Матросская Щель), две других – на рекреационном объекте «33 водопада». Здесь растения хорошо перенесли пересадку из питомника в природные биотопы. Была отмечена высокая приживаемость саженцев, их здоровый внешний вид, отсутствие повреждений огнёвкой (рис. 8). Общий отпад



Рис. 6. Доращивание саженцев самшита в открытом грунте питомника СНП



Рис. 7. Двухлетние сеянцы самшита, взшедшие в 2020 году из семян, пролежавших в почве 7 лет

саженцев в Матросской щели составил около 1 %, у «33 водопадов» отмечена 100 % приживаемость. Показательно, что в возрасте 7–8 лет многие растения черенкового происхождения начали цвести, завязали плоды, которыми будет пополняться природный фонд семян и дальнейшее распространение сеянцев самшита вокруг созданных диаспор.

Реинтродукция самшита колхидского в Лазаревском участковом лесничестве Сочинского национального парка осуществлена в двух ущельях – местах бывшего распространения самшитовых лесов. Первый участок расположен в удалённом, особо охраняемом урочище ущелья реки Цусхвадж в лесном квартале 27. Второй – на территории одного из любимых объектов рекреации, в ущелье реки Чудо Красотка в лесном квартале 81. В ущелье реки Цусхвадж приживаемость составила 88 %, в ущелье реки Чудо Красотка растения, поврежденные огнёвкой, отмечены единично, но 1–2 % саженцев имели хлороз (пожелтение) листьев. Причин возникновения хлороза может быть несколько, наиболее вероятная – холодная снежная зима 2021–2022 года, ослабившая саженцы.

В Марьинском лесничестве посадки выращенных саженцев осуществлены на четырёх участках, два из которых расположены по левому берегу реки Псезуапсе в лесных кварталах 68 и 70 и один реинтродукционный участок заложен в кв. 41 правобережья этой реки. Мониторинг состояния самшита на перечисленных участках показал от 87 до 91 % приживаемости молодых самшитов, подавляющее большинство которых пребывало в хорошем состоянии, многие растения цвели и завязали плоды. Всего здесь было высажено 4900 экз. самшита на площади 1,1 га (рис. 9).

В Дагомысском лесничестве растения были высажены на двух участках, общей площадью 0,3 га: большая – в глубине ущелья реки Восточный Дагомыс, меньшая – на территории рекреационного объекта «Водопад Дм Дм Бон». Мониторинг состояния реинтродуцированных культур показал 90 % приживаемости, саженцы успешно



Рис. 8. Культуры самшита в Головинском участковом лесничестве СНП



Рис. 9. Культуры самшита в Марьинском участковом лесничестве СНП

перезимовали, состояние большинства растений оценено удовлетворительным. У единичных экземпляров после холодной зимы наблюдался хлороз листьев. На отдельных саженцах черенкового происхождения наблюдалось начало цветения.

В Верхне-Сочинском участковом лесничестве в 2020–2022 годы созданы культуры самшита вдоль ручья Орехового (Мельничного), по обоим его берегам, на месте бывшего самшитника. Приживаемость составила 98 %. Состояние подавляющего большинства саженцев было удовлетворительное, единично отмечался хлороз листьев. У 15 % саженцев наблюдалось цветение и завязывались плоды-коробочки.

В Адлерском участковом лесничестве расположен второй по площади и количеству высаженных саженцев самшита реинтродукционный участок. Состояние подавляющего большинства молодых самшитов в ходе мониторинга оценено как удовлетворительное, приживаемость составила 93 %. Отдельные молодые самшиты цвели, что является хорошей предпосылкой для образования и распространения семян на участке.

В Весёловском участковом лесничестве заложена одна из крупных рощ самшита в Мамонтовом ущелье. Приживаемость саженцев составила 98 %. У некоторых растений после обильного цветения завязались плоды.

В остальных участковых лесничествах было высажено от 500 до 3000 экз., с приживаемостью от 90 до 100 % (табл. 1). Минимальные показатели приживаемости, 54 %, отмечены в Нижне-Сочинском участковом лесничестве, расположенном в непосредственной близости от городской черты, где была отмечена инвазия огнёвки. На всех участках отмечено наличие цветущих и плодоносящих саженцев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Важность восстановления самшитников для сохранения национального и планетарного биоразнообразия неоспорима. Несмотря на отмеченное появление естественных всходов из «спящих» семян, их количество и диффузность не способны

восстановить фитоценозы самшитников. В этой связи, вновь подчеркнём большую роль питомника как превентивной меры, которая оказалась весьма своевременной для сохранения семенной базы и важной в дальнейшем для восстановления самшитников.

Начало плодоношения на реинтродукционных участках внушает определенный оптимизм, так как ожидается не только рост культур, но и продуцирование семян, процесса, отсутствовавшего здесь с 2014 года.

Оценивая сохраняющуюся угрозу от огнёвки создаваемым культурам и естественным всходам самшита, остаётся констатировать, что без применения химпрепаратов, к сожалению, пока не обойтись. При этом интересно, что естественные всходы огнёвка практически не повреждает. Возможно, бабочка находит самшит в плотных групповых посадках, а возможно, выработался какой-то природный механизм резистентности у природных сеянцев самшита, отталкивающий огнёвку. В настоящее время ежегодно проводятся трехкратные химобработки культур на реинтродукционных участках и в самом питомнике.

Наблюдаемому естественному возобновлению самшита колхидского будет посвящена отдельная работа.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Кобж М. Р., Чернягину В. Э., Носкову В. М., Чумаченко С. Ю., Алейникову Т. Е., Блохину В. В., Долматову Р. С. – лесничим участков лесничеств Сочинского национального парка, оказавшим содействие в проведении работ на реинтродукционных участках.

Список литературы

- Борисов Б. А., Карпун Н. Н., Журавлева Е. Н., Борисова И. П. Оценка возможности биологического контроля самшитовой огнёвки *Cydalima perspectalis* энтомопаразитическими грибами // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: Материалы Всероссийской конференции с международным участием. – 2016. – Красноярск. – С. 4143.
- Дворецкая Е. В., Тимухин И. Н. Самшит колхидский *Buxus colchica* Rojark. 1947. – Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы. III изд. – Краснодар, 2017. – С. 228–229.
- Дворецкая Е. В. Тенденции динамики фитосанитарного состояния древостоев *Buxus colchica* на южном макросклоне Северо-Западного Кавказа // Материалы VI Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии в условиях современного мира». – Майкоп, 2005. – С. 218–220.
- Дворецкая Е. В. Вспышка заболеваемости самшита колхидского в Сочинском национальном парке // Экологический Вестник Северного Кавказа. – 2011. – Т. 7, № 2. – С. 45–50.
- Дворецкая Е. В. 2016. Характеристика древостоев *Buxus colchica* и их состояние с 2005 по 2009 год // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций. Научные труды Сочинского национального парка. – 2016. – М. – Вып. 7. – С. 42–53.
- Добронос В. В. Самшитовая огнёвка *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) в Республике Северная Осетия-Алания (Центральный Кавказ) // Материалы международной научно-практической конференции: Экология: образование, наука и этнотуризм. – 2016. – Владикавказ. – Т. 1. – С. 28–33.
- Добронос В. В. Новые данные о самшитовой огнёвке *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) на Центральном Кавказе // Аэкономика: экономика и сельское хозяйство. – 2017. – Т. 10, вып. 22. <http://aekonomu.ru/scince/agro/novye-dannye-o-samshitovoy-ognevke/>
- Егошин А. В., Туниев Б. С., Тимухин И. Н., Джангиров М. Ю., Маслов Д. А., Суворов А. В. Состояние древостоев *Buxus colchica* в 2012 и 2013 годах // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций. Научные труды Сочинского национального парка. – 2016. – М. – Вып. 7. – С. 42–53.
- Жукова Е. А., Тания И. В., Шубин Д. А. Мониторинг состояния самшита на территории Республики Абхазия // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2017. – Т. 221. – С. 65–78. <https://doi.org/10.21266/2079-4304.2017.221.65-78>
- Иванов С. П., Швецов В. А., Будашкин Ю. И., Пузанов Д. В., Жидков В. Ю. Апробация метода борьбы с самшитовой огнёвкой (*Cydalima perspectalis*) на основе искусственного разведения и выпуска в очаги поражения самшита колхидского складчатокрылых ос-энтомофагов – *Euodynerus posticus* // Экосистемы. – 2015. – Вып. 4. – С. 30–44.
- Постановление Правительства РФ от 11 июня 2008 г. № 443 «О внесении изменений в постановление Правительства Российской Федерации от 29 декабря 2007 г. № 991» «О Программе строительства олимпийских объектов и развития города Сочи как горноклиматического курорта».
- Проклов В. В., Караева С. З. Новые и интересные находки чешуекрылых (Lepidoptera) в Чеченской Республике (Россия) // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2013. – Т. 9, № 2. – С. 281–282.

Рыбак Е. А. Особенности изменения основных климатических переменных в последние годы // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций. Научные труды Сочинского национального парка. – 2016. – М. – Вып. 7. – С. 64–77.

Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций / [Ред. Б. С. Туниев]. – Труды Сочинского национального парка. – 2016. – Вып. 7. – 206 с.

Тимухин И. Н. Флора сосудистых растений Сочинского национального парка (предварительный список). – Инвентаризация основных таксономических групп и сообществ, соэкологические исследования Сочинского национального парка – первые итоги первого в России национального парка. – М., 2006. – С. 41–83.

Тимухин И. Н. Дополнения к флоре сосудистых растений Сочинского национального парка и сопредельных территорий Сочинского Причерноморья // Сочинскому национальному парку – 35 лет. Труды Сочинского национального парка. – 2018. – Вып. 12. – С. 105–137.

Туниев Б. С., Туниев Б. С. Самшит колхидский // Красная книга Краснодарского края (Растения и грибы). – Изд. 2-е. – 2007. – Краснодар. – С. 140–141.

Тимухин И. Н., Туниев Б. С. Атлас редких видов растений Сочинского национального парка и Сочинского Причерноморья. Научные труды Сочинского национального парка. – 2018. – Вып. 11. – 524 с.

Туниев Б. С. О эволюционной значимости Сочинского национального парка // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации (сборник научных трудов). – 2008. – Сочи. – С. 208–214.

Туниев Б. С., Алиев Х. У., Тимухин И. Н. Самшит колхидский и новый вредитель *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) (Lepidoptera, Crambidae) в Южной Осетии // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2018. – №1. – С. 30–36.

Туниев Б. С., Егшин А. В., Тимухин И. Н., Джангиров М. Ю., Маслов Д. А., Суворов А. В. Состояние самшитников в Республике Абхазия // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций. Научные труды Сочинского национального парка. – 2016. – Вып. 7. – С. 146–155.

Туниев Б. С., Алиев Х. У. *Cydalima perspectalis* Walker, 1859 (Lepidoptera, Crambidae) – новый вредитель в Дагестане и возможные последствия для самшита в Восточном Закавказье // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2018. – № 2. – С. 52–58.

Ширяева Н. В. Новые виды вредителей древесных и кустарниковых растений в Сочинском парке «Дендрарий» // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – Вып. 211. – С. 243–253.

Ширяева Н. В., Туниев Б. С., Дворецкая Е. В. Состояние самшитников в Российской Федерации // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций. Научные труды Сочинского национального парка. – 2016. – Вып. 7. – С. 134–153.

Ширяева Н. В., Гаршина Т. Д. Вредные членистоногие и паразитная микофлора древесных растений Сочинского национального парка (справочник). – 2000а. – Сочи. – 40 с.

Ширяева Н. В., Гаршина Т. Д. Рекомендации по улучшению санитарного состояния лесов Сочинского национального парка. – 2000б. – Сочи. – 43 с.

Ширяева Н. В., Гаршина Т. Д. Рекомендации по улучшению лесопатологического состояния в лесах Сочинского национального парка. – 2008. – Сочи. – 135 с.

Ширяева Н. В., Дворецкая Е. В. Предпринимаемые меры борьбы с самшитовой огнёвкой // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций. Научные труды Сочинского национального парка. – 2016. – Вып. 7. – С. 156–161.

Щуров В. И., Кучмистая Е. В., Вибе Е. Н., Бондаренко А. С., Скворцова М. М. Самшитовая огнёвка *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) – настоящая угроза биологическому разнообразию лесов Северо-Западного Кавказа // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2015. – Т. 2, № 53. – С. 178–190.

Doronin I. V., Doronina M. A. New records of *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) (Lepidoptera, Crambidae) and *Metcalfa pruinosa* (Say, 1830) (Hemiptera, Flatidae) from the North Caucasus // Euroasien entomological journal. – 2020. – Vol. 19, N 3. – P. 158–159. <https://doi.org/10.15298/euroasentj.19.3.09>.

Lehtijarvi A., Dogmus-Lehtijarvi H. T., Oskay F. Boxwood Blight in Turkey: Impact on natural boxwood populations and management Challenges // Baltic Forestry. – 2017. – Vol. 23, N 1. – P. 274–278.

Mitchell R., Chitanava S., Dbar R., Kramarets V., Lehtijarvi A., Matchutadze I., Mamadashvili G., Matsiakh I., Nacambo S., Papazova-Anakieva I., Sathyapala Sh., Tuniyev B., Vetek G., Zukhbaia M., Kenis M. Identifying the ecological and societal consequences of a decline in Buxus forests in Europe and the Caucasus // Biological Invasions. – 2018. – Vol. 20. – P. 3605–3620.

Tuniyev B. S., Aliev Kh. U., Timukhin I. N. Results and prospects of boxwood restoration in Sochi National Park // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 50–63.

The research analyses an urgent problem of boxwood restoration on the territory of the Russian Caucasus and adjacent territories. It was specified that the observed deterioration of the condition of *Buxus colchica* Pojark. caused by pathogenic fungi *Pseudonectria buxi* (= *Volutella buxi*) and *Cylindrocladium buxicola* in 2009 was exacerbated with the introduction of *Cydalima perspectalis* Walker, 1859 with seedlings of box tree into the Black Sea coast in 2012. The effects of vital activity of *C. perspectalis* resulted in almost total mortality of *B. colchica* throughout its range the entire by the end of 2017. These circumstances require taking urgent and long-term measures to save the biological species and restore forests, since there is a high probability of extinction of 43 species of fungi, 3 algae and 18 species of invertebrates obligatory associated with boxwoods (Mitchell et al., 2018). The article highlights the crucial role of Sochi National Park (SNP) in undertaking early steps to establish a plant nursery and to preserve plants for seed collection. Currently boxwood is preserved only on three hectares (0,1 %) of 2947,04 hectares on the territory of SNP. In total, in 2020–2021, 27.358 five-year-old seedlings of *B. colchica* were planted in 12 district forestries of SNP on the territory of 5,92 hectares. The survival rate was, on average, over 91%. By the end of 2030, it is planned to carry out works on the artificial restoration of boxwood trees on at least 30 hectares in SNP. In addition, natural regeneration is expected due to the preserved self-seeding and seed formation in existing *B. colchica* crops.

Key words: *Buxus colchica*, *Cydalima perspectalis*, Caucasus, boxwood mortality, boxwood regeneration.

Поступила в редакцию 29.03.23

Принята к печати 23.04.23

УДК [614.77:549.2]:631.415.7

Фиторемедиация почвенных покровов, загрязненных солями тяжелых металлов. Аналитический обзор

Парфенова А. Е.

*Мытищинский филиал Московского государственного технического университета имени Н. Э. Баумана
Мытищи, Россия
parfyonova.la@yandex.ru*

В рамках аналитического обзора проанализированы пути поступления и распределения солей тяжелых металлов (ТМ) в растительный организм. Установлено, что основной поток реализуется через симпласт: посредством процессов активного и пассивного транспорта. Часть ТМ проникает на уровне апопласта и накапливается в корневой системе. По симпласту и апопласту ТМ может достигать прикорневых областей корня, проникать в центральный цилиндр и распространяться с током транспирации ТМ по наземным органам растения. Внекорневой путь (фолиарный) может дополнять проникновение ТМ в растение. Он зависит от содержания ТМ в атмосферных осадках, аэрозолях и пылевых частицах. Стабильность растений, накапливающих ТМ в высоких концентрациях (гипераккумуляторы), может определяться сохранением значительной части ТМ в апопласте, связыванием ТМ группой хелатообразующих агентов и накоплением ТМ в метаболически инертных органах. Однолетние и многолетние травы активно используются в фиторемедиационных целях (около 22 семейств). Среди них явно доминируют растения, активно накапливающие Ni (около 75%). Накопление Zn, Co, Cu, Cd и Pb характерно для ограниченного числа видов. В настоящее время идентифицировано более 400 видов-гипераккумуляторов. Количество древесных растений, аккумулирующих широкий спектр ТМ, ограничено. Отмечена избирательность в накоплении ТМ в листовой массе древесных растений. Большинство видов аккумулируют катионы Fe, Pb, Cr, Mn. Явных гипераккумуляторов ТМ среди них не выявлено.

Ключевые слова: почва, тяжелые металлы, растения, фиторемедиация.

ВВЕДЕНИЕ

Фиторемедиация – активно развиваемое направление восстановления почвенных покровов с использованием растений-гипераккумуляторов (Hooda, 2007; Jadia, Fulekar, 2009; Ольшанская и др., 2011). В настоящее время приоритет отдается преимущественно однолетним и многолетним травам с широким спектром аккумуляции поллютантов, в том числе солей тяжелых металлов (ТМ). Способность к повышенному накоплению ТМ описана для представителей почти 22 семейств. Наиболее эффективным в отношении ТМ признан метод фитоэкстракции (Raskin et al., 1997). Природа повышенной устойчивости отдельных видов трав к токсическому действию солей ТМ до конца не определена.

Использование трав в фиторемедиации почв загрязненных ТМ имеет как позитивные, так и негативные следствия. К негативным следует отнести захват ТМ только в поверхностных слоях почв. Если ТМ поступают с грунтовыми водами, то этот процесс будет малоэффективен. Наземная биомасса у трав небольшая, поэтому очистка может занять много времени. В этой связи процесс очистки почвы от солей ТМ могут существенным образом дополнять древесные формы растительности: кустарнички, кустарники, деревья. Их корневая система располагается на более низких горизонтах, а объем сбрасываемой листовой массы существенно больше, чем у трав. Это позволяет рассматривать их в качестве более перспективных объектов фиторемедиации.

Цель настоящих исследований – провести анализ сведений, имеющейся в научной литературе, о природе устойчивости растений-гипераккумуляторов к солям ТМ и в перспективах использования древесных форм растений в фиторемедиационных целях.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Понятие «тяжелые металлы». В понятие «тяжелые металлы» авторы соответствующих исследований часто вкладывают различное содержание. Это связано с неоднозначностью критериев выделения данной группы химических элементов. В основу классификационных принципов могут быть положены следующие характеристики: атомная масса, токсичность, плотность, распространение в естественных средах, миграционная активность в природных и техногенных циклах (Вронский, 1996; Пронина, 2000; Панин, 2008; Садовникова, 2008).

Наиболее широкое распространение получило представление о том, что к группе ТМ следует относить химические элементы с относительной атомной массой более 40 единиц (иногда более 50) (Gobran et al., 2001; Водяницкий, 2008а; Теплая, 2013). Однако эти представления в определенной степени условны. Если концентрация ТМ не превышает предельно допустимых значений, то ряд из них может оказаться в группе микроэлементов. Это справедливо в отношении следующего ряда ТМ: Fe, I, Cu, Zn, Co, Cr, Mo, Ni, V, Se, Mn, As, F, Si, Li. В определенных концентрационных границах эти химические элементы необходимы организму для его полноценного функционирования (Сысо, Ильин, 2001). Однако при превышении критических значений большинство исследователей относит эту группу к ТМ. Исключение касается Cd, Pb, Sn и Rb, роль которых для организма однозначно не определена (Сысо, Ильин, 2001).

Другой подход предполагает учет величины плотности. Этот принцип положен в основу классификации Н.Ф. Реймерса (Реймерс, 1994). В этом случае к ТМ принято относить химические элементы с величиной плотности более 8 г/см^3 . В соответствии с этим в этот ряд попадают Pb, Cu, Zn, Ni, Cd, Co, Sb, Sn, Bi, Hg. Отдельно от ТМ стоят группы редких и благородных металлов. При этом в ряде прикладных исследований в группу ТМ добавляют также Pt, Ag, W, Fe, Au, Mn.

При оценке величины выбросов и миграционной активности химических элементов в трофических цепях экосистем к ТМ принято относить только Zn, As, Se и Sb. Такой позиции придерживается Целевая группа по выбросам ТМ, функционирующая в рамках Европейской экономической комиссии при ООН (Реймерс, 1994). Однако такой подход не получил широкого распространения.

В ряде работ к ТМ относят химические элементы, концентрация которых в естественной среде превышает предельные величины (ПДК) (Беспамятнов, Кротов, 1985). Вместе с тем, надежных величин ПДК для естественных экосистем на настоящий момент не разработано, а имеющиеся в основном подходят для технологических процессов. С другой стороны, авторы часто не учитывают случаи коэргизма, которые наблюдаются в отношении некоторых ТМ. Так, случаи потенцирующего коэргизма описаны для сочетания Zn и Cu (Куценко, 2002). По некоторым оценкам их смесь почти в 5 раз токсичнее относительно раздельного действия данных ТМ. Аналогичные данные получены для пары: Zn и Ni. В отношении же Zn и Cd, напротив, отмечена определенная степень антагонизма.

Из представленной информации видно, что понятие «тяжелые металлы» весьма расплывчато. В настоящей работе будем придерживаться наиболее распространенного понимания: тяжелые металлы – химические элементы с относительной атомной массой более 40 единиц.

Тяжелые металлы в почвенном покрове. ТМ поступают в почвенные покровы двумя основными путями: естественным и техногенным (Водяницкий, 2008а; 2014; Панин, 2008; Мотузова, Карпова, 2013). К естественным источникам следует отнести наиболее распространенный процесс выветривания горных пород, немаловажное значение имеет и процесс эрозии верхних слоев почвы. Существенный вклад вносят и извержения вулканов. Они определяют высокие естественные уровни содержания ТМ в почвообразующих породах. Однако, в настоящее время, техногенные процессы определяют основной объем поступления ТМ в почву (Nriagu, 1989). К ним можно отнести выбросы ряда промышленных предприятий, прежде всего, черной и цветной металлургии, металлообрабатывающей, горнодобывающей и горно-обрабатывающей промышленности. Определенный вклад вносят также предприятия

тепловой энергетике и автотранспорт. Загрязнения захватывают поверхностный слой почвы и с осадками проникают в ее более глубокие слои. Отсюда следует, что методически целесообразно определять содержание ТМ в верхних слоях почвенного покрова (до 0,5 м).

В почве ТМ находятся в двух состояниях: свободном и связанном (Горбатов, Зырин, 1987; Abadin et al., 2007).

Связанное состояние ТМ. При поступлении солей ТМ они вступают во взаимодействие с ее компонентами. Это может приводить к образованию нерастворимых соединений и комплексов (Lu et al., 2007; Kabala et al., 2009). При этом можно выделить следующий ряд процессов, определяющих их формирование.

- Взаимодействие с органическими компонентами почвы приводит к образованию слаборастворимых соединений. Чаще всего фиксация ТМ происходит при участии карбоксильных групп, входящих в состав гуминовых кислот (фульвокислоты). (Водяницкий, 2008а, 2008б). При этом могут быть образованы соединения с различной степенью растворимости в водной фазе. Часть из них может быть доступна для корневой системы растений, а часть нет. Фиксация ТМ в органическом веществе почв неодинакова. Прочно связываются Hg и Pb, менее прочно Cu, Zn, Cd.

- Определенное влияние оказывает и гранулометрический состав почв. Тяжелые почвы с высоким содержанием глинистых минералов обладают повышенной способностью к поглощению солей ТМ (Водяницкий, 2008б; Kabala et al., 2009). Удержание ТМ осуществляется на основе обменного и необменного поглощения. При этом имеет значение размер частиц глинистых минералов, чем они меньше, тем выше поглощающая способность почвенного покрова.

- На поглощающую способность почв может оказывать влияние и содержание в них солей железа, марганца и алюминия, которые могут адсорбировать ТМ (Водяницкий, 2008б). Этот процесс в значительной степени зависит от величины pH. В кислой среде соли Al, Fe и Mn находятся в растворимом состоянии. При значениях близких к нейтральным они трансформируются в нерастворимые гидроксиды и формируют коллоиды, связывая значительное количество ТМ.

- Кислотность почвенного покрова является важнейшим фактором, который определяет его аккумулирующую способность в отношении ТМ в целом (Меркушева, Убугунов, 2002; Jafari, Akhavan, 2011; Kaur et al., 2012). Почвы, имеющие нейтральную или слабощелочную среду, способны связать значительное количество ТМ, так как большинство находящихся в ней соединений ТМ переходит в нерастворимое состояние: фосфаты, карбонаты, гидроксиды, оксалаты и сульфиды. При понижении значений pH процессы приобретают обратную направленность. Следует отметить, что это касается не всех ТМ: Mo, Hg, Cr и Cd могут сохранять подвижность в водной фазе, имеющей нейтральную и слабо щелочную реакцию.

Из представленной информации следует, что перед определением содержания ТМ необходимо одновременно оценить гранулометрический состав почв и определить величину pH.

Подвижное состояние ТМ. Предполагает переход ТМ в водорастворимое состояние (Lu et al., 2007; Водяницкий, 2013; Бычинский, Вашукевич, 2013). Между связанной и свободной формой существует равновесие, которое обычно смещено в сторону связанной формы. Это определяет относительно постоянное присутствие ТМ в почвенном покрове. В почвах, имеющих кислую реакцию, количество свободной фракции явно повышается. При этом полное исчезновение связанных форм ТМ в почве может происходить на значительном отрезке времени. Так, период «полураспада» Cu в почве может происходить на протяжении 1500 лет, Cd – 1100 лет, Zn – 500 лет, Pb – более 2000 лет (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Калетина, 2008; Лебедева, Фрумин, 2010).

Степень загрязнения почв следует оценивать по содержанию свободных (подвижных, мигрирующих) ТМ, которые доступны для корневой системы растения. Однако величины ПДК для этих форм не разработаны, что осложняет анализ имеющейся информации (Беспмятников, Кротов, 1985; ГН 2.1.7.2041–06, 2006; Водяницкий, 2012).

По мнению И. Г. Важенина и Е. И. Лучиной (1982), чтобы оценить степень загрязнения почв ТМ необходимо учитывать содержание в ней следующих форм: валовое количество ТМ; концентрацию ТМ, переходящего в 1н НС1 вытяжку; концентрацию ТМ, извлекаемого ацетатно-аммонийным буфером (рН 4,8); концентрацию ТМ в водной вытяжке.

Валовое содержание ТМ позволяет судить об общей загрязненности почвенного покрова, но не его токсичности, так как не учитывается свободная фракция ТМ, которая способна проникать в растение на уровне корневой системы (Водяницкий, 2013). Фракция, извлекаемая при помощи кислотной вытяжки (1н НС1), отражает общий ресурс подвижной формы ТМ в почве, что косвенно позволяет судить об ее интегральной токсичности. Фракция, получаемая на основе ацетатно-аммонийного буфера, отражает наиболее подвижный компонент ТМ в почвенном покрове. Водная вытяжка ТМ фактически объединяет группу солей ТМ, которая захватывается корневой системой и оказывает прямое влияние на функциональное состояние растения. Количественная оценка выше перечисленных фракций ТМ позволяет рассчитать серию индексов, по которым можно проводить сравнительную оценку степени благополучия почвенных покровов.

Пути поступления ТМ в растительный организм. Поступление ТМ в растительный организм происходит в основном двумя путями: из почвы, через корневую систему; из воздуха, через листовые пластинки (фолиарный путь) (Antosiewicz, 1992; Титов и др., 2011).

Поступление через корневую систему. В основе поглощения ТМ корневой системой растения лежат два процесса: пассивный и активный транспорт (Baker, Walker, 1990). Пассивный (неметаболический) транспорт происходит в соответствии с концентрационными и электрохимическими градиентами и не требует значительных энергетических затрат. Скорость данного процесса зависит от величины градиента концентрации ТМ и проницаемости мембранных структур корневой системы, которая может быть контролируема растением. Активный (метаболический) транспорт ТМ носит избирательный характер и осуществляется против концентрационных и электрохимических градиентов и всегда сопряжен с задействованием значительных ресурсов макроэргов (АТФ, ГТФ).

В перемещении ТМ по корневой системе растения выделяют ряд последовательных этапов (Baker, Walker, 1990; Башмаков, Лукаткин, 2009). В начале ионы ТМ накапливаются в прикорневом пространстве, чему способствует процесс физико-химической адсорбции и аттракции ТМ клеточной стенкой корневых волосков. При повышении концентрации ТМ до определенного уровня (специфичного для каждого ТМ) они преодолевают мембранный барьер и проникают в симпласт (синцитий) корневой системы растения. Этот процесс достаточно энергоемкий, так как протекает при участии белков-переносчиков. В последующем ТМ перемещаются в радиальном направлении к сосудистым проводящим пучкам.

Ионы ТМ могут транспортироваться и по апопласту посредством капиллярных сил (Baker, Walker, 1990; Башмаков, Лукаткин, 2009). Этот процесс осуществляется пассивно вплоть до поясков Каспари, воздухоносных путей и кутикулы. Апопластический перенос в определенной степени отражает способность корневой системы к аккумуляции ТМ, так как он исключает их последующее перемещение в вертикальном направлении.

По симпласту и апопласту ТМ могут достигать базальных участков корня и на уровне молодой энтодермы проникать в центральный цилиндр (Кузнецов, Дмитриева, 2005; Башмаков, Лукаткин, 2009). В дальнейшем с транспирационным током ТМ разносятся по наземным органам растения концентрируясь преимущественно в листовых пластинках. В массе ТМ транспортируются в основном в виде катионов, но возможно также образование комплексов с органическими кислотами (фумаровой, малоновой) и аминокислотами (гистидином, аспарагином, глутамином). Перенос ТМ может происходить и по сосудам флоэмы. При этом ТМ находятся в связанном состоянии с белками и рядом других соединений.

Количественно способность растений к поглощению ТМ отражает коэффициент биологического поглощения (КБП) (Титов и др., 2011):

$$\text{КБП} = C_p / C_n,$$

где: C_p – содержание ТМ в растении; C_n – содержание ТМ в почве.

Для травянистых форм величину КБП можно рассчитать для следующих систем «почва ↔ корень», «корень ↔ наземная часть растения», «почва ↔ наземная часть растения». Для древесных форм расчет проводится в основном для системы «почва ↔ листовая покров». Величина КБП различна для отдельных ионов ТМ. Так, для Cd она равна 0,01–0,05, тогда как для Pb значения были существенно ниже – 0,001–0,005.

Следует отметить, что процесс поступления ТМ в растение зависит от многих переменных, которые отражают как состояние почвенного покрова, так и физико-химические свойства самого химического элемента.

Фолиарный путь поступления ТМ. Данный путь поступления ТМ в растение в значительной степени определяется их содержанием в воздухе (Титов и др., 2011). Они могут входить в состав атмосферных аэрозолей, пыли, осадков. Немаловажное значение имеет структура листовых пластинок: ее шероховатость, степень опушенности, что способствует задержанию ТМ и повышает вероятность их проникновения в растение.

Выделяют два основных пути поступления ТМ в листовые пластинки: пассивный (неметаболический) и активный (метаболический) (Башмаков, Лукаткин, 2009). Первый является основным. Он происходит на уровне кутикулы и устьиц листьев в соответствии с концентрационными и электрохимическими градиентами. Второй осуществляется против указанных градиентов, требует присутствия транспортных белков и всегда сопряжен со значительными энергетическими тратами. Доля его невелика.

Распределение ТМ в тканях растений. Способность растений накапливать соли ТМ в тканевых структурах неодинакова. Это позволило разделить растительные организмы на 3 основные группы (Baker, Brooks, 1989): исключатели, аккумуляторы, гипераккумуляторы.

Растения-исключатели – ограничиваются накоплением ТМ в корневой системе (Baker, Brooks, 1989). Содержание ТМ в наземных органах незначительное даже при высоком содержании ТМ в почве. Большинство растений относится к данной группе. Способность задерживать ТМ в корневой системе исключает развитие токсических эффектов в остальных тканевых структурах и, прежде всего, в генеративной ткани. Задержка ТМ в корневой системе в основном происходит на уровне апопласта и связана с большим числом поясков Каспари. Показана также способность ТМ связываться с молекулами хелаторами корневой слизи, которую продуцирует корневая система растения, что исключает ТМ из активного метаболизма.

Растения-аккумуляторы – накапливают в наземных частях значительные количества ТМ, содержание которых превышает таковое в почве (Baker, Brooks, 1989). Чаще всего речь идет о растениях, произрастающих в районах с геохимическими аномалиями. В их организме происходит направленное перераспределение ТМ в сторону метаболически инертных органов, исключает существенное влияние ТМ на процессы жизнедеятельности.

Растения-гипераккумуляторы – отличаются чрезвычайно высокой способностью накапливать ТМ в наземных органах, сохраняя высокую жизнеспособность (Baker, Brooks, 1989; Brooks, 1998; Yang et al., 2004). Это качество, по-видимому, определяется высокой устойчивостью к токсической нагрузке. В этой связи представляет интерес сравнительное изучение токсических и генотоксических эффектов ТМ на тканевые структуры растений, относящихся к выше перечисленным группам: исключателей, аккумуляторов и гипераккумуляторов. В настоящее время идентифицировано более 400 видов-гипераккумуляторов. В массе это растения, накапливающие Ni (около 75 %), крайне мало в отношении аккумуляции Zn, Co и Cu и весьма редко отличающиеся сверхнакоплением Cd и Pb (Brooks, 1998; Yang et al., 2004).

Из представленной информации видно, что основная часть ТМ накапливается в корневой системе растений. Механизмы, лежащие в основе данного явления, описаны выше (Baker,

Brooks, 1989). Сведения о накоплении ТМ в наземных органах (стебель, лист) в целом ограничены. На тканевом уровне показано, что значительная часть ТМ находится в эпидермисе листьев, что исключает значительные токсические эффекты на мезофилл и находящиеся в нем хлоропласты (Clemens, 2001). Анализ распределения ТМ на клеточном уровне показал, что определенная их часть задерживается клеточной стенкой, а проникшие в цитоплазму катионы связываются с рядом хелатирующих агентов и поступают в вакуоли (Macnair, 1993; Brune et al., 1994). Это позволяет снижать токсические эффекты на хлоропласты, митохондрии и ядра клеток и другие компартменты клеточных структур.

Фиторемедиация почв от ТМ. Фиторемедиация – активно развиваемое направление очистки почвенных покровов от различного вида поллютантов с использованием растительных организмов. Оно включает процессы деградации, иммобилизации, испарения, фильтрации и экстракции, которые протекают в органах и тканях растений (Hooda, 2007; Jadia, Fulekar, 2009; Ольшанская и др., 2011). В отношении ТМ наиболее подходящим вариантом являются процессы фитоэкстракции (Raskin et al., 1997). Они предполагают активную аккумуляцию ТМ в растении, прежде всего, в его наземной биомассе, что позволяет направленно удалять ТМ из почвенных покровов. Как уже отмечалось, такие растения получили название гипераккумуляторов (Baker, Brooks, 1989). В настоящее время приоритет отдается преимущественно представителям семейств амарантовых, подорожниковых, крестоцветных и ряд других (около 22 семейств), представленных преимущественно однолетними и многолетними травами (Dixit et al., 2011). Для них характерен наиболее высокий транслокационный коэффициент (ТК), отражающий степень перемещения солей ТМ в наземную биомассу. ТК близок к КБП, но иногда рассчитывается как отношение содержания ТМ в наземной части к содержанию в корнях, что не приемлемо для древесных растений. Наиболее яркими представителями в фиторемедиационном отношении являются представители рода амарант и львиный зев. Их активно применяют при очистке почв от солей ТМ.

Следует отметить, что процесс фиторемедиации (фитоэкстракции) ТМ растениями гипераккумуляторами протекает избирательно по отношению к различным видам ТМ. Некоторые активно накапливают As, другие – Co, Pb. (Mkandawire, Dudel, 2007; Бутырин, 2017). Поэтому приоритет отдается растениям с широким спектром аккумуляции.

Особенно актуально направление, связанное с фиторемедиацией почвенного покрова сельскохозяйственных угодий (Постников, 2009). Это связано с тем, что при внесении удобрений в почву попадет определенное количество ТМ. Они являются естественными горнорудными примесями. Особенно это актуально для фосфорных удобрений, в которых в качестве примесей содержат Cd, Pb, Cu, Zn, Co, Cr, Ni. Поэтому после определенного периода эксплуатации почвы обогащаются ТМ, и их следует подвергать процедуре фиторемедиации, которая может длиться в течение 3–5 лет (Постников, 2009).

Фиторемедиация также актуальна при очистке (доочистке) стоков, как в водной фазе, так и в режиме полей орошения. Высокую эффективность показали следующие виды растений: тростник, рогоз и камыш, элодея, водный гиацинт (эйхорния) и различные представители семейства рясковых (Ольшанская и др., 2012; Mojiri, 2012; Singh et al., 2012).

ТМ и древесные формы растительности. Содержанию ТМ в тканевых структурах древесных растений посвящено большое число работ (Шарифзянов и др., 2009; Копылова, 2010; 2012; Корельская, Попова, 2012; Кузнецова и др., 2015; Коротченко, Мучкина, 2017). В фиторемедиационном плане эта группа имеет определенные перспективы, прежде всего, кустарниковые формы, корневая система которых располагается в верхнем почвенном горизонте. Сброс листовой массы в период листопада позволит изымать значительное большее количество ТМ из почвенного покрова в сравнении с травянистыми формами растений. Поиск гипераккумуляторов среди древесных растений, в этой связи, представляет определенную перспективу.

Анализ содержания ТМ в листовой массе при сходных уровнях загрязнения показал наличие выраженной видовой специфики. Она отмечена в ряде работ (Диярова и др., 2009; Копылова, 2010; 2012; Подлужная, Бадмаева, 2016). Так, сравнительная оценка показала

выраженную способность к накоплению ТМ у тополя бальзамического (*Populus balsamifera*) по отношению к березе повислой (*Betula pendula*) и ели сибирской (*Picea siberian*) (Подлужная, Бадмаева, 2016). Многие авторы отмечают высокую аккумулирующую способность по отношению ТМ у представителей семейства ивовых (Копылова, 2012;). В то же время, другие авторы отмечают выраженную способность к накоплению ТМ при высоких значениях КБП у березы повислой и осины (*Populus tremula*) (Диярова и др., 2009).

Наряду с видовой спецификой отмечена избирательность в накоплении ТМ в листовой массе древесных растений. Большинство видов аккумулируют катионы Fe, Pb, Cr, Mn (Подлужная, Бадмаева, 2016). При этом у некоторых явно доминирует Fe, Pb, у других Mn (Диярова и др., 2009; Копылова, 2010, 2012). Тополь бальзамический явно отличается от других видов накоплением Zn (Копылова, 2012). Преимущественное накопление Zn показано и для других растений (Шарифзянов и др., 2009). Вместе с тем, по характеру накопления ТМ в листовой массе чаще всего прослеживается последовательность: Cd>Pb>Cu>Zn (Коротченко, Мучкина, 2017). При этом уровень содержания ТМ у большинства изученных древесных форм не превышает ПДК, то есть явных гипераккумуляторов среди древесных форм пока не выявлено.

Следует обратить внимание также на то, что характер распределения ТМ в листовом покрове растений не одинаков. Явно преобладает содержание ТМ в листьях нижнего яруса (Васфилов, 2003). Это необходимо учитывать при сборе образцов. По общему признанию листовая пластинка является наиболее информативным органом, отражающим степень загрязнения древесных растений тяжелыми металлами (Косоп, 1990; Неверова, Колмогорова, 2002).

В ряде работ отмечается значительное накопление ТМ в ветвях и коре растений (Копылова, 2012; Кузнецова и др., 2015). Здесь присутствуют оксиды Si, Fe и Al. Содержание других ТМ (Cu, Zn, Cd, Pb) колеблется в значительных пределах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из рассмотренной выше информации можно сделать ряд обобщений.

1. Проникновение ТМ в растение в основном происходит через почву в основном на уровне корневой системы. Основной поток реализуется через симпласт: посредством процессов активного и пассивного транспорта. Часть ТМ поступает на уровне апопласта и аккумулируется в корневой системе. По симпласту и апопласту ТМ могут достигать базальных участков корня, проникать в центральный цилиндр и с транспирационным током ТМ разноситься по наземным органам растения. Фолиарный путь может дополнять поступление ТМ в растение. Он реализуется на уровне листовых пластинок и зависит от содержания ТМ в атмосферных осадках, аэрозолях и пылевых частицах.

2. По способности растений аккумулировать ТМ их подразделяют на 3 основные группы: исключатели, аккумуляторы, гипераккумуляторы. Исключатели не допускают активного накопления ТМ в наземной части. У аккумуляторов, гипераккумуляторов, напротив, эта функция хорошо выражена. Устойчивость гипераккумуляторов к токсической нагрузке может определяться следующей группой процессов: резервированием значительной части ТМ в апопласте, связыванием ТМ группой хелатирующих агентов, накоплением ТМ метаболически инертных органах.

3. В фиторемедиационных целях активно используются однолетние и многолетние травы. Среди них явно доминируют растения, активно аккумулирующие Ni (около 75 %). Аккумуляция Zn, Co, Cu, Cd и Pb характерна для ограниченного числа видов.

4. Древесные формы растений активно накапливают катионы ТМ. Об уровне аккумуляции можно судить по содержанию ТМ в листовых пластинках, который, обычно, не превышает ПДК. Число древесных растений, накапливающих широкий спектр ТМ также ограничено. Явных гипераккумуляторов ТМ среди них не выявлено.

Список литературы

- Башмаков Д. И., Лукаткин А. С. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. – Саранск: Изд-во Мордовского университета, 2009. – 236 с.
- Беспамятнов Г. П., Кротов Ю. А. Предельно допустимые концентрации химических веществ в окружающей среде. Справочник. – Л.: Химия, 1985. – 242 с.
- Бутырин М. В. Особенности фитоэкстракции тяжелых металлов и мышьяка различными видами растений и их использование в технологиях ремедиации загрязненных почв Предбайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 Экология. – Тюмень, 2017. – 18 с.
- Бычинский В. А., Вашукевич Н. В. Тяжелые металлы в почвах в зоне влияния промышленного города. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2013. – 328 с.
- Важенин И. Г., Лучина Е. И. Унификация методики взятия почвенных образцов в зоне воздействия техногенных выбросов через атмосферу // Химия в сельском хозяйстве. – 1982. – Т 20, № 4. – С. 41–43.
- Васфилов С. П. Возможные пути негативного влияния кислых газов на растения // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64, № 2. – С. 146–159.
- Водяницкий Ю. Н. Загрязнение почв тяжелыми металлами и металлоидами и их экологическая опасность (аналитический обзор) // Почвоведение. – 2013. – № 7. – С. 872–881.
- Водяницкий Ю. Н. Нормативы содержания тяжелых металлов и металлов в почвах // Почвоведение. – 2012. – № 3. – С. 368–375.
- Водяницкий Ю. Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах. – М.: ГНУ Почвенный институт им. Докучаева, 2008а. – 86 с.
- Водяницкий Ю. Н. Сродство тяжелых металлов и металлоидов к фазам-носителям в почвах // Агрохимия. – 2008б. – № 9. – С. 87–94.
- Водяницкий Ю. Н. Природные и техногенные соединения тяжелых металлов в почвах // Почвоведение. – 2014. – № 4. – С. 420–432.
- Вронский В. А. Прикладная экология. – Ростов-на-Дону: Феникс, 1996. – 509 с.
- ГН 2.1.7.2041–06. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве: гигиенические нормативы. – М.: Федер. центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2006. – 15 с.
- Горбатов В. С., Зырин Н. Г. О выборе экстрагента для вытеснения из почв обменных катионов тяжелых металлов // Вестник Московского ун-та. Сер. 17, почвоведение. – 1987. – № 2. – С. 22–29.
- Диярова Э. Р., Гиниятуллин Р. Х., Кулагин А. А. Содержание металлов в древесных растениях, произрастающих на отвалах учалинского горно-обогатительного комбината республики Башкортостан // Вестник ОГУ. – 2009. – № 6. – С. 118–120.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
- Калетина, Н. И. Токсикологическая геохимия. Метаболизм и анализ токсикантов. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2008. – 970 с.
- Копылова Л. В. Аккумуляция железа и марганца в листьях древесных растений в техногенных районах Забайкальского края // Известия Самарского научного центра РАН. – 2010. – Т. 12, №1 (3). – С. 709–712.
- Копылова Л. В. Накопление тяжелых металлов в древесных растениях на урбанизированных территориях восточного Забайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 Экология. – Улан-Уде, 2012. – 24 с.
- Корельская Т. А., Попова Л. Ф. Тяжелые металлы в почвенно-растительном покрове селитебного ландшафта города Архангельска // Арктика и Север. – 2012. – № 7. – С. 1–17.
- Коротченко И. С., Мучкина Е. Я. Тяжелые металлы в почвенном покрове и древесных растениях урбанизированной территории города Красноярск // Экология урбанизированных территорий. – 2017. – № 2. – С. 6–11.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. – М.: Высшая школа, 2005. – 736 с.
- Кузнецова Т. Ю., Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Аккумуляция тяжелых металлов в различных органах и тканях березы в зависимости от условий произрастания // Труды Карельского научного центра РАН – 2015. – № 1. – С. 86–94.
- Куценко С. А. Основы токсикологии. – Санкт-Петербург, 2002. – 395 с.
- Лебедева О. Ю., Фрумид Г. Т. Распределение валовых форм тяжелых металлов в почвах Костромской области // Общество. Среда. Развитие. – 2010. – № 3. – С. 239–24.
- Меркушева М. Г., Убугунов Л. Л. Оценка буферной способности почв Забайкалья к тяжелым металлам // Устойчивость почв к естественным и антропогенным воздействиям: тез. докладов всероссийской конференции. – М., 2002. – С. 302 с.
- Мотузова Г. Н., Карпова Е. А. Химическое загрязнение биосферы и его экологические последствия. – М.: Изд-во МГУ, 2013. – 304 с.
- Неверова О. А., Колмогорова Е. Ю. Ксерофитизация листьев древесных растений, как показатель загрязнения атмосферного воздуха (на примере г. Кемерово) // Лесное хозяйство. – 2002. – № 3. – С. 29–33.
- Ольшанская Л. Н., Собгайда Н. А., Русских М. Л. Фиторемедиационные энергосберегающие технологии в решении проблем загрязнения гидросферы // Инноватика и экспертиза. – 2012. – № 2 (9). – С. 166–172.
- Ольшанская Л. Н., Собгайда Н. А., Тарушкина Ю. А. Фиторемедиационные технологии в защите гидросферы: монография. – Саратов: Саратов. Гос. Техн. Ун-та, 2011. – 136 с.
- Панин М. С. Экология почв. – Алматы: Раритет, 2008. – 528 с.

- Подлужная А. С., Бадмаева С. Э. Накопление тяжелых металлов в древесных растениях скверов и парков правобережья Красноярска // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 8. – С. 91–96.
- Постников Д. А. Фитомелиорация и фиторемедиация почв сельскохозяйственного назначения с различной степенью окультуренности и экологической нагрузки: автореф. дис. ... докт. с-х наук: спец. 03.00.16 Экология. – Брянск, 2009. – 43 с.
- Пронина Н. Б. Экологические стрессы (причины, классификация, тестирование, физиолого-биохимические механизмы). – М.: Изд-во МСХА, 2000. – 312 с.
- Реймерс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила принципы и гипотезы) // Россия молодая: Передовые технологии – в промышленность. – 1994. – 367 с.
- Садовникова Л. К. Экология окружающей среды при химическом загрязнении. – М.: Высшая школа, 2008. – 334 с.
- Сысо А. И., Ильин В. Б. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. – Новосибирск: Изв-во СО РАН, 2001. – 226 с.
- Теплая Г. А. Тяжелые металлы как фактор загрязнения окружающей среды (обзор литературы) // Астраханский вестник экологического образования. – 2013. – № 1 (23). – С. 182–192.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. – 77 с.
- Шарифзянов Р. Б., Давыдова О. А., Климов Е. С. Динамика загрязнения древесных насаждений ионами тяжелых металлов вблизи машиностроительного предприятия г. Ульяновска // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Технические науки. – 2009. – № 4. – С. 103–105.
- Abadín H., Ashizawa A., Stevens Y.-W., Lladós F., Diamond G., Sage G., Citra M., Quinones A., Bosch S. J., Swarts S. G. Toxicological Profile for Lead. – Atlanta GA: Agency for Toxic Substances and Disease Registry (US), 2007. – 528 p.
- Antosiewicz D. M. Adaptation of Plants to an Environment Polluted with Heavy Metals // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 1992. – Vol. 61, N 2. – P. 281–299.
- Baker A. J. M., Brooks R. R. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements – a review of their distribution, ecology and phytochemistry // Biorecovery. – 1989. – Vol. 1. – P. 81–126.
- Baker A. J. M., Walker P. M. Ecophysiology of metal uptake by tolerant plants // Heavy metal tolerance in plants: evolutionary aspects. – Boca Raton: CRC Press, 1990. – P. 155–177.
- Brooks R. R. Plants that hyperaccumulate heavy metals. – Wallingford: CAB International, 1998. – 384 p.
- Brune A., Urbach W., Dietz K.-J. Compartmentation and transport of zinc in barley primary leaves as basic mechanisms involved in zinc tolerance // Plant Cell Environ. – 1994. – Vol. 17. – P. 153–162.
- Clemens S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis // Planta. – 2001. – Vol. 212. – P. 475–486.
- Dixit A., Dixit S., Goswami C. S. Process and plants for wastewater remediation: a review // Scientific Reviews & Chemical Communications. – 2011. – N 1 (1). – P. 71–77.
- Gobran G. R., Wenzel W., Lombi E. Trace Elements in the Rhizosphere. – London, New York, Washington, D.C.: Gobran, G.R., W.W. Wenzel and E. Lombi, 2001. – P. 189–205.
- Hooda V. Phytoremediation of toxic metals from soil and waste water // Journal of Environmental Biology. – 2007. – Vol. 28, Iss. 2. – P. 367–376.
- Jadia Ch. D., Fulekar M. H. Phytoremediation of heavy metals: recent techniques // African Journal of Biotechnology. – 2009. – Vol. 8, Iss. 6. – P. 921–928.
- Jafari N., Akhavan M. Effect of pH and metal concentration on phytoaccumulation of zinc by three duckweeds species // American Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences. – 2011. – Vol. 10, Iss. 1. – P. 34–41.
- Kabala C., Chodak T., Szerszen L., Karczewska A., Szopka K., Fratzak U. Factors Influencing the Concentration of Heavy Metals in Soils of Allotment Gardens in the City of Wrocław, Poland // Fresenius Environmental Bulletin. – 2009. – Vol. 18, N. 7. – P. 1118–1124.
- Kaur L., Gadgil K., Sharma S. Role of pH in the accumulation of lead and nickel by common duckweed (*Lemna minor*) // International Journal of Bioassays. – 2012. – N 1. – P. 191–195.
- Kocon J. Influence of NO₂ and SO₂ as well as of acid rain on the structure of needles and wood quality of *Abies alba* Mill. stand // Ann. Warsaw Arg. Univ. SGGWAR Forest. and Wood Technol. – 1990. – N 40. – P. 75–81.
- Lu Y., Zhu F., Chen J., Gan H., Guo Y. Chemical Fractionation of Heavy Metals in Urban Soils of Guangzhou, China // Environmental Monitoring and Assessment. – 2007. – Vol. 134, N 1–3. – P. 429–439.
- Macnair M. R. The Genetics of Metal Tolerance in Vascular Plants // New Phytologist. – 1993. – Vol. 124, Iss. 4. – P. 541–559.
- Mkandawire M., Dudel E. G. Are *Lemna spp.* effective phytoremediation agents? // Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability. – 2007. – Vol. 1, Iss. 1. – P. 56–71.
- Mojiri A. Phytoremediation of heavy metals from municipal wastewater by *Typha domingensis* // African Journal of Microbiology Research. – 2012. – Vol. 6, Iss. 3. – P. 643–647.
- Nriagu J. A global assessment of natural sources of atmospheric trace metals // Nature. – 1989. – Vol. 338. – P. 47–49.
- Raskin I., Smith R. D., Salt D. E. Phytoremediation of metals: using plants to remove pollutants from the environment // Plant biotechnology. – 1997. – N 8. – P. 221–226.

Singh D., Tiwari A., Gupta R. Phytoremediation of lead from wastewater using aquatic plants // Journal of Agricultural Technology. – 2012. – Vol. 8, Iss. 1. – P. 1–11.

Yang X. E., Long X. X., Ye H. B. Cadmium tolerance and hyperaccumulation in new Zn-hyperaccumulating plant species (*Sedum alfredii* Hance) // Plant Soil. – 2004. – Vol. 259. – P. 181–189.

Parfenova A. E. Phytoremediation of soil covers contaminated with heavy metal salts. Analytical review // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 64–73.

The ways of intake and distribution of heavy metals (HM) salts into the plant organism are analyzed as a part of the analytical review. It is found that the main flow goes through symplast: through the processes of active and passive transport. A part of HM penetrates at the apoplast level and is accumulated in the root system. Through symplast and apoplast pathways, HM can reach the basal zones of the root, penetrate into the central cylinder and spread with a transpiration current of HM through the aboveground plant organs. The foliar pathway can complement the entry of HM into the plant. It depends on the content of HM in precipitation, aerosols and dust particles. The stability of HM hyperaccumulating plants can be determined by the reservation of a significant part of HM in the apoplast, binding HM by a group of chelating agents, and the accumulation of HM in metabolically inert organs. Annual and perennial herbs are actively used for phytoremediation purposes (about 22 families). Plants that actively accumulate Ni (about 75 %) clearly dominate among them. Accumulation of Zn, Co, Cu, Cd and Pb is typical for a limited number of species. Currently, more than 400 hyperaccumulator species are identified. The number of woody plants accumulating a wide range of HM is also limited due to their selectivity in the accumulation of HM in the leaf mass. Most species accumulate Fe, Pb, Cr, Mn cations. There are no obvious hyperaccumulators of HM among them.

Key words: soil, heavy metals, plants, phytoremediation.

Поступила в редакцию 27.03.23

Принята к печати 29.04.23

УДК 594.382:591.4

Морфологическое разнообразие и идентификация видов крымских Geomitridae (Gastropoda: Pulmonata)

Леонов С. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
leo-zoology@yandex.ru

Рассмотрены и проиллюстрированы конхологические и анатомические особенности крымских Geomitridae, приведены краткие сведения об их распространении и биотопической приуроченности. Показано, что надёжная дифференциация по раковине возможна для *Xeropicta krynickii*, отличающейся от всех прочих крымских представителей семейства узким эксцентрическим пупком, сквозь который видно меньше одного оборота, а также для форм *Helicopsis filimargo* с килем на периферии или ребристыми раковинами. В остальных случаях для уверенной идентификации желательны привлечение анатомических признаков: при сходстве раковин *Xeropicta derbentina* отличается от *Helicopsis filimargo* наличием придатка пениса, а *Ceruellea virgata* отличается от двух этих видов наличием всего одной пары стилофоров.

Ключевые слова: *Helicopsis filimargo*, *Xeropicta derbentina*, *Xeropicta krynickii*, *Ceruellea virgata*, морфология, идентификация, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы значительно изменились взгляды на систематику моллюсков, обсуждаемых в настоящей работе. До недавнего времени большинство специалистов включали их в состав семейства Nugromiidae Tryon, 1866, однако предпринятая авторским коллективом (Razkin et al., 2015) ревизия показала, что это семейство полифилетическое и нуждается в изменении подхода к систематике. В ситуации с крымскими моллюсками это привело к разделению исходного «семейства» на две группы: 3 вида остались в составе Nugromiidae, а остальные вошли в состав семейства Geomitridae Boettger, 1909. Это разделение выглядит вполне логично и без привлечения генетических методов, использованных в ревизии, но даже просто при взгляде на раковины, не говоря уже об особенностях анатомии, – у крымских Nugromiidae стенки раковин относительно тонкие, просвечивающие, у Geomitridae – толстые обызвествлённые. До момента разделения в Крыму было зарегистрировано 7 видов (3 рода) (Леонов, 2009), попавших во вновь выделенное семейство: *Ceruellea virgata* (Da Costa, 1778); *Helicopsis dejecta* (Cristofori et Jan in Rossmässler, 1838); *Helicopsis filimargo* (Krynicky, 1836); *Helicopsis paulhessei* (Lindholm, 1936); *Helicopsis retowskii* (Clessin, 1883); *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1833); *Xeropicta krynickii* (Krynicky, 1836), один из которых – *H. paulhessei* – был сведён Н. В. Гураль-Сверловой (2012) в синонимы *H. retowskii*.

Очень хорошо различимые по анатомическим признакам представители трех этих разных родов часто бывают очень похожи по конхологическим признакам: некоторые формы *H. dejecta* неотличимы от *X. derbentina*, также весьма изменчивая *C. virgata* окраской и формой раковины иногда походит на некоторые формы в пределах рода *Xeropicta* Monterosato, 1892. Сложности добавляет то, что все эти виды имеют сходные биотопические предпочтения и довольно часто встречаются совместно.

Несмотря на высокое разнообразие в форме, скульптуре, окраске раковины (рис. 1) и хорошо заметные отличия по всем этим признакам у крайних морф, существенные проблемы всегда возникали при дифференциации видов в пределах рода *Helicopsis* Fitzinger, 1833 ввиду того, что между ними существует практически градиентный переход без выраженной границы. Анатомически эти морфы также не демонстрируют явно выраженных различий



Рис. 1. Разнообразие формы, скульптуры и окраски раковины *Helicopsis filimargo* *a* – Качи-Кальон (Бахчисарайский район); *b* – Мангуп (Бахчисарайский район); *c* – Белая скала (Белогорский район); *d* – Севастополь; *e* – Беседка Ветров (Крымский природный заповедник, сбор В. Н. Попова); *f* – Севастополь (сбор М. М. Бескаравайного); *g* – Эски-Кермен (Бахчисарайский район). Все изображения в одном масштабе.

(Сверлова, 2012; Леонов, Шачнева, 2013). Не было найдено и достаточных для разделения на виды генетических оснований (Balashov et al., 2020), в результате чего все эти разнообразные формы оказались ярким примером внутривидового полиморфизма, и авторы указанного исследования обосновали сведение упомянутых видов *Helicopsis* в синонимы *H. filimargo*, упростив, в некотором смысле, проблему идентификации.

Цель настоящего исследования – оценить разнообразие крымских сухопутных моллюсков семейства Geomitridae, выявить и предложить относительно надежные родовые и видовые конхологические и анатомические признаки их идентификации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы коллекции кафедры экологии и зоологии Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Всего проанализировано более 200 выборок (свыше 1500 экз.) за период с 1913 по 2022 год, включающих Geomitridae со всей территории Крымского полуострова. Промеры раковин и вскрытие проводились по традиционным методикам (Шилейко, 1978).

Для изучения строения раковин и половой системы использован бинокулярный микроскоп МБС-10. Фотосъемка в природе производилась с использованием фотоаппаратов Olympus Camedia C-5050 Zoom, Canon EOS 350D с объективом EF-S 18-55mm f/3.5-5.6, Canon EOS 650D с объективом Canon EF-S 18-135mm f/3.5-5.6 IS STM, удлинительными кольцами Kenko DG Extension Tube, Canon EOS 5D Mark II с макрообъективом Tokina Macro 100 mm F2.8 D AT-X PRO, с предустановкой баланса белого в соответствии с особенностями естественного освещения. Фотосъемка в лабораторных условиях производилась на нейтральном белом фоне с масштабным отрезком миллиметровой шкалы с помощью фотоаппаратов Canon EOS 650D, Canon EOS 5D Mark II с использованием макрообъектива Tokina Macro 100 mm F2.8 D AT-X PRO, объектива Canon EF 50mm f/1.8 STM. При съемке баланс белого устанавливался автоматически или по соответствующим значениям осветительных приборов.

Все иллюстрации оригинальны, приводимые на иллюстрациях экземпляры собраны (исключения отмечены в подписи к рисунку 1) и определены автором с использованием конхологических и анатомических признаков.

При описании отдельных видов рассмотрены в первую очередь признаки, которые важны для их дифференциации, а также их распространение и местообитания; с более детальными описаниями можно ознакомиться в имеющихся источниках (Шилейко, 1978; Балашов, 2016 и др.).

В тексте использованы следующие сокращения: ВР – высота раковины, ПП – придаток пениса, ПС – половая система, С – стилофоры, ЧО – число оборотов, ШР – ширина раковины.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности внешнего и внутреннего строения крымских Geomitridae отражены на рисунках 1–5. Наиболее важные диагностические признаки использованы при составлении приводимой ниже определительной таблицы. Дополнительные сведения приводятся в описании отдельных видов.

Определительная таблица крымских Geomitridae

- 1 (2). Пупок эксцентрический, сквозь него видно не более 2/3 предпоследнего оборота (рис. 3*d*).....*Xeropicta krynickii*
 2 (1). Сквозь пупок полностью виден по крайней мере один предпоследний оборот.
 3 (4). Присутствует скульптура в виде радиальных рёбрышек. По периферии раковины часто проходит хорошо выраженный киль или периферия имеет угловатый вид.....*Helicopsis filimargo*



Рис. 2. Разнообразие формы, скульптуры и окраски раковины *Xeropicta* и *Cerņuella*
a – *Xeropicta derbentina* (окрестности с. Белоглинка, Симферопольский район); *b* – *X. derbentina* (Гаспра, Ялта); *c* – *Cerņuella virgata* (Никита, Ялта); *d* – *X. krynickii* (Казантипский природный заповедник). Все изображения в одном масштабе.

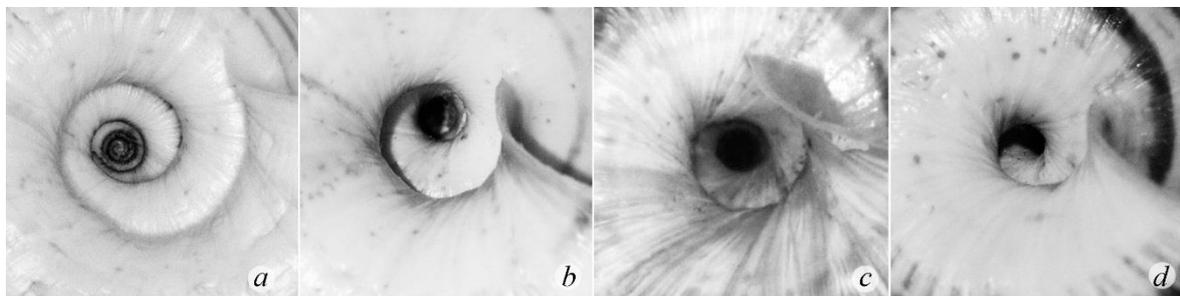


Рис. 3. Форма пупка раковины
a – *Helicopsis filimargo*; *b* – *Xeropicta derbentina*; *c* – *Cerņuella virgata*; *d* – *X. krynickii*.

4 (3). Раковина гладкая или с радиальной исчерченностью. Киль на раковине не выражен.
 5 (8). Стилофоров – 4* (рис. 4 a, b). Пупок широкий, обычно не менее 1/5–1/4, редко 1/6 ширины раковины.

6 (7). Пенис с придатком (рис. 4b). Сквозь пупок обычно видно до 1,5 предпоследних оборотов. Спиральные полосы, если есть, довольно часто распадаются на серии пятен. Губа чаще белая, иногда розовато-коричневая, относительно слабо выражена. Радиальные морщины обычно расположены не очень равномерно, часто раковина почти гладкая *Xeropicta derbentina*

7 (6). Пенис без придатка (рис. 4a). Сквозь пупок может быть видно больше 1,5 предпоследних оборотов. Спиральные полосы, если есть, чаще бывают непрерывными. Губа может быть выражена в разной степени, чаще белая. Раковина обычно имеет относительно равномерную радиальную исчерченность, но бывает и гладкая *Helicopsis filimargo*

8 (5). Стилофоров – 2 (рис. 4c). Пупок относительно узкий, его ширина составляет примерно 1/6 ширины раковины. Сквозь него видно обычно 1, реже 1,5 предпоследних оборота. Пигментация раковины обычно хорошо выражена, окраска очень разнообразна, но встречаются и слабо пигментированные раковины. Губа часто бывает окрашена в розоватый или бурый цвет, хорошо выражена. Раковина имеет относительно равномерную радиальную исчерченность *Ceruellia virgata*

Эколого-морфологическая характеристика видов

Helicopsis filimargo (рис. 1; 3a; 4a; 5 a, b). Раковина очень изменчива по размерам, форме и скульптуре, белая или светло-серая со спиральными полосами или без пигментации. Пупок широкий, часто развернутый перспективный, 1/3–1/6 ШР. Для юго-западной части Крымского полуострова характерны довольно крупные раковины с низким завитком и

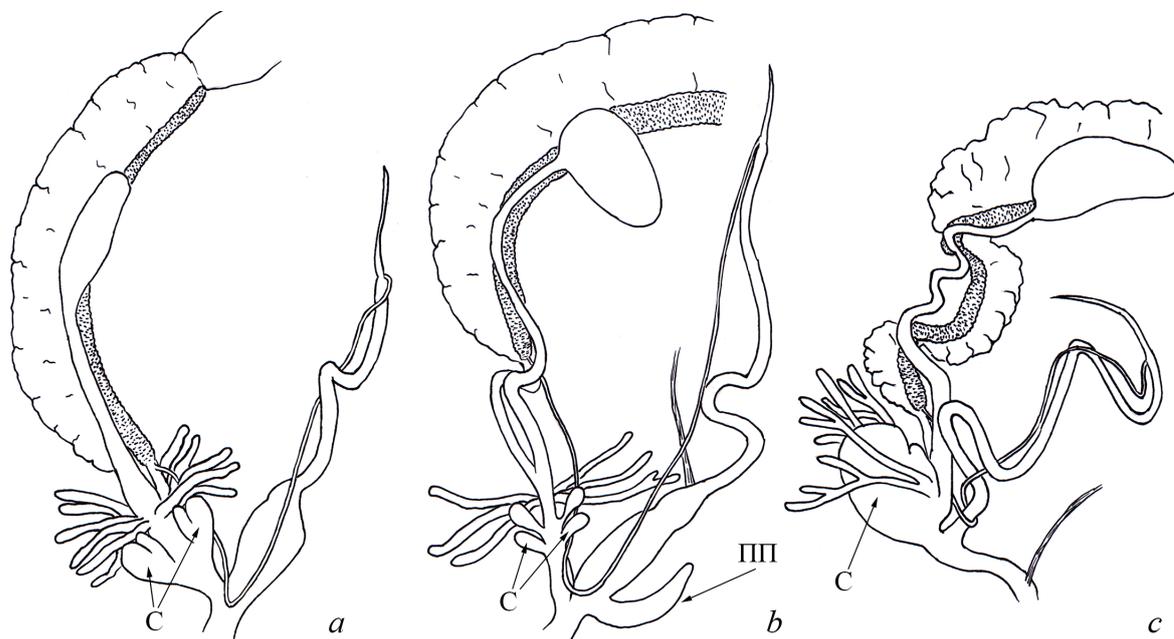


Рис. 4. Строение половой системы
 a – *Helicopsis filimargo* (Симферополь); b – *Xeropicta derbentina* (Гаспра, Ялта); c – *Ceruellia virgata* (Никита, Ялта). С – стилофоры, ПП – придаток пениса.

* Дальнейшее определение только по признакам раковины не всегда достоверно, а иногда – невозможно, поэтому для идентификации привлечены особенности строения половой системы.

хорошо выраженным килем или угловатыми очертаниями периферии с относительно слабо выраженной радиальной скульптурой. В горах и на ЮБК чаще встречаются небольшие умеренно или сильно скульптурированные (ребристые) раковины, киль выражен в разной степени, завиток относительно высокий. В степи чаще встречаются раковины с относительно слабо выраженной скульптурой, иногда почти гладкие, с округлыми очертаниями периферии. Встречаются популяции, в которых представлены разные по форме и скульптуре раковины. ЧО 5–6; ВР 5–11 мм; ШР 7–20 мм. ПС: стилофоров 4, наружные (нижние) стилофоры крупнее внутренних. Встречается практически по всей территории полуострова, предпочитает открытые биотопы, в жаркую погоду обычно не образует массовых скоплений, прячется в дернине, под камнями. Высоко в горах выше вероятность встретить *H. filimargo*, чем других представителей семейства.

Xeropicta derbentina (рис. 2 a, b; 3b; 4b; 5 d, e). Раковина чаще низко-коническая, но иногда завиток может быть довольно высоким (рис. 2a, верхний ряд по центру), белая или светло-серая, однотонная или с коричневыми спиральными полосами, которые могут распадаться на серии пятен. Скульптура представлена относительно слабой неравномерной радиальной исчерченностью, часто раковина выглядит практически гладкой. Губа слабо выражена, чаще всего белая. Пупок довольно широкий, около 1/4–1/6 ШР, сквозь него видны 1–1,5 предпоследних оборота. ЧО 5–5,5; ВР 8–12 мм; ШР 14–20 мм; ПС: стилофоров 4, они примерно одинаковые по размерам, вытянутые и по форме приближаются к булавовидным; имеется придаток пениса. Встречается практически по всей территории полуострова, предпочитает открытые биотопы, в жаркую погоду образует скопления на листьях травянистых растений и кустарников, заползает на стены, заборы, столбы.

Xeropicta krynickii (рис. 2d; 3d; 5f). Раковина похожа на раковину *X. derbentina*, но отличается в первую очередь относительно узким эксцентрическим пупком (1/6–1/8 ШР), сквозь который видна только часть предпоследнего оборота, и, как правило, более высоким завитком. ЧО 5–5,5; ВР 7,5–11 мм; ШР 12–18 мм; ПС очень похожа на ПС *X. derbentina*. Распространение, места обитания и экологические особенности примерно такие же как у *X. derbentina*.

Cerनुella virgata (рис. 2c, 3c, 4c, 5c). Раковина от низко-конической до почти шаровидной, белая, светло-серая, иногда с желтоватым или розоватым оттенком. Пигментация очень разнообразна: может быть представлена темными спиральными лентами разной ширины, которые часто распадаются на ряды пятен. Иногда ленты сливаются, формируя почти полностью коричневые раковины. Губа в устье может быть белая, серая, коричневая или розоватая. Скульптура представлена относительно равномерно расположенными радиальными морщинами. Ширина пупка составляет примерно 1/6 ШР, сквозь пупок видно 1–1,5 предпоследних оборота. ЧО 5–6; ВР 8–15 мм; ШР 12–23 мм; ПС: имеется всего 2 выпуклых стилофора, наружный намного больше внутреннего. Вид является интродуцентом, встречается в основном в приморских городах, особенно часто на ЮБК. Предпочитает открытые биотопы, в жаркую погоду образует скопления на листьях травянистых растений и кустарников, заползает на стены, заборы, столбы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, надёжная дифференциация крымских Geomitridae по раковине возможна для *X. krynickii*, отличающейся от всех прочих крымских представителей семейства узким эксцентрическим пупком, сквозь который видно меньше одного оборота, а также для форм *H. filimargo* с килем на периферии или ребристыми раковинами; в остальных случаях для уверенной идентификации желательны привлечение анатомических признаков: при сходстве раковин *X. derbentina* отличается от *H. filimargo* наличием придатка пениса, а *C. virgata* отличается от двух этих видов наличием всего одной пары слизистых желёз.

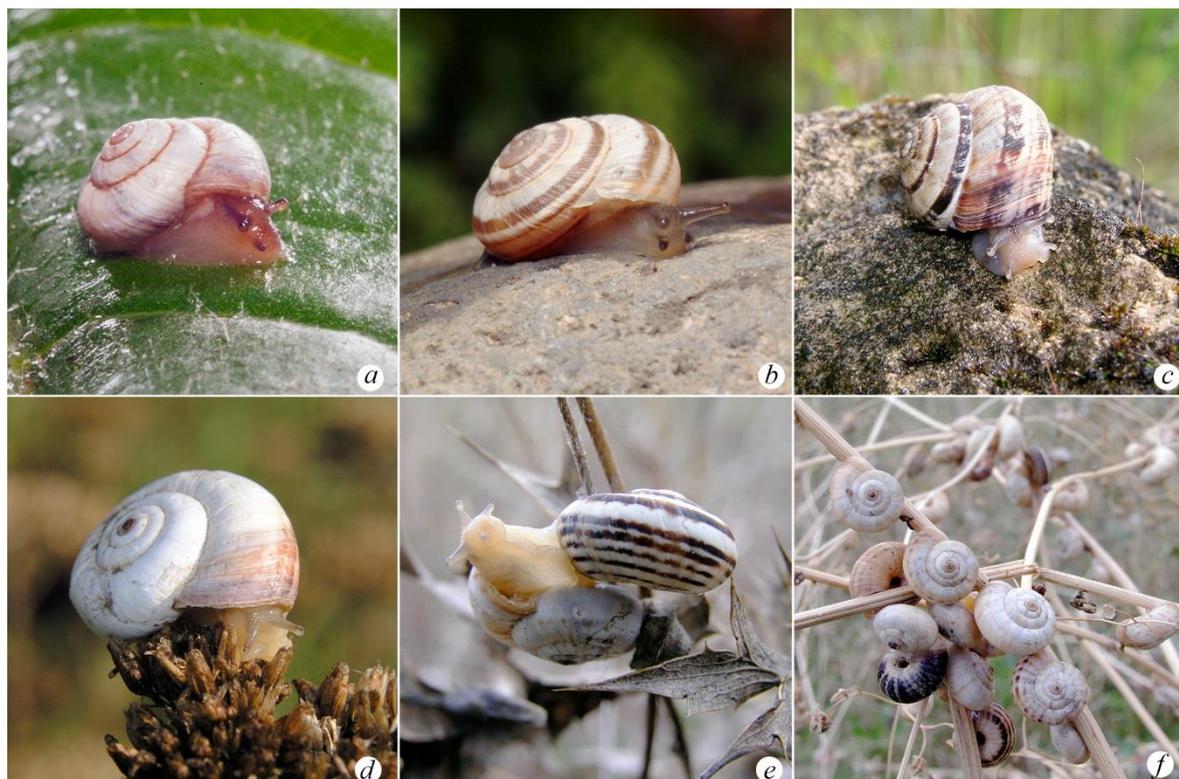


Рис. 5. Крымские Geomitridae в природе
a – *Helicopsis filimargo* (Симферополь); *b* – *H. filimargo* (окрестности с. Донское, Симферопольский район); *c* – *Cernuella virgata* (Никита, Ялта); *d* – *Xeropicta derbentina* (окрестности с. Белоглинка, Симферопольский район); *e* – *X. derbentina* (Гаспра, Ялта); *f* – *X. krynickii* (Никита, Ялта).

Список литературы

- Балашов И. Фауна Украины. Моллюски. Стебельчатоглазые. – Т. 29, Вып. 5. – Киев: Наукова думка, 2016. – 592 с.
- Гураль-Сверлова Н. В. Предварительные результаты анатомического исследования моллюсков рода *Helicopsis* (Hygromiidae) Крыма и Причерноморской низменности // *Ruthenica*. – 2012. – 22, № 1. – С. 15–34.
- Леонов С. В. Наземные моллюски (Mollusca; Gastropoda) Крыма: список видов // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. – 2009. – Вып. 20. – С. 14–19.
- Леонов С. В., Шачнева С. В. Моллюски рода *Helicopsis* (Pulmonata; Hygromiidae) в Крыму // *Материалы научной конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов ТНУ*. – Симферополь: ТНУ, 2013. – С. 20.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Т. 3, вып. 6. – Л.: Наука, 1978. – 384 с.
- Balashov I. A., Neiber M. T., Hausdorf B. Phylogeny, species delimitation and population structure of the steppe-inhabiting land snail genus *Helicopsis* in Eastern Europe // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2020. – Vol. 193. – P. 1108–1125.
- Razkin O., Gómez-Moliner B. J., Prieto C. E., Martínez-Ortí A., Arrébola J. R., Muñoz B., Chueca L. J., Madeira M. J. Molecular phylogeny of the western Palearctic Helicoidea (Gastropoda, Stylommatophora) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2015. – Vol. 83. – P. 99–117.

Leonov S. V. Morphological diversity and species identification of Crimean Geomitridae (Gastropoda: Pulmonata) // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 74–81.

The conchological and anatomical features of the Crimean Geomitridae are considered and illustrated, brief information about their distribution and biotopic confinement is given. It is shown that reliable differentiation by shell is possible for *Xeropicta krynickii*, which differs from all other Crimean representatives of the family by a narrow eccentric navel, through which less than one revolution is visible, as well as for the forms of *Helicopsis filimargo* with a keel on the periphery or ribbed shells. In other cases, it is recommended to involve anatomical features for reliable identification: with the similarity of shells, *Xeropicta derbentina* differs from *Helicopsis filimargo* by the presence of a penis appendage, and *Cerņuella virgata* differs from these two species by the presence of only one pair of stylophores.

Key words: *Helicopsis filimargo*, *Xeropicta derbentina*, *Xeropicta krynickii*, *Cerņuella virgata*, morphology, identification, Crimea.

Поступила в редакцию 02.05.23

Принята к печати 12.05.23

УДК 502.75:574.47: 581.5

Эколого-геологические системы тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр (Якутия)

Королёв В. А., Балыкова С. Д.

*Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Москва, Россия
va-korolev@bk.ru, sbalykova@yandex.ru*

В настоящей статье, основанной на результатах собственных полевых исследований в Центральной Якутии и опубликованных данных, рассмотрены особенности эколого-геологических систем тукуланов на примере двух схожих песчаных массивов Махатта и Кысыл-Сыр, расположенных в бассейне реки Виллой (Центральная Якутия) с учетом целей и задач инженерно-экологических исследований и инженерно-экологических изысканий. Авторами показано, что эколого-геологические системы тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр представляют собой типичные для Центральной Якутии уникальные природные песчаные образования, абиотические и биотические компоненты которых обладают специфическими особенностями. Песчаные литотопы эколого-геологические системы тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр имеют длительную историю формирования (30–40 тыс. лет), син- и эпикриогенный генезис, отличаются сложным строением, специфическими формами рельефа и парагенезом развитых в их пределах современных геологических процессов: эоловых, склоновых и криогенных, что находит своё отражение на биотических компонентах данных систем. Особенности биотических компонентов, указанных эколого-геологические системы (микробоценозы, фито- и зооценозы) полностью обусловлены климатическими условиями и литотопами, представленными массивами песчаных грунтов. Выявленные особенности необходимо учитывать в первую очередь при инженерно-экологических исследованиях и инженерно-экологических изысканиях на тукуланах.

Ключевые слова: экосистема, эколого-геологическая система, тукулан, эколого-геологические особенности, литотоп, эдафотоп, микробоценоз, фитоценоз, зооценоз, Якутия.

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-геологическая система (ЭГС) представляет собой часть экосистемы, образованной абиотическими компонентами (литотопом – массивом грунтов, как литогенной основой ЭГС и эдафотопом – почвами) и биотическими компонентами (микробоценозом, фитоценозом и зооценозом), взаимосвязанными и взаимообусловленными между собой (Трофимов, 2009; Королёв, Трофимов, 2022). Особенности ЭГС, сформировавшихся на различных литотопах, изучены недостаточно. В частности, слабо изучены особенности литотопов тукуланов – уникальных и специфических песчаных образований, широко распространенных во многих регионах Сибири.

Цель настоящей работы – охарактеризовать особенности ЭГС тукуланов на примере двух схожих песчаных массивов Махатта и Кысыл-Сыр, расположенных в бассейне реки Виллой, для целей инженерно-экологических исследований и инженерно-экологических изысканий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы легли материалы полевых исследований авторов в 2018 году в Центральной Якутии, а также опубликованные данные.

Песчаные массивы Махатта и Кысыл-Сыр расположены в среднем течении реки Виллой примерно в 40 километрах друг от друга и характеризуются схожими особенностями строения толщ, рельефа, состава пород (рис. 1, 2).

Тукулан Махатта расположен в 10 км выше поселка Кысыл-Сыр и простирается вглубь на 25 км от левобережья реки Виллой. Гипсометрическая поверхность тукулана полого

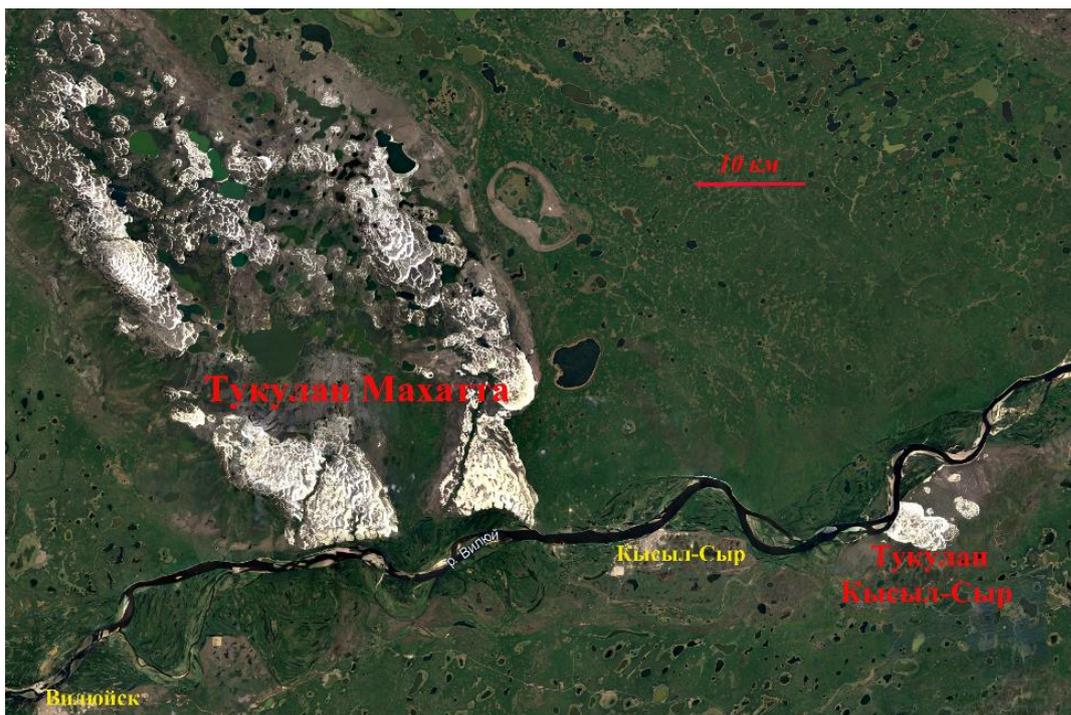


Рис. 1. Расположение тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр (Космоснимок..., 2023)

повышается от реки в сторону водораздела от 90 до 160 м над ур. м. Махатта относится к самым крупным незакрепленным дюнным массивам, его площадь превышает 400 км² (Галанин и др., 2016). Естественные обнажения эоловых песков приурочены к бортам эрозионных понижений.

Кысыл-Сырский тукулан образует поверхность первой надпойменной террасы высотой 30–36 м правобережья реки Вилюй в 30 км ниже поселка Кысыл-Сыр. В морфологическом отношении тукулан асимметричен: северная и западная его части более высокие и имеют абсолютные отметки до 116 м, южная и восточная части – 85–90 м. Длина массива составляет около 6 км, ширина – до 4 км, площадь 14 км². Естественное обнажение представляет собой речной обрыв протяженностью около 3 км (Павлова и др., 2015).

Рельеф песчаных массивов Махатта и Кысыл-Сыр характеризуется наличием эоловых форм, свойственных «классическим» пустыням – системы гряд, бугров и дюн чешуевидных параболических, реже серповидных и копьевидных разных порядков высотой до 15–20 м (см. рис. 2). На бровке берегового обрыва Кысыл-Сырского тукулана развита накидная дюна протяженностью более 2 км. В срединной части тукулана Махатта встречаются также продольные и поперечные дюны. Средняя длина элементарных дюн варьирует от 100 до 150 м, высота бровок 3–6 м. На тукулане Махатта встречаются дюны длиной до 250 м, а высота превышает 20 м. Наветренный склон активных дюн пологий (12–15°) и чаще всего полностью лишен растительного покрова. Подветренный склон элементарных дюн более крутой, осыпающийся, близок к углу естественного откоса (25–30°).

Ширина котловин выдувания составляет в среднем от 50 до 150 м (редко до 300 м), глубина достигает 6–10 м. Поверхность их покрыта крупным песком и гравием, лишена растительного покрова. Обнаженные пески по площади превышают закрепленную растительностью поверхность (например, для тукулана Кысыл-Сыр лишь около 10 %). Микрорельеф более низких порядков представлен формами от нескольких сантиметров до 10 м: знаки эоловой ряби, эолово-биогенные бугры диаметром до 7–8 м и высотой 3–4 м, формирующиеся в результате аккумуляции песка кустарниковыми формами березы, тополя, ивы, кедрового стланика (Павлова и др., 2015).



Рис. 2. Литотопы тукуланов

a, b – Махатта; *c, d, e* – Кысыл-Сыр (фото: *a, c, d* – С. Д. Балыковой; *b, e* – А. А. Галанина).

Указанные тукуланы изучались в ходе маршрутных исследований в полевые сезоны 2018–2019 годов, а также в последующие периоды камеральных работ 2020–2022 годов. Основными методами полевых исследований были натурные наблюдения за абиотическими

и биотическими компонентами эколого-геологических систем с их документированием, а также опытные испытания песков на обнажениях и в горных выработках, закладываемых по профилям. В результате этого удалось оценить изменчивость песчаных отложений тукуланов по разрезам и выявить их геологические особенности. В камеральный период осуществлялась систематизация собранного материала, анализ отобранных образцов песков, определение видового состава отмеченных растений и животных. Минеральный состав песков изучался с помощью рентгеновского дифрактометра¹.

Всё это позволило в итоге получить обобщенные данные по эколого-геологическим особенностям изучаемых тукуланов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Литотопы песчаных массивов Махатта и Кысыл-Сыр

История формирования описываемых тукуланов за последние 40 тыс. лет представляется следующей (Павлова и др., 2017):

- 1) в позднем плейстоцене началось и произошло активное развитие указанных тукуланов;
- 2) в раннем голоцене – начале среднего голоцена оно сменилось постепенным затуханием их формирования;
- 3) около 2500 л. назад началась новая фаза развития изучаемых тукуланов, которая продолжается и по настоящее время.

Строение песчаных толщ тукуланов изучалось в бортах термоэрозионных цирков (тукулан Махатта) и в уступе террасы реки Вилюй (тукулан Кысыл-Сыр). Полевое описание и опробование разрезов показало, что строение толщ неоднородно, представлено пачками песков различного генезиса и возраста, но в целом идентично для обоих тукуланов (рис. 3) (Галанин и др., 2018):

– в основании толщи залегает пачка позднеплейстоценовых (каргинский термохрон) переслаивающихся пакетов косо- и горизонтально-слоистых среднезернистых песков с прослоями супесей, с тонкими линзами мелкого гравия; венчает аллювиальный горизонт слой тонкослоистых темно-серых до сизого пылеватых супесей (пойменно-старичная фация, в разрезах тукулана Махатта также описана болотная фация, представленная торфом мощностью до 0,7 м) с примесью рассеянной органики и тонкого растительного детрита; видимая мощность аллювия до 15 м;

– на аллювиальных песках залегают позднеплейстоценовые (сартанский криохрон) перекрестно-слоистые светло-желтые с охристым оттенком среднезернистые эоловые пески мощностью до 15–20 м;

– разделяет две пачки эоловых песков хорошо выдержанный горизонт погребенной почвы, свидетельствующий о продолжительном периоде практически полного закрепления дюнного массива; по данным радиоуглеродных датировок проб из данного горизонта закрепление массивов тукуланов происходило на протяжении бореального оптимума голоцена 9–3,5 тыс. лет назад;

– верхний горизонт голоценовых незакрепленных светло-желтых и светло-серых эоловых песков характеризуется переменной мощностью – от 0 до 20 м; горизонт характеризуется более резкой перекрестной слоистостью;

– для голоценовой толщи эоловых песков характерно большое количество вертикально погребенных стволов деревьев, невыдержанных прослоев слаборазвитых почв с многочисленными углями;

¹ Рентгенодифракционный анализ порошковых препаратов проводился при помощи рентгеновского дифрактометра ULTIMA-IV фирмы Rigaku (Япония), приобретенного за счет средств «Программы развития Московского университета имени М.В. Ломоносова».

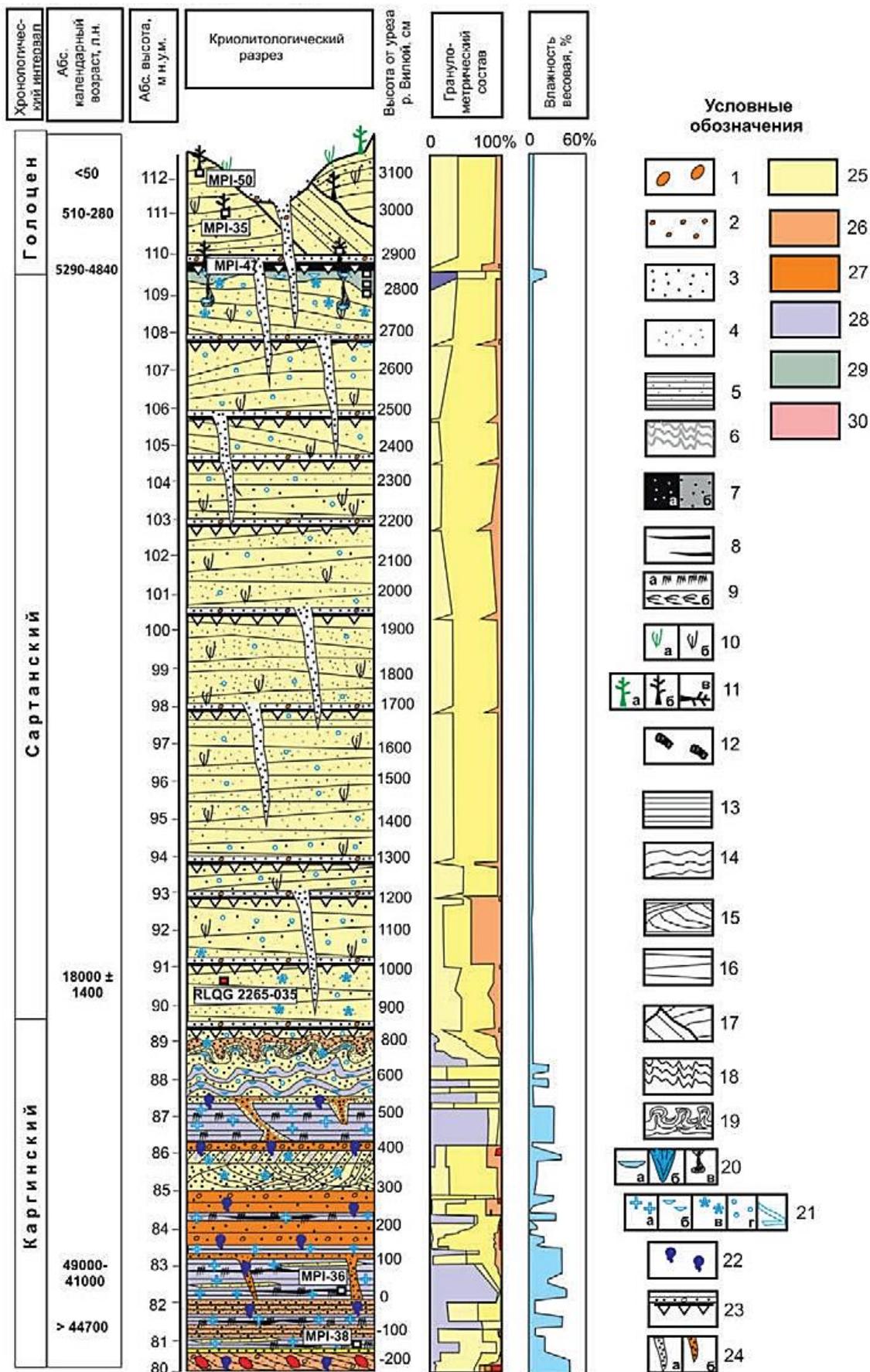


Рис. 3. Строение и возраст криогенно-эоловых отложений тукулана Кысыл-Сыр в нижнем течении реки Вилюй (Галанин и др., 2015)

Литология (1–12): 1 – галька; 2 – гравий; 3 – крупный песок; 4 – мелкий песок (супесь); 5 – ил (суглинок); 6 – гумусированные прослой суглинка; 7 – гумус с примесью песка (а) и песок с примесью гумуса (б); 8 – прослой и линза растительного детрита; 9 – кустарничковый (а) и травянистый (б) торф; 10 – живые (а) и вертикально погребённые стебли и куртины злаков (б); 11 – живые (а) и ископаемые (б, в) деревья: б – вертикально захороненные, в – горизонтально захороненные; 12 – уголь и фрагменты окаменелой древесины тропических видов. Текстуры седиментационные (13–19): 13 – тонкослоистая горизонтальная; 14 – волнистая неравномерно слоистая; 15 – тонкая косослоистая и линзовидная; 16 – неравномерно перекрёстно-слоистая с вариацией толщины элементарных слоев от 1 мм до 30 см; 17 – грубая косослоистая; 18 – плейчатая микротурбированная; 19 – интенсивно криотурбированная диапировая. Крупные включения льда (20): а – тонкие линзы и шпирьы сублимационных льдов; б – вертикальные ледяные жилы полигонального типа; в – мёрзлые грунтовые (суглинисто-гумусовые жилы). Криотекстуры цементирующего льда (21): а – массивная; б – плетенчатая и атакситовая; в – комковатая (сублимационная); г – контактная (сублимационная). Талики (22): талые водоносные горизонты и участки выхода межмерзлотных вод. Прочие элементы: 23 – седиментационные несогласия, поверхности интенсивной дефляции; 24 – сухомёрзлые син- и эпигенетические жилы: а – заполненные кварцевым песком, б – интенсивно ожелезненные (зоны дренажа и загрузки поверхностных вод). Гранулометрический состав грунтов (25–30): 25 – гравий, мелкая галька (> 2 мм); 26 – гравелистый песок (1–2 мм); 27 – крупный песок (0,5–1,0 мм); 28 – средний песок (0,50–0,25 мм); 29 – мелкий песок (0,25–0,10 мм); 30 – супесь, суглинок, глина (< 0,1 мм).

– для всех эоловых песков характерно наличие нескольких порядков слоистости, обусловленных сезонной микрослоистостью (зимние и летние слойки), микродефляционными несогласиями (чередование периодов дефляции с аккумуляцией) и перекрёстно-слоистыми структурами; слоистость обусловлена дифференциацией материала по гранулометрическому и/или минеральному составу; мощность отдельных слойков, как правило, не превышает первых сантиметров (рис. 4).

У оснований тукуланов, в бортах откосов и в днищах термоэрозионных цирков, залегают отложения, формирующиеся за счет осыпания и суффозионного выноса материала из песчаных толщ и дальнейшего его перемывания талыми, дождевыми и родниковыми водами. Мощность этих песчаных образований от нескольких см до 2–2,5 м (пролювиальные террасы). Строение отложений горизонтально-слоистое, обусловленное сезонностью их формирования. Пески характеризуются высокой влажностью, а залегающие в днищах термоэрозионных цирков – обводнены.

Геофизические и геотермические исследования массивов тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр (Шепелев, 2011) показали наличие сложных мерзлотно-гидрогеологических условий этих толщ, наличие внутри них системы межмерзлотных таликов, мощность которых составляет 25–30 м, иногда превышает 40–60 м (рис. 5).

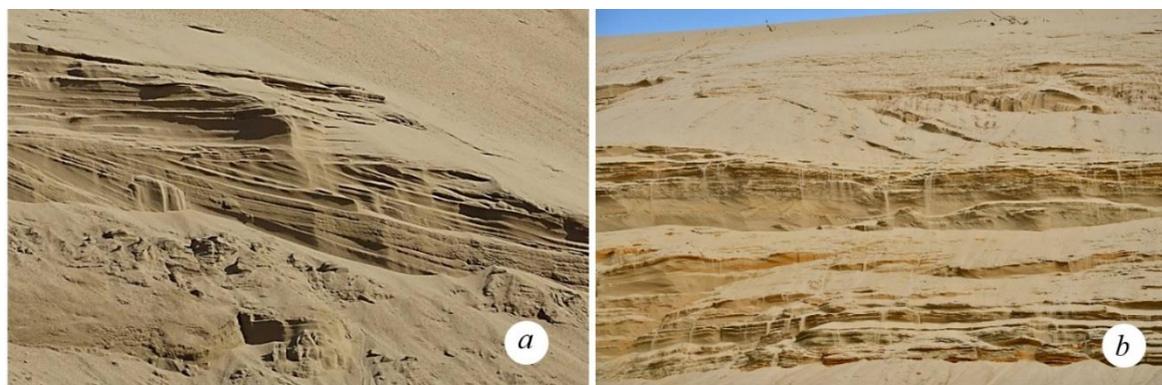


Рис. 4. Косослоистая и параллельная слоистость эоловых песков

а – в толще тукулана Махатта (фото А. А. Галанина); б – в толще тукулана Кысыл-Сыр (фото С. Д. Балыковой).

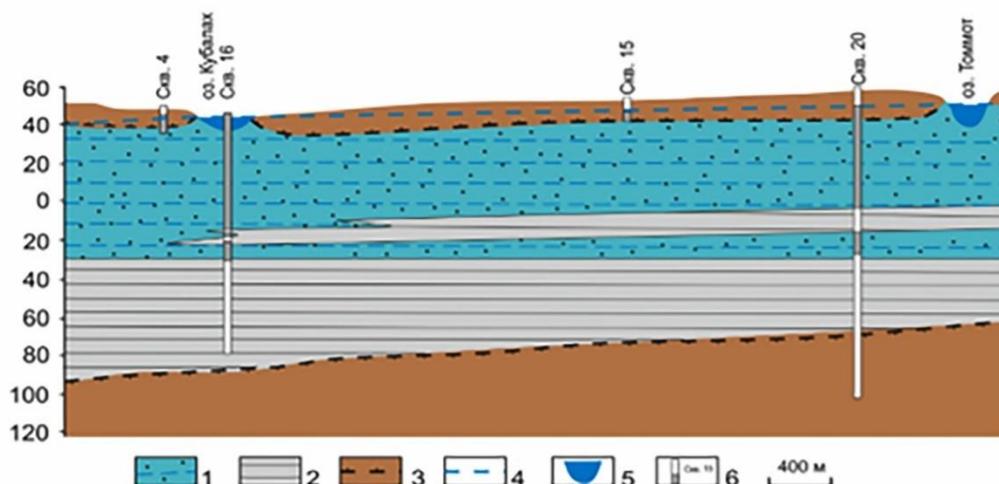


Рис. 5. Мерзлотно-гидрогеологический разрез массива Махатта (Шепелев, 2011)
 1 – пески водоносные; 2 – литологические водоупоры; 3 – мерзлые горные породы и границы их распространения; 4 – уровень надмерзлотно-межмерзлотных подземных вод; 5 – озерные котловины; 6 – скважины.

Разгрузка межмерзлотных вод из толщ тукулана Махатта происходит в термоцирках, в основании берегового обрыва тукулана Кысыл-Сыр – в виде подземных источников с видимым дебитом 3–4 л/с каждый, некоторые из них фонтанируют в виде грифонов высотой до 30–40 см (рис. 6). В центре тукулана Махатта в долине ручья Мугур-Тарын известен круглогодичный источник с дебитом около 760 л/с. Воды холодные (температура близка к 0 °С), желтоватого цвета, имеют выраженный железистый вкус и сероводородный запах, гидрокарбонатные магниевые-кальциевые с минерализацией 20–40 мг/л. Отмечается повышенное содержание в подземных водах кремнекислоты – до 36 мг/л (Шепелев, 1976, 2011).



Рис. 6. Участки разгрузки межмерзлотных подземных вод в термоцирке в основании тукуланов Махатта (а) и Кысыл-Сыр (b) (фото С. Д. Балыковой)

Температурное поле толщ рассматриваемых тукуланов также характеризуется рядом особенностей (Галанин и др., 2018): 1) температурный режим дюнных массивов кардинально отличается от других типов мерзлых грунтов в прилегающих ландшафтах; 2) на подошве слоя годовых теплооборотов (СГТ) температура составляет 0...–1 °С, в то время как за пределами дюнных массивов эта температура варьирует от –2,5 до –7 °С; 3) мощность СГТ в пределах дюнных массивов составляет менее 5 м и практически совпадает с мощностью деятельного слоя; это в 2–2,5 раза меньше по сравнению с другими типами криолитогенных образований

региона; 4) максимальные температуры в приповерхностном слое на глубине 5 см достигают значений $+51,2\text{ }^{\circ}\text{C}$, а минимальные – до $-40,8\text{ }^{\circ}\text{C}$; 5) максимальная годовая амплитуда (до $90\text{ }^{\circ}\text{C}$) наблюдалась на поверхности незакрепленных дюн; минимальная годовая амплитуда поверхности ($65\text{--}70\text{ }^{\circ}\text{C}$) характерна для закреплённых массивов.

Среди криогенных текстур преобладают сублимационные, представляющие собой изморось, формирующуюся в результате конденсации водяного пара на поверхности зерен и в порах в пределах слоя годовых теплооборотов. Среди сублимационных криотекстур наиболее распространены контактная и тонкошлифовая, реже комковатая. Тонкошлифовая криотекстура представлена тонкими горизонтальными прослойками и пленками льда толщиной не более 0,5 мм, разделенными прослоями (1–5 см) сухомерзлого (морозного) песка. Пески аллювиального горизонта имеют массивную криотекстуру и является водоупором (Галанин и др., 2018).

По минеральному составу незакрепленные пески тукулана Махатта отнесены к кварцевым, закрепленные и все пески Кысыл-Сырского тукулана – к полевошпатово-кварцевым. Содержание кварца составляет 60–96 %, полевых шпатов для песков тукулана Махатта до 15 %, Кысыл-Сырского массива – 15–36 %, при этом в первом случае это калиевые полевые шпаты, во втором – и калиевые, и плагиоклазы. Для песков обоих тукуланов отмечено увеличение содержания полевых шпатов с глубиной. Другие минералы – гидрослюды, смешанослойные, каолинит, кальцит, тяжелые минералы (гранаты, эпидот, роговая обманка, циркон, пироксены, ильменит, ставролит) – присутствуют в виде примесей – не более 2 % (Харламова, Балыкова, 2019). Количественное соотношение содержания основных минералов в эоловых позднеплейстоценовых песках и аллювиальных песках каргинского времени, являющихся одним из источников формирования первых, в целом сохраняется. Характерная черта минерального состава аллювиальных пеков – высокое содержание биотита, мусковита и хлорита. Существенной дифференциации минерального состава по элементам эолового микро рельефа не выявлено (за исключением ниш выдувания).

За исключением обводненных таликовых зон эоловые пески, развеваемые и закрепленные, характеризуются низкой влажностью и льдистостью (менее 5 %), высокой пористостью. Весовая влажность (льдистость) аллювиальных отложений достигает 20–25 %. Все рассматриваемые эоловые пески являются однородными, хорошо отсортированными и, согласно классификации ГОСТ 25100–2020, относятся к пескам средней крупности, при этом в развеваемых песках преобладает фракция 0,25–0,5 мм, в закрепленных – 0,1–0,25 мм. В целом, отложения Кысыл-Сырского тукулана более дисперсны: пески мелкой фракции в закрепленной толще представлены в виде прослоев мощностью от 0,2 до 1,4 м, среднезернистые – являются вмещающими породами. Содержание частиц пылевато-глинистой фракции не превышает 1 % (Балыкова, Харламова, 2019).

Для эоловых песков тукуланов в целом характерны хорошо и средне окатанные песчаные зерна изометричной формы: преобладают зерна полуокруглой и округлой формы, иногда близкие к сферичной. Поверхность большинства песчаных зерен неровная, ямчатая или бороздчатая. В углублениях на поверхности многих зерен присутствуют остаточные аутигенные образования железистого состава; поверхность зерен песков, залегающих в зонах разгрузки межмерзлотных вод, в том числе находящиеся в настоящее время выше горизонта современной разгрузки, полностью покрыты железистой оболочкой охристого цвета.

Плотность эоловых песков незакрепленных массивов изменяется в диапазоне 1,55–1,69 г/см³, закрепленных повышается до 1,74 г/см³.

Среди экзогенных геологических процессов на территории тукуланов наибольшее развитие получили дефляция и эоловая аккумуляция. По наблюдениям В. В. Черных, тукуланы активно двигаются. Так, скорость передвижения песков Кысыл-Сырского массива составляет около 5–8 м/год (Урбан и др., 2013). Пески наступают на лесные массивы, постепенно засыпая хвойные леса. На поверхности незакрепленных котловин иногда наблюдаются вертикально стоящие и поваленные мертвые деревья, обнаженные в результате дефляции горизонты пней.

На крутых склонах береговых обрывов и бортов термоцирков развиты осыпи и обвалы, плоскостная эрозия дождевыми и тальными водами. В результате суффозионного выноса песчаного материала местами наблюдается осадка поверхности вышележащей толщи и образование суффозионных воронок и впадин.

В зимний период в результате разгрузки межмерзлотных вод в эрозионных цирках формируются наледи, таяние которых в совокупности с родниковыми водами провоцируют развитие линейной эрозии, вызывающей подмыв оснований склонов тукуланов и углубление днищ термоцирков.

Эдафотопы тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр

Почвенные образования рассматриваемых тукуланов изучались Ю. К. Васильчуком с соавторами (2021). Согласно их исследованиям на хорошо дренированных породах песчаного гранулометрического состава, слагающих вершинные поверхности и пологие склоны надпойменных террас Вилюя (рис. 7) наблюдаются профили дерново-подзолов и дерново-подбуров иллювиально-железистых, для которых характерны одновременное проявление дернового процесса с элювированием железосодержащих частиц из верхней части в нижнюю.

Об активном протекании последнего процесса также говорит наличие в нижних частях профилей этих почв, обогащённых Fe горизонтальных прослоев – псевдофибров. В частности, дерново-подзол иллювиально-железистый языковатый псевдофибровый маломощный песчаный, разрез которого был заложен на вершинной поверхности II надпойменной террасы, имел на глубинах 51–115 см горизонт BFff, на рыжевато-буром фоне которого видны многочисленные узкие более тёмные полосы. А в дерново-подзоле иллювиально-железистом псевдофибровом среднемощном песчаном на пологом склоне II надпойменной террасы на глубинах 30–55 см расположен горизонт BF'ff – белёсо-палевый с горизонтальными рыжими полосами. На вершинной поверхности I надпойменной террасы был вскрыт разрез дерново-подбура иллювиально-железистого оподзоленного среднемощного песчаного, где на уровне признака в горизонтах AYe и BFe проявляется процесс элювирования, даже наблюдается весьма контрастное новообразование, включённое в горизонт почвообразующей породы (Васильчук и др., 2021).

На тукуланах Махатта и Кысыл-Сыр в разных частях наблюдаются выходы погребенных почв (рис. 8).

Значения pH почв тукулана Махатта варьируют в пределах от 2,81 до 7,61 (Васильчук и др., 2021). Реакция среды от сильноокислой до нейтральной. Для большей части почв характерно монотонное распределения значения pH, при этом наиболее часто встречаются значения pH в районе 5–6, что соответствует слабоокислой реакции среды. Более кислая реакция характерна для горизонтов с высоким содержанием органического вещества и болотных почв, формирующихся в понижениях и таликах.

Микробо- и фитоценозы песчаных массивов Махатта и Кысыл-Сыр

Микробные сообщества указанных тукуланов пока изучены недостаточно. В видовом отношении они довольно бедны и представлены в основном цианобактериями, низшими микроскопическими грибами и водорослями. Биомасса микробных сообществ рассматриваемых тукуланов распределена неравномерно: наименьшее количество характерно для незакрепленных песчаных участков возвышенностей, а наибольшее – для закрепленных частей тукуланов и заболоченных участков понижений.

Фитоценозы песчаных массивов Махатта и Кысыл-Сыр относятся к Вилуйскому округу Центрально-Якутской среднетаежной подпровинции подзоны среднетаежных лесов и

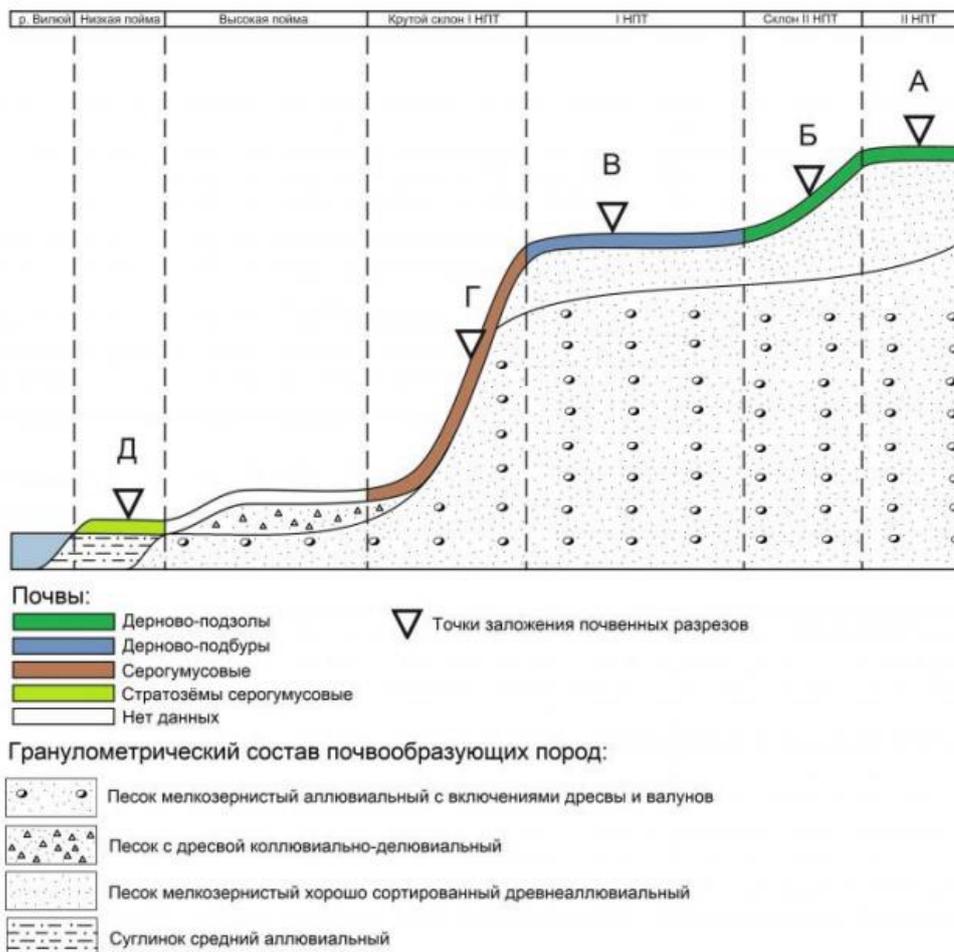


Рис. 7. Почвенная catena тукулана Махатта на левом берегу реки Вилой (Васильчук и др., 2021)

А – дерново-подзол иллювиально-железистый языковатый псевдофибровый маломощный песчаный на песчаных древнеаллювиальных отложениях; Б – дерново-подзол иллювиально-железистый псевдофибровый среднемощный песчаный на песчаных древнеаллювиальных отложениях; В – дерново-подбур иллювиально-железистый оподзоленный среднемощный песчаный на песчаных древнеаллювиальных отложениях; Г – серогумусовая ожелезнённая среднемощная песчаная почва со слабо развитым профилем на древнеаллювиальных слоистых отложениях подстилаемых валунистыми обломками метаморфических пород; Д – стратозём серогумусовый водно-аккумулятивный на погребенной аллювиальной слоистой почве.

характеризуется развитием сосняков (*Pinus sylvestris*) с редким подростом березы (*Betula* sp.) и мохово-лишайниковым покровом. Площадь проективного покрытия растительности на плоской субгоризонтальной поверхности тукулана Махатта не превышает 30 % (Васильчук и др., 2021).

Исследование видового состава лишайников на тукуланах Махатта и Кысыл-Сыр выявило шесть видов эпилитных лишайников-псаммофитов, встречающихся непосредственно на поверхности песков и способствующих их закреплению: *Diploschistes muscorum*, *Trapeliopsis granulosa*, *Baeomyces carneus*, *Cladonia coccifera*, *Placynthiella uliginosa*, *Stereocaulon* sp. (рис. 9 а). Кроме того, тут на песках также отмечены лишайники-эпилиты: *Baeomyces carneus*, *Cladonia botrytes*, *C. cariosa*, *C. furcata*, *C. grayi*, *C. imbricarica*, *C. macrophyllodes*, *C. stricta*, *C. uncialis*, *C. verticillata* (Галанин, 2016 а, б).



Рис. 8. Погребенные почвы (a, b) тукулана Кысыл-Сыр (фото С. Д. Балыковой)



Рис. 9. Синузия лишайников (*Cladonia* sp. и др.) на тукулане Махатта (a) (фото С. Д. Балыковой) и фитоценоз осокового болота в междюнном понижении тукулана Кысыл-Сыр (b) (фото А. А. Галанина, 2015)

Наряду с эпилитами здесь обнаружены лишайники-сапрофиты и эпифиты, встречающиеся на растительном опаде и остатках на поверхности тукуланов. Это такие виды как *Caloplaca tetrasporella*, *Cladonia chlorophaea*, *C. furcata*, *C. macilenta*, *Placynthiella uliginosa*, *Rinodina laevigata*, *R. mniaraea*, *R. olivaceobrunnea*. Они также способствуют зарастанию и стабилизации тукуланов.

Наконец, на тукуланах по гарям, оставшимся после пожаров сосняков, также отмечены специфические виды лишайников, которые селятся на углях. Среди них здесь отмечены: *Cladonia botrytes*, *C. macilenta*, *C. rei*, *Hypocenom* характеризовался развитием усе *castaneocinerea*, *Peltigera leucophlebia*, *Trapeliopsis flexuosa*. Отмеченные виды лишайников также способствуют зарастанию тукуланов после пожаров.

На песках этих тукуланов встречаются и высшие шляпочные грибы.

Для анализируемых тукуланов характерно образование междюнных понижений, в которых формируются талики и происходит заболачивание (рис. 9b). На таких участках развивается болотная растительность из мхов и осоки с зарослями багульника (*Ledum*) и мирта обыкновенного (*Myrtus communis*), а также происходит возникновение редких в природе ассоциаций из ксерофитной и гидрофильной растительности (Галанин и др., 2016).

По краям этих тукуланов также часто наблюдается наступание песков на лес (рис. 10). Местами на тукулане Кысыл-Сыр развиты сосняки (*Pinus sylvestris*), кедровый стланик (*Pinus pumila*), в нижних частях склонов растет кустарниковая ольха (*Alnus fruticosa*). Во внутренней части поймы реки Вилюй у подножия тукулана в еловом лесу растет багульник болотный



Рис. 10. Наступание песков тукулана Махатта на сосново-толокнянковый лес, среднее течение реки Вилюй
 а – фото А. В. Галанина, 2012; б – фото С. Д. Балыковой, 2018.

(*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*, рис. 11а), таран (рис. 11б) и хамедафне (*Chamaedaphne calyculata*), которые на внешней части террасы не встречаются (Галанин, 2012).

Большинство растений-псаммофитов на тукуланах Кысыл-Сыр и Махатта хорошо приспособлено к местным условиям существования: они имеют мощную корневую систему, песчаные чехлики на корнях и др. и выступают как пионеры закрепления развеваемых песков (рис. 12). На поверхности дюн, особенно на их подветренных склонах, развиты группировки и куртины травянистых растений; полужакопленные понижения между дюн заняты редкими зарослями кустарников из голубики, шиповника, багульника, кустарниковой березы.

Закрепленные гряды и другие формы песчаного рельефа покрыты сосновыми лесами и зарослями кедрового стланика. Последние имеют особую роль в закреплении подвижных песков. Еще Т. А. Работнов (1935) отметил, что кедровый стланик является реликтом



Рис. 11. Растительность песков на тукулане Кысыл-Сыр (фото С. Д. Балыковой)
 а – голубика (*Vaccinium uliginosum*); б – таран узколистный (*Aconogonon angustifolium*); в – береза белая (*Betula alba*).

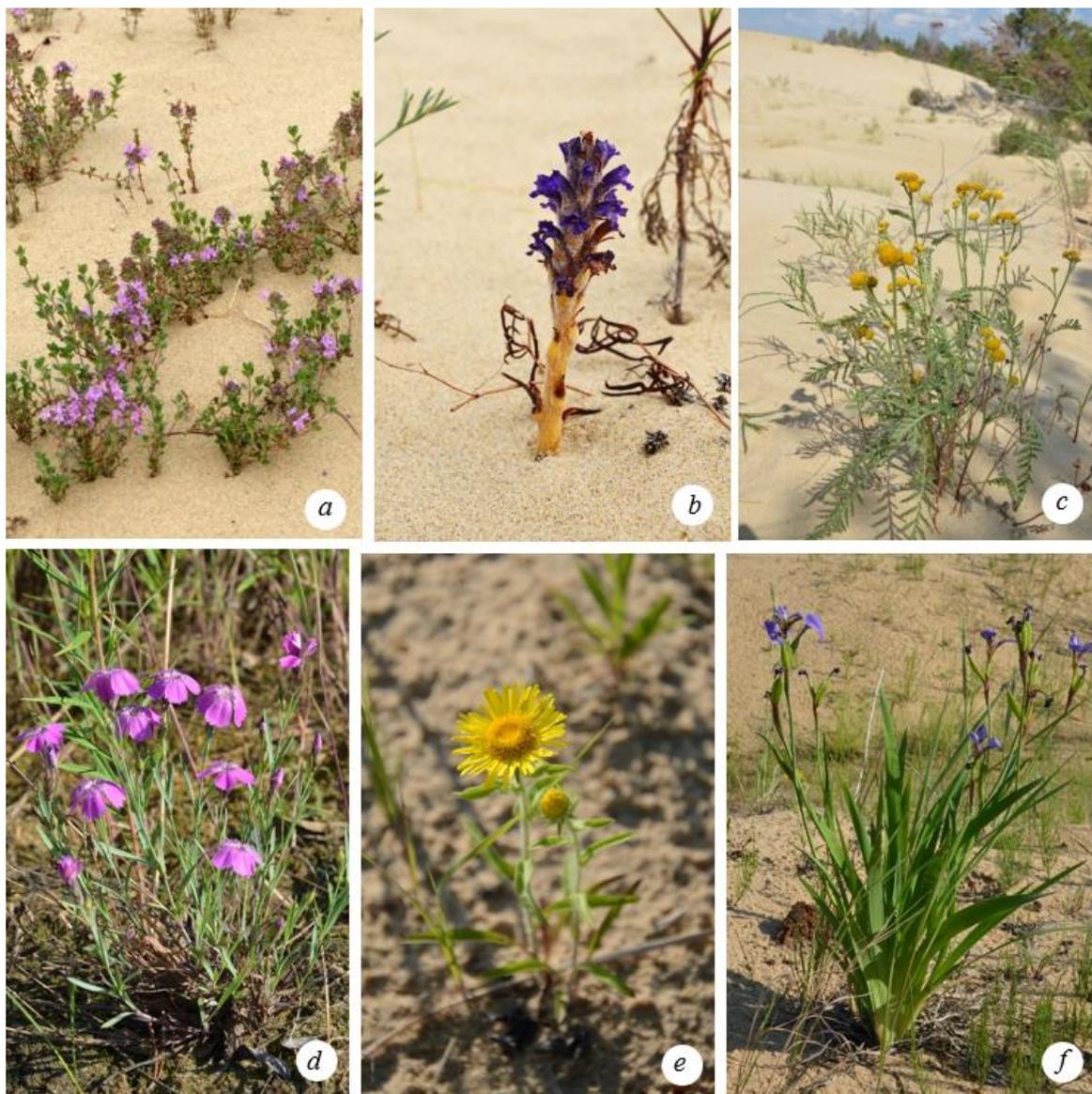


Рис. 12. Растения на песках тукуланов Махатта (с–f) и Кысыл-Сыр (a, b)
(фото С. Д. Балыковой)

a – тимьян Сергиевской (*Thymus sergievskajae*); b – зарази́ха (*Orobanche coerulea*); c – пижма тысячелистниковая (*Tanacetum achilleifolium*); d – гвоздика (*Dianthus versicolor*); e – девясил (*Inula britannica*); f – ирис щетинистый (*Iris setosa*).

ледниковой эпохи, хорошо приспособившийся в современную эпоху к местным условиям эоловых образований. Будучи требовательным к влажности воздуха, кедровый стланик образует густые заросли лишь в таких местах, где пески соседствуют с озерами и болотами. Все эти растения хорошо приспособлены против засыпания песком, но неизбежно погибают на выдуваемых участках от оголения корневой системы. Говоря о растительности тукуланов в целом, можно заметить, что видимо, слабее закреплены растительностью более молодые песчаные массивы, а древние эоловые пески полностью заняты лесами и зарослями кустарников (Галанин, 2012).

Есть тукуланы, на которых кедровый стланик отсутствует или чрезвычайно редок. В частности, его нет на тукулане Кысыл-Сыр, хотя на малом дальнем тукулане, не выходящем на берег реки, кедровый стланик присутствует. Можно предположить, что на тукулاناх,

возникших на месте сосновых лесов недавно, кедровый стланик отсутствует. Этот вид расселяется сойками и кедровками весьма медленно.

В ходе исследований, проведенных М. Р. Павловой с соавторами (2017) на тукуланах Махатта и Кысыл-Сыр, выделено семь ландшафтных комплексов, для которых характерно существенное разнообразие почвенного и растительного покрова.

1. Древняя слабоволнистая поверхность донных массивов с сосновым лесом толокнянково-брусничным лишайниковым покровом на подзолах иллювиально-железистых. Древостой здесь состоит преимущественно из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) с примесью березы пушистой (*Betula pubescens*), березы повислой (*B. pendula*) и березы Каяндера (*B. cajanderi*). В кустарниковом ярусе произрастают: толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uvaursi*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitisidaea*), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*), камнеломка колючая (*Saxifraga spinulosa*), вейник сжатый (*Calamagrostis koibalensis*). В моховых куртинах преобладает политрих обыкновенный (*Polytrichum commune*), а также произрастают томентгипнум блестящий (*Tomentypnum nitens*), птилиум гребенчатый (*Ptilium cristacastrensis*), и дрепаноклад плауновидный (*Drepanocladus lycopodioides*). Данную ассоциацию можно выделить как *Pinetum arctostaphylosum vaccinosum*.

2. Древняя поверхность донных массивов с сосновым лесом лишайниково-толокнянковым покровом на подбурах гумусовых иллювиально-железистых. В древостое на них доминирует сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), в подлеске – роза иглистая (*Rosa acicularis*), можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica*), редко ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa*). В кустарничково-травянистом ярусе здесь преобладает толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uvaursi*). Встречается также прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens*), иванчай узколистный (*Chamerion angustifolium*), особенно по горям, а также лук торчащий (*Allium strictum*), звездчатка (*Stellaria* sp.), вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis baicalensis*), пырей мохнатый (*Elytrigia villosa*), овсяница ушковатая (*Festuca auriculata*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), тонконог Караваяева (*Koeleria karavajevii*). Кроме того, в напочвенном покрове отмечены плаунок сибирский (*Selaginella rupestris*) и лишайники родов *Cladonia*, *Centraria*, различные виды мхов. Данную ассоциацию можно выделить как *Pinetum cladsum arctostaphylosum*.

3. Междонные понижения с возобновляемым растительным покровом на подзолах иллювиально-железистых. В основном в таких понижениях произрастает сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Присутствует редкое возобновление березы плосколистной (*Betula platyphylla*), березы белой (*B. alba*, см. рис. 12c), ели сибирской (*Picea obovata*), ивы Бебба (*Salix bebbiana*), тополя душистого (*Populus suaveolens*). В напочвенном покрове развиты: толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uvaursi*), голубика обыкновенная (*Vaccinium uliginosum*), брусника обыкновенная (*V. vitisidaea*), болотный мирт обыкновенный (*Chamaedaphne calyculata*), подбел обыкновенный (*Andromeda polifolia*), багульник болотный (*Ledum palustre*), клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpus*), а также лишайники и мхи. Данную ассоциацию можно выделить как *Pinetum betulosum arctostaphylosum*.

4. Незакрепленные поверхности тукуланов с редко стоящими угнетенными деревьями на эоловых отложениях. Растительные группировки на незакрепленных поверхностях песков состоят из травянистых растений, кустарников и деревьев. Из деревьев и кустарников преобладают сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), береза плосколистная (*Betula platyphylla*), береза белая (*B. alba*), лиственница даурская (*Larix gmelinii*), кедровый стланик (*Pinus pumila*), ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa*), ива росистая (*Salix rorida*), свидина белая (*Swida alba*). Из травянистых растений: овсяница ушковатая (*Festuca auriculata*), щавель злаколистный (*Acetosella graminifolia*), горец узколистный (*Aconogonon angustifolium*, см. рис. 11b), полынь замещающая (*Artemisia commutata*), полынь Караваяева (*A. karavaevii*), тимьян азиатский (*Thymus asiaticus*), тимьян Сергиевской (*Th. sergievskajae*, см. рис. 12a), хвощ полевой (*Equisetum arvense*), пырей мохнатый (*Elytrigia villosa*), вздутоплодник сибирский (*Phlojodicarpus sibiricus*), заразиха синеватая (*Orobancha coerulescens*, см. рис. 12b),

колокольчик Лангсдорфа (*Campanula angsdorffiana*), тонконог Скрябина (*Koeleria skrjabinii*), тонконог Караваева (*K. karavajevii*). Данную ассоциацию можно выделить как *Pinetum festucosum*.

5. Эолово-биогенные бугры и кочки на поверхности подвижных песков, склонов и гребней дюн с редкостоящими угнетенными деревьями на псаммоземах обыкновенных. Биогенно-эоловые кочки имеют высоту от 10 до 60 см, диаметр 5–45 см, представлены в основном такими растениями как полынь Караваева (*Artemisia karavaevii*), полынь замещающая (*A. commutata*), тимьян Сергиевской (*Thymus sergievskajae*, см. рис. 12а), тонконог сизый (*Koeleria glauca*), вейник сжатый (*Calamagrostis koibalensis*), щавель злаколистный (*Acetosella graminifolia*), горец узколистный (*Aconogonon angustifolium*). Высота биогенно-эоловых бугров составляет в среднем 3–4 м, диаметр 7–8 м. Они представлены такими растениями как береза Каяндера (*Betula cajanderi*), береза плосколистная (*B. platyphylla*), береза тощая (*B. exilis*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), ива Бебба (*Salix bebbiana*), тополь душистый (*Populus suaveolens*). Данную ассоциацию можно выделить как *Pinetum artemisium*.

6. Заболоченная ложбина стока с березовым ерником и багульниково-голубичным покровом на торфянистых глееватых мерзлых почвах. Здесь доминирует береза тощая (*Betula exilis*), содоминанты – болотный мирт обыкновенный (*Chamaedaphne calyculata*), багульник болотный (*Ledum palustre*), голубика обыкновенная (*Vaccinium uliginosum*). На пятнах сфагнов обычна клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpus*), в сырых понижениях – хвощ приречный (*Equisetum fluviatile*). На более сухих микроповышениях обычен тимьян азиатский (*Thymus asiaticus*). Данную ассоциацию можно выделить как *Betuletum ledumosum chamaedaphnosum*.

7. Поверхность второй надпойменной террасы реки Вилюй, перекрытая древними и современными дюнами с лиственничным лесом и бруснично-багульниковым покровом на криоземах глееватых ненасыщенных почвах. В древостое здесь доминирует лиственница даурская (*Larix gmelinii*) с примесью березы плосколистной (*Betula platyphylla*). В напочвенном покрове доминируют арктобореальные кустарнички – такие как багульник стелющийся (*Ledum decumbens*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitisidaea*), голубика обыкновенная (*V. uliginosum*). Встречаются также хвощ болотный (*Equisetum palustre*), и осоки (*Carex globularis*, *C. caespitosa*). Данную ассоциацию можно выделить как *Larixetum ledumosum vaccinosum*.

На основе этого для рассматриваемых тукуланов можно выделить семь растительных ассоциаций (табл. 1).

Палинологические исследования тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр, а также данные радиоуглеродного анализа показали, что за последние 40 тыс. лет происходила закономерная смена растительных сообществ на поверхности и вокруг этих тукуланов (Павлова и др., 2017). На раннем этапе (каргинский интерстадиал – сартанский стадиал) здесь происходило развитие лиственнично-кустарниковых редколесий с примесью березы *Betula sectalbae*, а также различных вариантов кустарниковых тундр, обедненных степей и лугов, а также островным развитием еловых лесов. В сартанский стадиал произошло полное исчезновение древесной растительности и развитие криостепей, каменистых полупустынь и пустынь. Затем (9900–6700 кал. л. н.²) они сменились лесотундрой с заболоченными участками. Позже (6700–3300 кал. л. н.) на тукуланах стали формироваться сосновые леса с примесью березы, и на последнем этапе (2600–700 кал. л. н.) образовались сосновые леса и горельники, сохранившиеся до наших дней.

² кал. л. н. – сокращенное написание кода датировки калиброванного значения радиоуглеродного возраста, лет назад.

Таблица 1

Растительные ассоциации тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр

Растительная ассоциация	Геоморфологический элемент тукулана	Почва
1. <i>Pinetum arctostaphylosum vaccinosum</i>	Древняя слабоволнистая поверхность дюн	Подзолы иллювиально-железистые
2. <i>Pinetum cladosum arctostaphylosum</i>	Древняя поверхность дюн	Подбуры гумусовые иллювиально-железистые
3. <i>Pinetum betulosum arctostaphylosum</i>	Междюнные понижения	Подзолы иллювиально-железистые
4. <i>Pinetum festucosum</i>	Незакрепленные поверхности тукуланов	Псаммозёмы
5. <i>Pinetum artemisosum</i>	Эолово-биогенные бугры и кочки на поверхности подвижных песков, склонов и гребней дюн	Псаммозёмы обыкновенные
6. <i>Betuletum ledumosum chamaedaphnosum</i>	Заболоченная ложбина стока	Торфянистые глееватые мёрзлые почвы
7. <i>Larixetum ledumosum vaccinosum</i>	Поверхность 2-й надпойменной террасы	Глееватые ненасыщенные криозёмы

Зооценозы песчаных массивов Махатта и Кысыл-Сыр

Зооценозы изучаемых ЭГС во многом обусловлены особенностями фитоценозов, рассмотренными выше. Это в первую очередь касается животных фитофагов и дендробионтов – они концентрируются в основном в пределах закрепленных участков этих тукуланов, там, где развиты сосняки и стланики, а также в пределах западин с развитой болотной растительностью. В целом же можно сказать, что относительная изолированность тукуланов друг от друга способствует формированию в их пределах эндемичных видов растений и животных, особенно бескрылых.

На песчаных поверхностях тукуланов отмечены различные паукообразные (Arachnida), в том числе крестовик *Araniella displicata* (рис. 13), тяготеющий к песчаным соснякам, и другие пауки-хищники. Однако в целом фауна паукообразных рассматриваемых тукуланов, как и их энтомофауна, изучены всё ещё недостаточно.

На тукуланах относительно богата фауна различных насекомых. Здесь отмечены равнокрылые (Homoptera), ручейники (Trichoptera), особенно многочисленные на заболоченных и эрозионных понижениях, а также прямокрылые (Orthoptera) и полужестокрылые (Hemiptera), среди которых преобладают цветочные клопы-фитофаги.

Среди перепончатокрылых (Hymenoptera) на цветущих растениях многочисленны различные шмели (рис. 14а) и другие пчелы (Apoidea).

Как и в других регионах Центральной Якутии на изучаемых тукуланах широко встречаются двукрылые (Diptera), в том числе различные кровососущие – слепни (Tabanidae), среди которых преобладают обычные для Центральной Якутии *Chrysops makerovi*,



Рис. 13. Паук *Araniella displicata* на песках тукулана Кысыл-Сыр (фото С. Д. Балыковой)

Ch nigripes, *Ch. relictus*, *Ch. validus*, *Hybomitra arpadii*, *H. bimaculata*, *H. ciureai*, *H. lundbecki*, *H. lurida*, *H. montana* и другие (рис. 14b), а также оводы (*Oestridae*). Кроме того, на тукуланах многочисленны кровососущие комары (*Culicidae*), а также мошка (*Simulidae*), мокрецы (*Ceratorogonidae*) и другие двукрылые (рис. 14c). На цветущих растениях тукуланов встречаются различные мухи-журчалки (*Syrphidae*).

Из жуков на песках тукулана Кысыл-Сыр нами отмечены жужелицы (*Carabidae*), жуки-чернотелки (*Tenebrionidae*), жуки-усачи (*Cerambycidae*) (рис. 14d), в том числе дендрофильные виды, развивающиеся в хвойных деревьях – усач сосновый (*Monochamus galloprovincialis*) и многие другие.

Из булавоусых чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) на тукуланах Махатта и Кысыл-Сыр встречаются нимфалиды (*Nymphalis xanthomelas*), которые в некоторых местах бывают довольно многочисленны (рис. 14f). Кроме того, встречаются другие булавоусые, в том числе *Aporia crataegi* – вид, который в отдельные годы достигает большой численности, а также *Colias papaeno*, *Brenthis ino*, *Clossiana selenis*, *Lopinga deidamia*, *Erebia embla*, *Plebeius argus*, *P. argyrognomon*, *Argiades optilete*, *Cyaniris semiargus* и др., а также занесенные в Красную книгу Якутии *Oeneis ammosovi*, *Pseudophilotes jacuticus* и др. В местах произрастания очитка (*Sedum sp.*) редко встречаются бабочки рода *Parnassius apollo*.

Также многочисленны различные разноусые чешуекрылые (*Heterocera*), среди которых широко представлены представители семейств *Geometridae*, *Noctuidae*, *Sphingidae*, *Tortricidae* а также *Rygaloidea* и другие, относящиеся к чешуекрылым-псаммофилам. Однако в целом, фауна чешуекрылых рассматриваемых тукуланов изучена также недостаточно.

По следам, оставляемым на песках рассматриваемых тукуланов, можно судить о их посещении различными насекомыми, пресмыкающимися, а также птицами и млекопитающими (рис. 15).

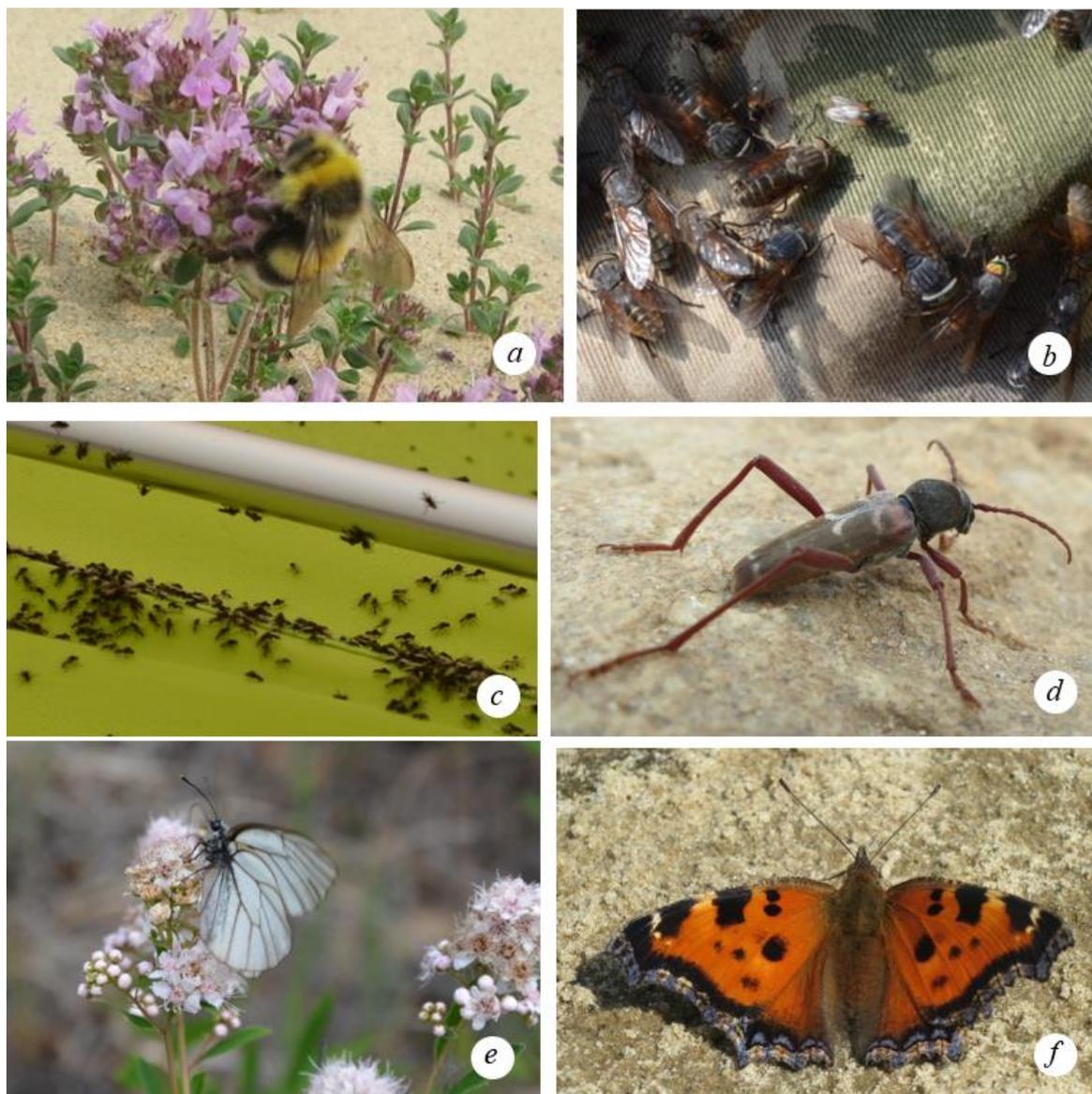


Рис. 14. Насекомые тукуланов Кысыл-Сыр (a–e) и Махатта (f) (фото С. Д. Балыковой)
 a – шмель (*Bombus jonellus*) на тимьяне; b – слепни (*Hybomitra arpadii*, *H. bimaculata* и др.); c – комары и гнус на ткани палатки; d – усач хлорофорус (*Chlorophorus* sp.); e – боярышница (*Aporia crataegi*); f – многоцветница черно-рыжая (*Nymphalis xanthomelas*).

Из птиц изучаемые тукуланы посещают кулики (*Charadrii*), каменки (*Oenanthe* sp.), различные воробьиные (*Passeridae*), а также чайки (*Larus* sp.), нырки (*Netta* sp.) и чирки (*Anas* sp.). Наличие водоплавающих птиц обусловлено близостью реки. Гнездящиеся птицы отмечены лишь в сосняках и эрозионно-болотных понижениях тукуланов.

Из млекопитающих здесь обнаружены следы различных мышеобразных (*Myomorphi*), а также следы белки, бурундука, лисицы и собаки (рис. 15d). Всё это свидетельствует о том, что тукуланы не безжизненные песчаные массивы, а эколого-геологические системы, характеризующиеся специфическими зооценозами с разнообразием животных.



Рис. 15. Следы позвоночных животных на тукуланах Махатта и Кысыл-Сыр
(фото С. Д. Балыковой)

a – следы чайки (*Larus* sp.); *b* – следы куликов (*Charadrii*); *c* – следы воробьиных (*Passeridae*); *d* – следы собаки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ эколого-геологических систем двух исследованных тукуланов позволяет заключить следующее.

1. Эколого-геологические системы тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр представляют собой типичные для Центральной Якутии уникальные природные песчаные образования, абиотические и биотические компоненты которых обладают специфическими особенностями. Выявленные особенности необходимо учитывать в первую очередь при инженерно-экологических исследованиях и инженерно-экологических изысканиях на тукуланах.

2. Песчаные литотопы эколого-геологических систем тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр сформировались за длительные геологические эпохи, они имеют син- и эпикриогенный генезис, отличаются сложным строением, специфическими формами рельефа, а также парагенезом развитых на них современных геологических процессов: золовых, склоновых и криогенных, что находит своё отражение на формировании биотических компонентов данных систем.

3. Особенности биотических компонентов указанных эколого-геологических систем (микробеценозов, фито- и зооценозов) полностью обусловлены климатическими условиями и литотопами, представленными массивами песчаных грунтов.

4. Относительная изолированность тукуланов друг от друга обуславливает формирование на них специфических псаммомикро-, псаммофито- и псаммозооценозов и способствует эндемизму.

Благодарности: авторы благодарят арахнолога доктора биологических наук Ю. М. Марусика за помощь в определении паукообразных, а также коллег по экспедициям – студентов кафедры инженерной и экологической геологии МГУ А. Е. Харламову, А. Д. Кунафина.

Работа выполнена в рамках госбюджетной тематики ФГБОУ ВО Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова «Эколого-геологические системы: структура, многообразие, систематика и их анализ», (раздел 0110 (для тем по госзаданию), номер 5-4-2021, номер ЦИТИС 121042200089-3)

Список литературы

- Балыкова С. Д., Харламова А. Е. Состав и строение песчаных грунтов тукуланов долины Вилюя // Материалы Ежегодной научной конференции «Ломоносовские чтения–2019», секция «Геология». 16–24 апреля 2019. – Москва, МГУ имени М. В. Ломоносова. – 2019. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://conf.msu.ru/file/event/5604/eid5604_attach_a0f1579058d4bca7e637a2291e0de22150321b13.pdf (просмотрено: 12.03.2023).
- Васильчук Ю. К., Васильчук Д. Ю., Гинзбург А. П. Криогенные почвы в долине реки Вилюй, Якутия // Арктика и Антарктика. – 2021. – № 3. – С. 80–107. DOI: 10.7256/2453-8922.2021.3.36671
- Галанин А. А., Павлова М. Р., Дьячковский А. П., Павлов Б. А. Феномен тукуланов Центральной Якутии: плейстоценовая криопустыня // Наука и техника в Якутии. – 2015. – № 2 (29). – С. 23–31.
- Галанин А. А., Павлова М. Р., Климова И. В. Позднечетвертичные дюнные образования (дьюлкупминская свита) в Центральной Якутии (часть 1) // Криосфера Земли. – 2018. – Т. XXII, № 6. – С. 3–15.
- Галанин А. А., Павлова М. Р., Шапошников Г. И., Лыткин В. М. Тукуланы: песчаные пустыни Якутии // Природа. – 2016. – № 11. – С. 44–55.
- Галанин А. В. Экспедиция на тукуланы (Якутия, среднее течение реки Вилюй). – 2012. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://ukhtoma.ru/expedit24_tukulan.htm (дата обращения 14.01.2023).
- Галанина И. А. Невидимая жизнь в песках тукуланов (Центральная Якутия) // Наука и техника в Якутии. – 2016а. – № 1. С. – 27–33.
- Галанина И. А. Дополнение к лишенобиоте дюнных комплексов (тукуланов) Центральной Якутии // Ботанический журнал. – 2016б. – Т. 101, № 2. – С. 1486–1497.
- Королев В. А., Трофимов В. Т. К построению общей классификации континентальных эколого-геологических систем. // Вестник Московского университета. Серия 4. Геология. – 2022. – № 1. – С. 54–61.
- Космоснимок территории нижнего течения реки Вилюй, Якутия. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.google.ru/maps> (дата обращения 10.02.2023).
- Павлова М. Р., Галанина И. А., Галанин А. А. Почвенно-растительный покров эоловых ландшафтов Вилюйского бассейна (Центральная Якутия) // Региональные аспекты изменения природной среды и общества. Материалы XIX научной конференции молодых географов Сибири и Дальнего Востока (Иркутск, 3 – 7 октября 2017 г.). – Иркутск: Издательство Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН. – 2017. – С. 38–40.
- Павлова М. Р., Галанин А. А., Павлов Б. А. Геоморфологические особенности тукуланов долины нижнего течения р. Вилюй // Геоморфологические ресурсы и геоморфологическая безопасность: от теории к практике: мат. Всерос. конф. (VII Шукинские чтения). – М.: МАКС Пресс. – 2015. – С. 482–484.
- Павлова М. Р., Рудая Н. А., Галанин А. А., Шапошников Г. И. Строение и динамика развития дюнных массивов Вилюйского бассейна в позднечетвертичное время (на примере тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр // Сибирский экологический журнал. – 2017. – № 4. – 473–486. DOI 10.15372/SEJ20170408.
- Работнов Т. А. Ландшафты песчаных образований в низовьях Вилюя // Землеведение. – 1935. – Т. 37, Вып. 4. – С. 321–338.
- Трофимов В. Т. Эколого-геологическая система, ее типы и положение в структуре экосистемы. // Вестник Московского университета. Серия 4. Геология. – 2009, № 2. – С. 48–52.
- Урбан А. А., Галанин А. А., Чжан Т. Р. Литолого-минералогическая характеристика перевеваемого песчаного комплекса «Кызыл-Сырский» // Разведка и охрана недр. – 2013, № 12. – С. 23–27.
- Харламова А. Е., Балыкова С. Д. Сравнительная характеристика состава и строения эоловых песков тукуланов долин рек Лена и Вилюй // Материалы III Общерос. науч.-прак. конф. молодых специалистов «Инженерные изыскания в строительстве». – М.: Геомаркетинг. – 2019. – С. 38–43.
- Шепелев В. В. Надмерзлотные воды криолитозоны. – Новосибирск: Изд-во «Гео». – 2011. – 169 с.
- Шепелев В. В. Подземные воды тукуланов Центральной Якутии // Гидрогеологические исследования криолитозоны. – Якутск: ИМ СО АН СССР, 1976. – С. 30–41.

Korolev V. A., Balykova S. D. Ecological and geological systems of Mahatta and Kysyl-Syr tukulans (Yakutia) // *Ekosistemy*. 2023. Iss. 35. P. 82–102.

The article examines the features of the ecological and geological systems of tukulans analysing as an example two similar sand massifs Mahatta and Kysyl-Syr, located in the Vilyui River basin (Central Yakutia). The study is based on the results of the authors' field studies in Central Yakutia and published data. It takes into account the goals and tasks of engineering and environmental researches and surveys. The authors prove that the ecological and geological systems of the Mahatta and Kysyl-Syr tukulans are unique natural sand formations typical for Central Yakutia, the abiotic and biotic components of which have specific features. Sandy lithotopes, the ecological and geological systems of the Mahatta and Kysyl-Syr tukulans have a long history of formation (30–40 thousand years), syn- and epicryogenic genesis, are distinguished by a complex structure, specific relief forms and paragenesis of modern geological processes developed within them: eolian, slope and cryogenic, which is reflected in the biotic components of these systems. Features of the biotic components of these ecological and geological systems (microbocenoses, phyto- and zoocenoses) are entirely determined by climatic conditions and lithotopes, represented by sandy soil massifs. The identified features must be considered first of all in engineering and environmental studies and surveys in tukulans.

Key words: ecosystem, ecological and geological system, tukulans, ecological and geological features, lithotope, edaphotope, microbiocenosis, phytocenosis, zoocenosis, Yakutia.

*Поступила в редакцию 10.04.23
Принята к печати 15.05.23*

УДК 595.76

Новые и интересные находки насекомых в Ростовской области с заметками по их биологии и экологии. Сообщение 2

Романчук Р. В.¹, Климович К. Г.¹, Хачиков Э. А.^{1,2}, Елфимова Н. С.³, Поушкова С. В.⁴

¹ Академия биологии и биотехнологии имени Д. И. Иванковского Южного федерального университета

Ростов-на-Дону, Россия

roma.romanchuk.95@bk.ru

kostya.klimovich.2017@mail.ru

² Учебно-опытное хозяйство Южного федерального университета «Недвиговка»

Ростов-на-Дону, Россия

e_hachikov@mail.ru

³ Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии

Ростов-на-Дону, Россия

elfi-nady@yandex.ru

⁴ Ростовский филиал Центра оценки качества зерна

Ростов-на-Дону, Россия

poushkova@ssc-ras.ru

Обсуждаются процессы обогащения энтомофауны юга Российской Федерации. Работа продолжает серию эколого-фаунистических статей, посвящённых описанию интересных и редких находок насекомых в Ростовской области. Предоставлены сведения о жуке-нарывнике *Sitaris muralis* (Forster, 1771) и богомоле *Ameles heldreichi* (Brunner, 1882) – виды, которые ранее не были указаны для Ростовской области, а также описание новой морфотормы жука-плоскотелки *Cuscijus cinnaberinus* (Scopoli, 1763). Представлен обзор распространения выявленных видов насекомых и их обилия; оценена целесообразность их включения в следующее издание Красной книги Ростовской области; приведены сведения об особенностях их биологии и экологии. Установлено, что в границах региона численность указанных видов крайне низка. Отсутствие сведений об обитании на территории Ростовской области описываемой морфотормы *C. cinnaberinus* обуславливается некоторой степенью неполноты текущих сборов энтомологического материала. Вероятно, микропопуляции *C. cinnaberinus* очень локальны, компактны и малочисленны, что затрудняет выявление жуков. *C. cinnaberinus* f. *rubropronotum* может быть рекомендована для включения в перечень видов животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и организации мониторинга за состоянием их популяций на территории региона. Нарывник *S. muralis* впервые указывается для Ростовской области и, вероятно, был завезён из Крыма с партией фруктов. Богомол *A. heldreichi* также является новым видом для фауны региона. Возможно, причиной расширения его ареала через степные участки с юго-западного побережья Краснодарского края на северо-восток стала аридизация прилегающих территорий. Возможен и вариант, что богомол мог изначально обитать в Ростовской области, но в силу низкой численности, малого размера и скрытности, не был обнаружен ранее.

Ключевые слова: фауна насекомых, редкие виды, биологическое разнообразие, Ростовская область.

ВВЕДЕНИЕ

Обогащение энтомофауны юга Российской Федерации – процесс постоянный. Практические ежегодно видовой состав насекомых увеличивается в результате как биологических инвазий (Гниненко и др., 2014; Иванов и др., 2015, 2021; Гапон, 2019; Ivanov, Fateryga, 2019; Карпун и др., 2021; Романчук и др., 2022; Karpun et al., 2022; Khachikov et al., 2022; Orlova-Bienkowska, Bienkowski, 2022a, 2022b), так и расселительных миграций, вызванных, например, изменением состояния окружающей среды (Иванов и др., 2005; Полтавский, 2007; Полтавский, Артохин, 2020). Среди южных регионов страны Ростовская область в этом отношении, разумеется, не исключение (Полтавский, 2017; Романчук и др., 2019; Оспищев, Романчук, 2021). Кроме того, помимо появления новых для региона видов,

периодически случаются интересные находки несколько иного рода. Например, относительно недавнее обнаружение на Островном участке Ростовского заповедника жука *Acrossus bimaculatus* (Lachmann, 1770), считавшегося вымершим на территории Ростовской области с 1913–1914 годов (Шохин, Хачиков, 2019).

Представляемая здесь публикация отражает, в определенной степени, вышеизложенные экологические процессы и одновременно продолжает серию эколого-фаунистических статей, первая из которых на данный момент находится в печати и так же посвящена находкам интересных и редких в Ростовской области видов насекомых.

Цель настоящей работы – предоставить сведения о видах насекомых, которые ранее не были указаны для Ростовской области, а также описать новую морфоформу плоскотелки *Cucujus cinnaberinus* (Scopoli, 1763).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор энтомологического материала осуществлялся в период 2018–2022 гг. на территории Мясниковского и Неклиновского районов Ростовской области, а также в Ростове-на-Дону и его окрестностях. Основными методами сбора служили кошение энтомологическим сачком и ручной сбор. В качестве дополнительного метода применялась фотофиксация объектов. Камеральная обработка материала осуществлялась общепринятыми методами (Лябзина, Узенбаев, 2008).

Экземпляры изученных видов смонтированы на энтомологические булавки, к которым подколоты географические и определительные этикетки. Большая часть материала хранится в коллекции насекомых кафедры зоологии Академии биологии и биотехнологии им. Д. И. Ивановского ЮФУ (Зоологический музей ЮФУ). Один экземпляр *Ameles heldreichi* (Brunner, 1882), собранный в окрестностях хутора Морской Чулек, хранится в личной коллекции Е. Н. Терскова (Ростов-на-Дону).

Определение материала осуществлено с использованием специальной литературы (Бей-Биенко, 1964; Плавильщиков, 1994; Вонасси at al., 2012; Попов, Хомицкий, 2017) и специализированных интернет-ресурсов (Плоскотелка..., 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отряд Coleoptera Семейство Cucujidae Род *Cucujus* Fabricius, 1775 *Cucujus cinnaberinus* (Scopoli, 1763)

Материал. Ростовская область, город Ростов-на-Дону, Кумженская роща, под корой поваленного клёна, ручной сбор 47°11'3", 39°36'41.6", 02.I.2018, Р. В. Романчук leg. – 2 экз. (Р. В. Романчук, Э. А. Хачиков det.) (рис. 1a).

Дополнительно изученный материал. *Cucujus haematodes caucasicus* Motschulsky, 1845: Краснодарский край, посёлок Никель, плато Лаго-Наки, 10.VII.1976, Хижняк leg. – 1 экз. (рис. 1b); плато Лаго-Наки, 17.VII.1992, Э. А. Хачиков leg. – 1 экз. (рис. 1c); Республика Карачаево-Черкесия, посёлок Архыз, 1500 м н. у. м., 30.VIII.1989, В. Гребенников leg. – 1 экз. (Э. А. Хачиков det.) (рис. 1d); ущелье Даут, 20.VI.1993, Ю. Г. Арзанов leg. – 1 экз. (Э. А. Хачиков det.) (рис. 1e); Тебердинский заповедник, Лесной кордон (город Теберда), 19–25.VIII.2018, М. Белоус, Э. Хачиков, Д. Авдеенко, Г. Касаткин leg. – 1 экз. (Э. А. Хачиков det.) (рис. 1f).

Описание. Диагностическими признаками *C. cinnaberinus* являются целиком тёмные мандибулы и боковые края переднеспинки, о чём свидетельствуют данные работы Teresa Вонасси с соавторами (Вонасси at al., 2012), а также детальные фотографии с сайта «Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи» (Плоскотелка..., 1999) (рис. 1g). Этот морфотип здесь понимается как типическая форма (f. *typical*). Экземпляры из Ростовской области отличаются

от типической формы красно-коричневыми основаниями мандибул и полностью красной переднеспинкой (рис. 1h). Это позволяет рассматривать их как отдельную форму, названную нами *rubropronotum*. Доказательством принадлежности этой формы к виду *C. cinnaberinus* служит строение гениталий самца (рис. 1i), которое полностью соответствует диагностическим признакам для этого вида в работе Вонасси и коллег (Вонасси et al., 2012). Не исключаем возможности того, что выделенная форма может представлять собой отдельный подвида, но для прояснения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования.

Распространение. *C. cinnaberinus* – эндемичный для Европы таксон (Вонасси et al., 2012). Описываемая его форма на текущий момент приводится для южной части Ростовской области. В то же время на Северном Кавказе распространен *C. haematodes caucasicus* Motschulsky, 1845 (Вонасси et al., 2012). Возможно, их ареалы соприкасаются в Предкавказье. У последнего, однако, переднеспинка и мандибулы (кроме вершин) так же полностью красные как у *C. cinnaberinus* f. *rubropronotum*. Поэтому мы находим необходимым привести здесь дополнительный дифференцирующий признак: у *C. cinnaberinus* членики антенн овальные, почти круглые (рис. 1j), а у *C. haematodes* более удлинённые (рис. 1k). Наиболее четкие отличия по этим признакам видны у IX члеников.

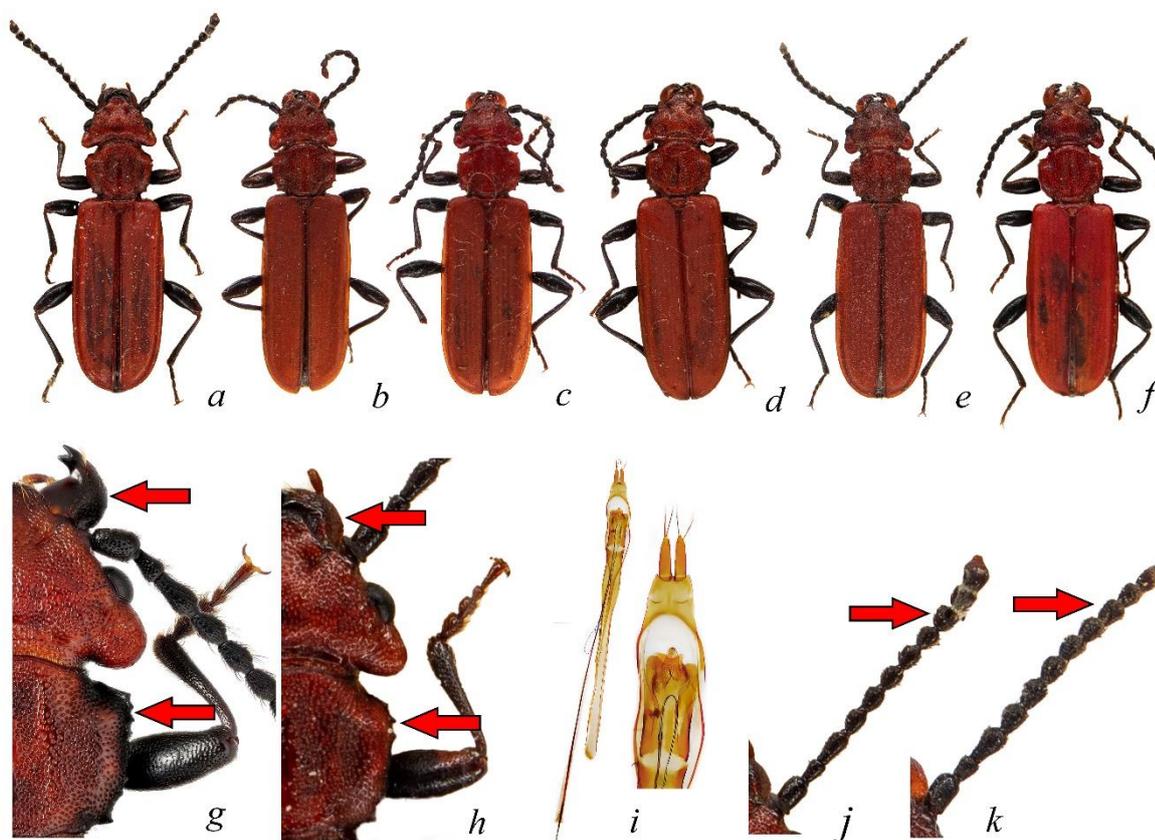


Рис. 1. Жуки-плоскотелки рода *Cucujus*

Габитусы *C. cinnaberinus* f. *rubropronotum* из окрестностей Ростова-на-Дону (a), *C. haematodes caucasicus* с плато Лаго-Наки (b, c), из посёлка Архыз (d), ущелья Даут (e) и Тебердинского заповедника (f); тёмные мандибулы и боковые края переднеспинки *C. cinnaberinus* f. *typical* (Плоскотелка..., 1999) (g), красно-коричневые основания мандибул и полностью красная переднеспинка *C. cinnaberinus* f. *rubropronotum* (h) (фото Н. С. Елфимовой); эдеагус *C. cinnaberinus* f. *rubropronotum* (i) (фото С. В. Поушковой), форма члеников антенн *C. cinnaberinus* (j) и *C. haematodes* (k) (фото Н. С. Елфимовой).

Биология и экология. Развитие происходит под корой старых лиственных (преимущественно) деревьев, таких как дуб (особенно) и клён (Определитель..., 1965; Плоскотелка красная..., 2016). Реже встречаются на хвойных (Определитель..., 1965). Имаго были собраны под корой поваленных клёнов.

Замечания. Считаю *S. cinnaberinus* f. *rubropronotum* достаточно редким в регионе жуком, поэтому он рекомендуется для включения в следующее издание Красной книги Ростовской области или перечень видов животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и мониторинге на территории региона.

Отряд Coleoptera
Семейство Meloidae
Род *Sitaris* Latreille, 1802
***Sitaris muralis* (Forster, 1771)**

Материал. Ростовская область, город Ростов-на-Дону, Нахичеванский базар, ручной сбор, 06.IX.2022, Э. А. Хачиков – 1 ♂ (Э. А. Хачиков det.).

Описание. Виды этого рода характеризуются расходящимися в стороны апикально заострёнными и несколько укороченными надкрыльями (рис. 2а).



Рис. 2. Самец *Sitaris muralis* (Forster, 1771) (а) и богомол Гельдрейха *Ameles heldreichi* (b, c) Внешний вид *S. muralis* с характерными жёлтыми основаниями надкрылий (фото Д. Г. Касаткина) (а); внешний вид экземпляров богомола Гельдрейха, собранных в окрестностях учебно-опытного хозяйства ЮФУ «Недвиговка» (b) и хутора Морской Чулек (c); голова *A. heldreichi* дорсально (d) и латерально (e, f) (фото Н. С. Елфимовой).

Длина тела *S. muralis* достигает 1 см, цвет тела темный, основание надкрыльев ♂♂ жёлтое (рис. 2a), у ♀♀ целиком жёлтые. Сами надкрылья сужены в апикальном направлении и на вершине скошены. Вторая пара крыльев затемнена и отчетливо видна из-под надкрыльев (рис. 2a).

Распространение. Ареал охватывает Южную Европу. В России приводится для Крымского полуострова, по единичным находкам известен с Северного Кавказа, в частности из Республики Адыгея.

Биология и экология. Паразитирует на пчелах рода *Anthophora* Latreille, 1803.

Замечания. *S. muralis* приводится в Красной книге Адыгеи (Тхабисимова, Шаповалов, 2012). Род и вид впервые указывается для Ростовской области. Вероятно, данный экземпляр был завезён с партией реализуемой продукции, поскольку был собран на рынке в центре городской застройки. Это обстоятельство воздерживает нас от рекомендации его внесения в новое издание региональной Красной книги.

Отряд Mantodea
Семейство Mantidae
Род Ameles Burmeister, 1838
***Ameles heldreichi* (Brunner, 1882)**

Материал. Ростовская область, Мясниковский район, окрестности учебно-опытного хозяйства ЮФУ «Недвиговка», на свет, 26.VIII.2022, К. Г. Климович – 1 ♂ (К. Г. Климович det.) (рис. 2b); Неклиновский район, хутор Морской Чулек, кошение, 18.IX.2022, Э. А. Хачиков – 1 ♂ (К. Г. Климович det.) (рис. 2c).

Описание. Длина тела 22–27 мм. Окраска буровато-серая, с мелкими черными чёрточками и пятнышками. Глаза конические с бугорком на вершине. Первый членик задней лапки короткий. Надкрылья ♂ достигают вершины брюшка, у ♀ закрывают только первое его кольцо. Крылья ♂ выдаются из-под надкрыльев, бесцветные с тёмными жилками, у ♀ очень маленькие, с черно-фиолетовым пятном (Бей-Биенко, 1964; Плавильщиков, 1994). Кроме того, важным отличительным признаком этого вида является удлинённая коническая форма глаз (Попов, Хомицкий, 2017) (рис. 2 d, e, f).

Распространение. Богомольчик Гельдрейха распространён на юге Балканского полуострова (Villani, 2020). Типовой локалитет – Греция. Ареал занимает восточное Средиземноморье. За пределами этого региона вид был зарегистрирован в Малой Азии, Сирии, Палестине (Столяров, 2009), Леванте, Египте и Ливии (Villani, 2020). *A. heldreichi* также встречается в Херсонской области в прибрежных травянистых зарослях острова Джарылгач (Пушкар, Кавурка, 2016), на песках Кинбурнского полуострова (Черняков и др., 2010) – территории Черноморского биосферного заповедника и в Запорожской области на острове Хортица (Муленко и др., 2016).

В России обитает в юго-западной части страны (Villani, 2020). Населяет полуостров Крым, где отмечался на территории Казантипского природного заповедника (Литвинюк, 2018) и ранее не был известен из других локалитетов. Позднее был найден в Приазовской части Краснодарского края – на территории Таманского полуострова в Темрюкском районе. Находки были сделаны в степной местности вблизи Азовского моря в районе посёлка Кучугуры в 1996 году, а затем и на берегу лимана Цокур в урочище Яхнов 2006 году (Stolyarov, 2009; Попов, Хомицкий, 2017). В 2018 году был найден в поселке Береговой, а также в станице Старотитаровской в 2019 году. В 2020 году был зарегистрирован на территории села Сукко, что говорит о более широком распространении вида, чем считалось ранее. Занесён в Красную книгу Краснодарского края (Терсков, 2021). Отмечен на целинных участках Приазовской возвышенности и Приазовской низменности в Донецкой области. Также населяет целинные степные участки в долинах рек Приазовья и на Донецком краже (Мартынов, Никулина, 2020).

Ранее не был известен в Ростовской области, является новым видом для фауны региона. На наш взгляд, причиной расширения ареала через степные участки с юго-западного

побережья Краснодарского края на северо-восток стали расселительные миграции вследствие аридизации климата (Гудко и др., 2021). В ином случае вид мог изначально обитать в регионе, но в силу своего малого размера и редкой встречаемости, что можно также объяснить его чувствительностью к антропогенной нагрузке (Мартынов, Никулина, 2020), он не был обнаружен исследователями ранее.

Биология и экология. Степной вид, связан с целинными участками и встречается в низкотравных степных биотопах с участием полыней (Терсков, 2021). Редок (Мирзоян, Батишвили, 1982). Популяция на Таманском полуострове выявлена на участке целинной разнотравно-злаковой закустаренной степи с куртинами *Stipa pennata* L. (1753) и *Glycyrrhiza glabra* L., 1753. Хищник, охотится на сухих растениях (Результаты..., 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обнаружение указанных в статье видов является следствием непрерывного обогащения энтомофауны Ростовской области. По-видимому, в границах региона их численность не велика. Установить категорию статуса редкости пока не представляется возможным в силу недостатка данных.

Отсутствие сведений об обитании на территории Ростовской области описываемой морфотормы *C. cinnaberinus* обуславливается некоторой степенью неполноты текущих сборов энтомологического материала. Вероятно, микропопуляции этого вида очень локальны, компактны и малочисленны, что затрудняет выявление жуков при сборах маршрутным методом. *C. cinnaberinus* f. *rubropronotum* может быть рекомендована для включения Красную книгу Ростовской области или перечень видов животных, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и мониторинге на территории региона.

Нарывник *Sitaris muralis* (Forster, 1771) впервые указывается для Ростовской области и, вероятно, был завезён с партией реализуемой продукции, поскольку указанный экземпляр был собран на рынке в городском массиве.

Богомол *Ameles heldreichi* (Brunner, 1882) также является новым видом для фауны региона. Его обнаружение может быть объяснено двумя факторами. Во-первых, расширением ареала в ходе миграции через степные участки с юго-западного побережья Краснодарского края на северо-восток вследствие аридизации климата. Во-вторых, вид мог изначально обитать в регионе, но в силу низкой численности, малого размера и скрытности, не был обнаружен ранее. Точки новейших сборов позволили уточнить современные границы ареала *A. heldreichi*.

В заключение отметим, что для получения более подробных сведений о распространении, численности, биологии и экологии этих и других редких или неопределённых по статусу таксонов, необходима интенсификация всестороннего изучения региональной энтомофауны с привлечением широкого круга специалистов.

Благодарности. Авторы благодарны научному сотруднику лаборатории гидробиологии ЮНЦ РАН Е. Н. Терскову за верификацию видовой принадлежности *Ameles heldreichi* и ведущему научному сотруднику Ростовского филиала ФГБУ «ВНИИКР» Д. Г. Касаткину за фотографию *Sitaris muralis*.

Список литературы

- Бей-Биенко Г. Я. Отряд Mantoptera – Богомолы. Т. 1. Низшие древнекрылые с неполным превращением. – Определитель насекомых европейской части СССР. – М.–Л.: Наука, 1964. – С. 173.
- Гапон Д. А. Мраморный щитник *Halyomorpha halys* (Stål, 1855) (Heteroptera: Pentatomidae): расширение ареала в европейской части России, описание имаго, личиночных стадий и диагностика вида // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2019. – Т. 15, № 2. – 241–247.
- Гудко В. Н., Усатов А. В., Азарин К. В. Анализ гидротермических условий в Ростовской области в период 1960–2019 гг. // Аридные экосистемы. – 2021. – Т. 27, № 4 (89). – С. 25–31.
- Гниненко Ю. И., Ширяева Н. В., Щуров В. И. Самшитовая огнёвка – новый инвазивный организм в лесах Российского Кавказа // Карантин растений. Наука и практика. – 2014. – № 1(7). – С. 32–36.

Иванов С. П., Науменко С. П., Пузанов Д. В., Фатерыга А. В. Богомол *Hierodula transcaucasica* (Mantodea, Mantidae), новый для фауны Европы вид, обнаруженный в Крыму // Загальна і прикладна ентомологія в Україні: Тези доповідей наукової ентомологічної конференції, присвяченої пам'яті члена-кореспондента НАН України, доктора біологічних наук, професора В. Г. Доліна (Львів, 15–19 серпня 2005 г.). – Львів, 2005. – С. 98–99.

Иванов С. П., Швецов В. А., Будашкин Ю. И., Пузанов Д. В., Жидков В. Ю. Апробация метода борьбы с самшитовой огнёвкой (*Cydalima perspectalis*) на основе искусственного разведения и выпуска в очаги поражения самшита колхидского складчатокрылых ОС-энтомофагов – *Euodynerus posticus* // Экосистемы. – 2015. – № 4. – С. 30–44.

Иванов С. П., Фатерыга А. В., Жидков В. Ю., Пивоваренко Н. А. Гигантская смоляная пчела *Megachile* (*Callomegachile*) *sculpturalise* Smith, 1853 (Нупенортера, Apoidea, Megachilidae) – инвазивный вид в Крыму (заметки о его биологии) // Современные достижения в области апидологии: сборник статей I Международной научно-практической конференции. 24 июня 2021 г. – Уфа: ФГБОУ ВО «БГПУ им. М. Акмуллы», 2021. – С. 16–23.

Карпун Н. Н., Булгаков Т. С., Журавлева Е. Н. Атлас вредителей и болезней декоративных насаждений на юге России. Хвойные породы. – Сочи: ФГБУН ФИЦ «Субтропический научный центр Российской академии наук», 2021. – 216 с.

Литвинюк Н. А. К 20-летию Казантипского природного заповедника: итоги и перспективы // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». – 2018. – Вып. 9. – С. 92–94.

Лябзина С. Н., Узенбаев С. Д. Энтомологическая коллекция: методическое пособие. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. – 36 с.

Мартынов В. В., Никулина Т. В. Видовой состав и современное распространение Богомоловых (Mantodea) в Донбассе // Пространственно-временные аспекты функционирования биосистем: Материалы XVI Международной научной экологической конференции, посвященной памяти Александра Владимировича Присного (Белгород, 24–26 ноября 2020 г.). – Белгород: ИД «БелГУ» НИУ «БелГУ», 2020. – С. 64–66.

Мирзоян С. А., Батишвили Б. Д. Редкие насекомые. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 165 с.

Муленко М. А., Карпенко Г. О., Жаков О. В. Энтомофауна о. Хортиця // Природа острова Хортиця. Выпуск 2. – Запоріжжя: Національний заповідник «Хортиця», 2016. – С. 101–151.

Определитель насекомых европейской части СССР. Т. II. Жесткокрылые и веерокрылые / [ред. Г. Я. Бей-Биенко]. – М. – Л.: Наука, 1965. – 668 с.

Оспищев Р. Н., Романчук Р. В. Инвазии самшитовой огнёвки в Ростове-на-Дону // Защита и карантин растений. – 2021. – № 3. – С. 35–37. DOI 10.47528/1026-8634_2021_3_35

Плавильщиков Н. Н. Определитель насекомых: краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России. – М.: Топикал, 1994. – 544 с.

Плоскотелка *Cucujus cinnaberinus* Scop., 1763 (Cucujidae) [Электронный ресурс]. – Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи. – 1999. – Режим доступа: <https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/Rus/cuccinkm.htm> (просмотрено 13.01.2023).

Плоскотелка красная [Электронный ресурс]. – Красная книга Воронежской области. – 2016. – Режим доступа: <https://cicon.ru/cucujus-cinnaberinus.html> (просмотрено 13.01.2023).

Полтавский А. Н. Миграции совок (Lepidoptera: Noctuidae) в Ростовской области в 2005–2006 гг. // Эверсманния. – 2007. – № 9. – С. 46–51.

Полтавский А. Н. Аннотированный каталог насекомых-вредителей интродуцированных растений в Ботаническом саду Южного федерального университета // Труды Ботанического сада Южного федерального университета. Выпуск 2. – Ростов-на-Дону; Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2017. – С. 120–138.

Полтавский А. Н., Артохин К. С. Массовые размножения и миграции насекомых в Ростовской области в 2019 году // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: Материалы XXII международной научной конференции (Грозный, 04–06 ноября 2020 г.). – Махачкала: ИП Овчинников Михаил Артурович (Типография Алеф), 2020. – С. 347–350.

Попов И. Б., Хомицкий Е. Е. Богомол крымский – *Ameles taurica* J. // Красная книга Краснодарского края. Животные / 3-е изд. – Краснодар: [б. и.], 2017. – С. 143–144.

Пушкар Т. И., Кавурка В. В. Богомоли (Mantodea) острова Джарилгач (південь України) // Зоологічний кур'єр. – № 10. – Київ, 2016. – С. 16–17.

Результаты мониторинга видов растений, животных и грибов, занесенных в Красную книгу Краснодарского края (2007–2011) / Адм. Краснодар. края; отв. ред. В. И. Щуров; научн. ред. А. С. Замотайлов, В. И. Щуров, Р. А. Мнацеканов. – Ижевск: Издательский дом «Университет», 2012. – 250 с.

Романчук Р. В., Хачиков Э. А., Поушкова С. В. Материалы к фауне чешуекрылых (Lepidoptera) Цимлянских песков в Ростовской области (Россия). Сообщение I // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2019. – Т. 15, № 2. – С. 381–386. DOI: 10.23885/181433262019152-381386

Романчук Р. В., Мещерякова И. С., Поушкова С. В., Касаткин Д. Г., Хачиков Э. А., Купрюшкин Д. П. К распространению ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) на юге Ростовской области // Экосистемы. – 2022. – № 32. – С. 33–41.

Терсков Е. Н. Новые и интересные находки богомолы (Mantodea) и прямокрылых (Orthoptera) в Ростовской области и Краснодарском крае // Труды Южного научного центра Российской академии наук. Т. 9. Исследования молодых ученых. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2021. – С. 87–95. DOI: 10.23885/1993-6621-2021-9-87-95

Тхабисимова А. У., Шаповалов М. И. Ситарис муралис (степной) *Sitaris muralis* (Forster, 1771) // Красная книга Республики Адыгея. Часть 2. Животные / 2-е изд. – Майкоп, 2012. – С. 121.

Черняков Д. О., Уманець О. Ю., Селюнина З. В. Перспективи усунення фрагментарності заповідної зони Чорноморського біосферного заповідника на Кінбурнському півострові // Природничий альманах. Серія: Біологічні науки. – 2010. – № 14. – С. 200–207.

Шохин И. В., Хачиков Э. А. *Acrossus bimaculatus* (Laxmann, 1770) (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) – первая находка в Ростовской области за сто лет // Наука Юга России. – 2019. – Т. 15, № 1. – С. 78–81. DOI 10.7868/S25000640190109

Bonacci T, Mazzei A, Horák J, Brandmayr P. *Cucujus tulliae* sp. n. – an endemic Mediterranean saproxylic beetle from genus *Cucujus* Fabricius, 1775 (Coleoptera, Cucujidae), and keys for identification of adults and larvae native to Europe. ZooKeys. – 2012. – N 212. – P. 63–79. DOI: 10.3897/zookeys.212.3254

Ivanov S. P., Fateryga A. V. First record of the invasive giant resin bee *Megachile (Callomegachile) sculpturalis* Smith, 1853 (Hymenoptera: Megachilidae) in the Crimea // Far Eastern Entomologist. – 2019. – N 395. – P. 7–13.

Karpun N. N., Zhuravleva E. N., Shoshina E. I., Kirichenko N. I. The detection of an alien pest, the cotton leaf roller *Haritalodes decorata* (Lepidoptera: Crambidae), on the Black Sea Coast of Russia // Far Eastern Entomologist. – 2022. – N 465. – P. 12–21. DOI 10.25221/fee.465.3

Khachikov E. A. Kazeev K. Sh., Poushkova S. V. The Cypress Jewel Beetle *Lamprodila festiva* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Buprestidae) – a real threat to the relict juniper forests of the Black Sea coast of the Caucasus // Russian Journal of Biological Invasions. – 2022. – Vol. 15, N 4. – P. 101. DOI 10.35885/1996-1499-15-4-101-101

Orlova-Bienkowskaja, M. J., Bieńkowski A. O. Southern range expansion of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in Russia threatens ash and olive trees in the Middle East and Southern Europe // Forests. – 2022a. – Vol. 13, N 4. DOI 10.3390/f13040541

Orlova-Bienkowskaja M. J., Bieńkowski A. O. Low heat availability could limit the potential spread of the emerald ash borer to Northern Europe (prognosis based on growing degree days per year) // Insects. – 2022b. – Vol. 13, N 1. DOI 10.3390/insects13010052

Stolyarov M. V. A Praying Mantis Species (Mantidae) New for the Fauna of Russia // Entomological Review. – 2009. – Vol. 89, N 1. – P. 116–117.

Villani M. Proposal of a new arrangement of the Amelini genera *Ameles* Burmeister, 1838 and *Parameles* Saussure, 1869 status restauratus, with taxonomic remarks on some species (Insecta: Mantodea: Amelidae) // Quaderno di studi e notizie di storia naturale della Romagna. – N 52. – 2020. – P. 111–174.

Romanchuk R. V., Klimovich K. G., Khachikov E. A., Elfimova N. S., Poushkova S. V. New and interesting findings of insects in Rostov Oblast with notes on biology and ecology. Issue 2. // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 103–110.

The publication discusses the processes of enrichment of the entomofauna of the south of the Russian Federation. The paper continues a series of ecological and faunistic articles devoted to the description of interesting and rare findings of insects in Rostov oblast. The purpose of the study is to provide information on the *Sitaris muralis* (Forster, 1771) and the *Ameles heldreichi* (Brunner, 1882), the taxa which were not previously recorded in Rostov oblast. Moreover, the authors describe a new morphoform of the *Cucujus cinnaberinus* (Scopoli, 1763). The research gives a review of the distribution of identified species, provides information about the features of their biology and ecology as well as their abundance. Furthermore, it evaluates appropriateness of their inclusion in the next edition of the Rostov Oblast Red Data Book. It was found out that the number of analysed *C. cinnaberinus* morphoform in the Rostov Oblast results from incompleteness of the current entomological collection. Probably, its micropopulations are very local, compact, and small, which makes it difficult to identify beetles. *C. c. f. rubropronotum* can be recommended for inclusion in the list of animal species that need special attention to their condition in the natural environment and monitoring of their population in the region. *S. muralis* was reported for the first time to be found in Rostov Oblast, therefore, and was probably brought from Crimea with a consignment of fruit. The mantis *A. heldreichi* is also a new species for the fauna of the region. Presumably, aridization of adjacent territories may have caused the expansion of the species habitat from the southwestern coast of Krasnodar krai to the northeast through the steppe areas. However, the praying mantis could originally live in Rostov region, but due to its low abundance, small size, and secrecy, it was not discovered earlier.

Key words: fauna of insects, rare species, biological diversity, Rostov Oblast.

Поступила в редакцию 27.04.23
Принята к печати 30.05.23

УДК: 595.794

Надвидовая ассоциация шмелей (*Hymenoptera*, *Apidae*, *Bombus*) в Омской области в конце периода летной активности

Крайнов И. В.¹, Саттаров В. Н.², Кассал Б. Ю.³

¹ Омский государственный педагогический университет
Омск, Россия
kivsib@mail.ru

² Башкирский государственный педагогический университет имени М. Акмуллы
Уфа, Россия
wener5791@yandex.ru

³ Омский государственный университет имени Ф. М. Достоевского
Омск, Россия
bykassal@mail.ru

Сообщается, что основными кормовыми растениями шмелей надвидовой ассоциации лесостепного Прииртышья в конце их летной активности (II декада августа – III декада сентября) являются 25 видов растений из семи семейств. Надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области в конце летной активности состоит из нескольких взаимодействующих групп, которые в определенные периоды формируются из различного числа шмелей. Изучение шмелей проводилось в 2007–2017 годах на территории Омской области, преимущественно в 11 административных районах. Материалом для исследований послужили данные регистрации посещений шмелями кормовых растений с целью индивидуального питания или фуражировки (сбора провизии). За время исследований было зафиксировано более 2450 индивидуальных посещений шмелями цветков и соцветий растений. Для выявления взаимосвязей между биологическими видами, обитающими на одной территории, использован метод ассоциативных правил. Схемы ассоциативных связей выстраивались на каждую декаду исследуемого периода. На схеме отмечалась связь между шмелями при наличии конкретного кормового растения, на котором они взаимодействовали. С учетом времени лёта шмелей и посещения ими конкретного вида кормового растения выделялись конкурирующие группы шмелей. Далее проводилась количественная оценка таких групп, и оценивались изменения видового состава групп и динамика изменения числа конкурентных групп шмелей. Установлено, что наибольшее число конкурирующих групп надвидовой ассоциации формируется во II декаде августа, когда цветет наибольшее число кормовых растений. Далее происходит постепенное уменьшение количества конкурирующих групп шмелей, что связано с уменьшением количества кормовых растений. Начиная со II декады сентября, по причине неблагоприятных погодных условий, возможен ранний переход на зимовку всех видов шмелей надвидовой ассоциации. Следовательно, надвидовая ассоциация шмелей центральной лесостепи Омской области в конце летной активности в период перед зимовкой сформирована различным числом групп, объединяющих различное число конкурирующих видов шмелей.

Ключевые слова: шмель, надвидовая ассоциация, кормовые растения, конкурентные группы, лесостепь, Омская область..

ВВЕДЕНИЕ

Взаимосвязь энтомофильных растений и шмелей является наиболее ярким вариантом мутуализма, сложившегося в результате длительной коэволюции цветковых растений и насекомых. В тоже время, полилектичность позволяет шмелям существовать в различных биогеоценозах, посещать практически все растения, с которых можно взять пыльцу или нектар (Рубанова, Абрамчук, 2016). Надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области включает в себя виды со средними и сильными ассоциативными связями (Крайнов, 2015; Крайнов, Кассал, 2015).

Большое значение для шмелей имеет наличие кормовой базы в два значимых периода жизни: в начале летной активности после выхода с зимовки и в конце летной активности в период перед зимовкой. Для первого периода это условие обусловлено необходимостью полноценного выкармливания потомства, что в дальнейшем сказывается на развитии

шмелиной семьи, а для второго периода – поддержание жизнедеятельности самки до ухода на зимовку.

Несмотря на в целом относительно высокую изученность шмелей, остаются малоизученными ряд вопросов, касающихся их межвидового взаимодействия, приобретающих особую актуальность в связи с нарастанием современных процессов деградации экосистем.

Цель настоящей работы – выявить и дать эколого-биологическую оценку конкурирующим группам надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в конце летней активности перед уходом на зимовку.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили данные регистрации посещений шмелями кормовых растений с целью индивидуального питания или фуражировки (сбора провизии). За время исследований было зафиксировано более 2450 индивидуальных посещений шмелями цветков и соцветий растений.

Сбор материала проводился во время комплексных экологических экспедиций, организованных и финансируемых Омским областным клубом натуралистов «Птичья Гавань» (1983–2002 гг.), Омским отделением Русского географического общества, Омским отделением РосГео и ФГУ ТФИ ПРиООС МПР России по Омской области (2003–2010 гг.), а также правительством Омской области (2007–2014 гг.).

Изучение шмелей проводилось в 2007–2017 годах на территории Омской области, преимущественно в 11 административных районах (рис. 1).

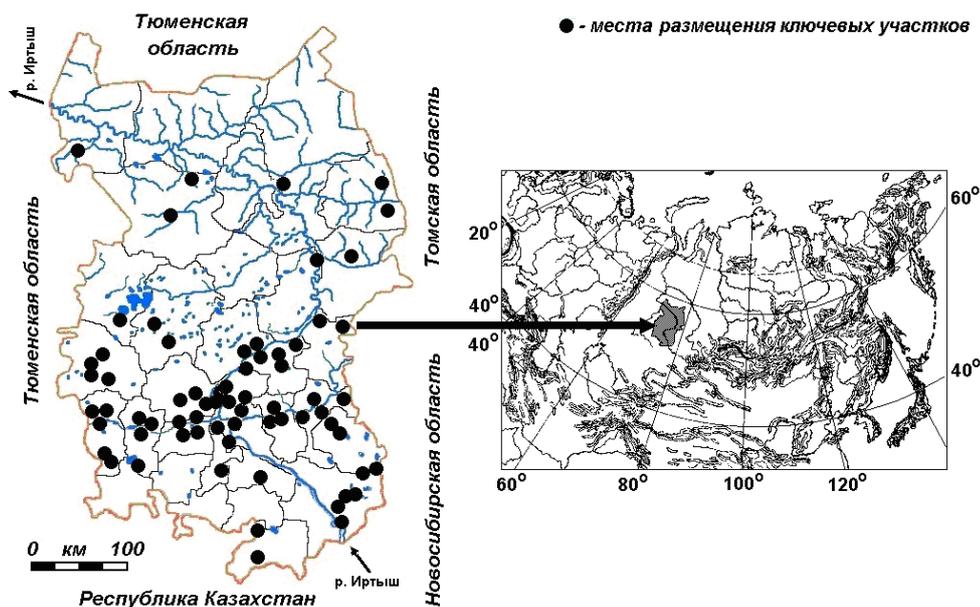


Рис. 1. Карта-схема Омской области с указанием пунктов сбора материала

Обследовались биотопы в окрестностях населенных пунктов Называевского р-на: с. Князево, с. Нововоскресенка, с. Лорис-Меликово, г. Называевск; Саргатского р-на: пгт. Саргатское, д. Верблюжье, с. Баженово, с. Увальная Бития); Исилькульского р-на: г. Исилькуль, с. Украинка, с. Медвежье, с. Маргенау, п. Лесной, д. Новодонка; Москаленского р-на: пгт. Москаленки, с. Тумановка, д. Спартак; Марьяновского р-на: пгт. Марьяновка, с. Новая Шараповка, с. Орловка, пос. Конезаводский; Любинского р-на: с. Любино-Малороссы, ст. Новокиевская, пос. Политотдел, пос. Камышловский, п.г.т. Красный Яр; Омского р-на: с. с. Красноярка, с. Давыдовка, с. Подгородка, с. Чернолучье, с. Петровка,

с. Ребровка, п. Ключи, п. Новоомский и г. Омск; Горьковского р-на: с. Исаковка, с. Серебряное, с. Лежанка, д. Алексеевка, п.г.т. Горьковское; Нижнеомского р-на: д. Радищево, с. Пустынное; Кормиловского р-она: ст. Сыропятское, д. Корниловка, с. Георгиевка, с. Алексеевка, пгт. Кормиловка; Калачинского р-на: с. Осокино, с. Воскресенка, с. Орловка, г. Калачинск. Общая площадь исследованной территории центральной лесостепи ~26'686 км². Некоторые из биотопов шмелей надвидовой ассоциации в центральной лесостепи Омской области представлены на рисунке 2.



Рис. 2. Биотопы обитания шмелей надвидовой ассоциации в центральной лесостепи Омской области

a – ивовые насаждения; *b* – леса березовые (колки), разреженные; *c* – луга, влажные; *d* – поляны; *e* – степи, луговые; *f* – луга, суходольные.

Сбор материала и количественные учёты шмелей проводили по известным методикам (Попов, 1950; Песенко, 1974; Березин, Бейко, 1998). Определение видов производилось визуально; в случае затруднений с определением видовой принадлежности, шмелей отлавливали стандартным энтомологическим сачком, живыми помещали в чашки Петри и детально осматривали с использованием лупы с 4–6 кратным увеличением, после чего шмелей выпускали в природу. При невозможности визуального определения вида особь замаривали этилацетатом в морилке. Трофическая приуроченность шмелей редких видов оценивалась в ходе отслеживания перелетов шмеля от одного растения на другое с отметкой видовой принадлежности посещаемых им кормовых растений.

В качестве основных оценочных биотопов были выделены:

- леса березовые, осиново-березовые и смешанные (березовые с участием сосны, ели, других видов), в том числе разреженные, с сомкнутыми кронами, влажные, сырые, заболоченные, их опушки, поляны, вырубки и гари;
- луга закустаренные, суходольные, остепненные, солонцеватые и солончаковые, влажные, сырые и заболоченные;
- степи луговые и разнотравно-ковыльные;
- берега рек, озер, болот, ивовые заросли;
- травянистые болота;
- антропогенные биотопы: посевы и поля, пары и залежи, обочины дорог и межи полей, сельские населенные пункты, свалки и помойки, сады и огороды.

Для выявления взаимосвязей между биологическими видами, обитающими на одной территории, использован метод ассоциативных правил (Атепалихин и др., 2013).

В случае, когда менее 25 % обитающих на территории видов шмелей одновременно использовали определенные виды растений, их трофическая связь оценивалась как слабая; 25–50 % – как средняя; более 50 % – как сильная.

Под надвидовой ассоциацией шмелей понимается группа видов, объединенная сильными трофическими связями; в определенных условиях обитания эта группа может быть дополнена видами со средними трофическими связями.

Под ассоциативными связями понимается наличие определенных отношений между особями одного вида из разных семей, между разными видами одного или разных родов.

Под группой взаимодействующих шмелей понимается фрагмент надвидовой ассоциации, кормящихся на одном виде растений.

Ассоциативные связи шмелей формируются в виде протокооперации или конкуренции. Протокооперация проявляется очень широко, поскольку каждый из видов шмелей полилект и собирает провизию с целого ряда видов растений. Конкуренционные отношения так же распространены, поскольку на отдельных видах растений, как правило, фуражируют несколько видов шмелей.

Характеристика видового разнообразия топических комплексов шмелей проводилась по следующим показателям: число видов, индексы Шеннона-Уивера и Бергера-Паркера.

Схемы ассоциативных связей выстраивались на каждую декаду исследуемого периода. На схеме отмечалась связь между шмелями при наличии конкретного кормового растения, на котором они взаимодействовали.

С учетом времени лёта шмелей и посещения ими конкретного вида кормового растения выделялись конкурирующие группы шмелей. Далее проводилась количественная оценка таких групп и оценивались изменения видового состава групп и динамика изменения числа конкурентных групп шмелей.

Видовую принадлежность шмелей определяли по определителям (Loken, 1973; Панфилов, 1978). Для определения видов подрода *Psithyrus* использовали определительную таблицу А. Локена (Loken, 1984). Современное название видов и их подродовая принадлежность даны известным сводкам (Williams, 1998; Michener, 2000; Williams et al. 2008). Приведены наиболее употребляемые русские названия видов, в ряде случаев адекватные латинским.

Основными руководствами для проведения исследований, связанных с изучением растений (определение видовой принадлежности и пр.) были монографии: Полевая геоботаника (1959–1968) и Флора Сибири (1989–2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований и сведений из ряда работ (Адаховский, 2007; Лузянин, 2009), данные по срокам летной активности у шмелей одних и тех же видов в разные годы и в разных областях разнятся. При этом не прослеживается влияние климатических условий территорий на окончание и начало лета, так, например, у шмеля мохового (*Bombus muscorum*) в Кемеровской области начало лета приходится на III декаду апреля, а в Удмуртии, с более благоприятными климатическими условиями, на II декаду мая. Начало лета шмеля пластинчатозубого (*B. serrisquama*) в Кемеровской области также приходится на III декаду апреля, а в Удмуртии на II декаду мая (Игнатенко, 2006; Адаховский, 2007; Бывальцев, 2009; Лузянин, 2009; Колесова, 2010). Анализ вышеприведенных данных показывает, что колебания сроков лета шмелей возможны в пределах 1–2 декад. На наш взгляд, это может быть обусловлено как отличиями погодных условий, так и отличиями в расположении мест зимовки самок. Учитывая сроки лета видов, входящих в надвидовую ассоциацию шмелей лесостепи Омской области, мы выделили период окончания летной активности шмелей – со II декады августа по III декаду сентября.

В зависимости от погодных условий в период перед зимовкой, сроки летной активности шмелей могут смещаться, поэтому в перечень основных кормовых растений нами включены виды, цветущие в течение двух декад до окончания лета самок-основательниц.

Изученные биотопы в конце периода летной активности в лесостепи Омской области посещают от 5 до 13 видов шмелей (табл. 1). Уровень видового богатства выше в разреженных березовых лесах (колках) и их опушках, разреженных осиново-березовых лесах и их опушках, на вырубках, гарях, полянах, остепненных и влажных лугах, в луговых степях, на берега рек, озер, болот, в посевах, полях, на парах, залежах, на обочинах дорог, межах полей. Значения индекса Шеннона-Уивера для данных биотопов превышают 2,1. Показатели индекса Бергера-Паркера свидетельствуют о присутствии в надвидовой ассоциации видов-супердоминантов: шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*).

Обилие видов шмелей-кукушек из подрода *Psithyrus* определяется наличием видов шмелей-хозяев (Потапов и др., 2013). По данным А. Локен (Loken, 1984), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*) является гнездовым паразитом шмель малый земляной (*B. lucorum*). В центральной лесостепи Омской области зарегистрировано обилие шмеля малого земляного (*B. lucorum*), а также шмеля-кукушки привязанного (*B. bohemicus*), вероятно являющегося гнездовым паразитом обилие шмеля малого земляного (*B. lucorum*).

Во II декаде августа нами выделено 16 групп шмелей, образующих надвидовую ассоциацию и состоящих из 12 видов шмелей: шмель необыкновенный (*B. confusus*), шмель садовый (*B. hortorum*), шмель изменчивый (*B. humilis*), шмель пятнистоспинный (*B. maculidorsis*), шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель Зихеля (*B. sicheli*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*), шмель-кукушка скальный (*B. rupestris*) (рис. 3).

Данные виды шмелей конкурировали на 24 видах растений: астрагал датский (*Astragalus danicus*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), noneя русская (*Nonea rossica*), бодяк огородный (*Cirsium oleraceum*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), бодяк разнолистный (*C. heterophyllum*), василек синий (*Centaurea cyanus*), подорожник обыкновенный (*Plantago major*), василёк шероховатый (*C. scabiosa*), клевер гибридный (*T. hybridum*), чертополох курчавый (*Carduus crispus*), чистец болотный (*Stachys palustris*), лопух войлочный (*Arctium tomentosum*), осот полевой (*Sonchus arvensis*), люцерна посевная (*Medicago sativa*), горошек лесной (*Vicia sylvatica*), подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*), нивяник

Таблица 1

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей надвидовой ассоциации в выборках из центральной лесостепи Омской области в конце периода летной активности

Биотоп	Вид шмеля													Объем выборки, экз	Число видов	Индекс Шеннона-Уивера, H	Индекс Бергера-Паркера, %
	Шмель необыкновенный	Шмель садовый	Шмель изменчивый	Шмель пятнистоспинный	Шмель малый земляной	Шмель малый каменный	Шмель пластинчатозубый	Шмель Зихеля	Шмель сестринский	Шмель конский	Шмель-кукушка полевой	Шмель-кукушка привязанный	Шмель-кукушка скальный				
1	1,5	9,6	4,4	2,9	21,5	8,1	2,2	13,3	6,7	8,1	5,9	9,6	5,2	134	13	2,3	22
2	-	6,6	5,0	1,7	34,8	6,6	-	14,9	6,6	8,3	6,6	8,3	-	60	10	2,0	35
3	-	7,1	7,1	-	35,7	7,1	7,1	21,4	-	14,3	-	-	-	14	7	1,7	36
4	12,5	12,5	12,5	12,5	12,5	-	12,5	12,5	-	12,5	-	-	-	8	8	2,1	13
5	1,8	9,6	3,0	1,8	24,0	6,0	1,8	8,4	7,8	8,4	6,0	9,6	5,4	156	13	2,3	24
6	-	5,9	-	-	38,2	-	-	14,7	11,8	8,8	5,9	14,7	-	34	7	1,7	38
7	-	6,7	13,4	-	20,1	-	-	13,4	6,7	20,1	-	20,1	-	15	7	1,9	20
8	1,4	10,5	3,5	2,1	21,0	7,7	2,1	12,6	6,3	9,8	5,6	11,2	4,9	141	13	2,3	21
9	-	6,9	3,4	1,7	39,6	1,7	1,7	12,0	3,4	13,7	3,4	12,0	-	58	11	1,9	40
10	-	10,0	6,7	-	20,0	10,0	-	16,7	10,0	13,3	6,7	6,7	-	30	9	2,1	20
11	12,5	12,5	12,5	12,5	12,5	-	12,5	12,5	-	12,5	-	-	-	8	8	2,1	13
12	1,7	33,0	6,6	3,3	75,9	19,8	4,9	28,1	19,8	29,7	16,5	37,9	14,9	179	13	2,3	76
13	-	3,2	-	-	38,6	-	-	12,9	12,9	9,66	6,44	16,1	-	31	7	1,7	39
14	-	6,7	13,4	-	20,1	-	-	13,4	6,7	20,1	-	20,1	-	15	7	1,9	20
15	-	7,2	3,6	2,9	28,8	8,6	-	12,2	8,6	11,5	5,76	5,76	3,6	137	11	2,2	29
16	1,5	11,1	4,44	2,9	23,7	6,7	1,5	10,4	9,6	8,9	5,2	7,4	5,9	134	13	2,3	24
17	-	13,2	-	5,3	23,7	13,2	2,6	18,4	5,3	5,3	-	5,3	7,9	38	10	2,1	24
18	1,1	9,7	3,2	2,7	23,2	7,6	0,5	11,3	7,6	19	10,3	11,9	3,8	182	13	1,9	23
19	-	11,6	4,2	3,2	24,2	8,4	2,1	15,8	6,3	7,4	4,2	9,5	3,2	95	12	2,3	24
20	-	-	10,0	-	60,0	-	10,0	-	-	-	-	20,0	-	10	4	1,1	60
21	3,5	8,8	1,8	2,6	29,9	2,6	1,8	12,3	8,8	7,0	7,0	7,9	5,3	113	13	2,2	30
22	5,0	10,0	10,0	10,0	25,0	5,0	5,0	5,0	-	10,0	-	15,0	-	20	10	2,2	25
23	-	-	20,0	-	20,0	-	-	20,0	-	20,0	-	20,0	-	10	5	1,6	20
24	-	18,2	2,3	6,8	15,9	13,6	2,3	13,6	2,3	9,1	2,3	9,1	4,5	44	12	2,3	16
25	-	15,8	5,3	10,5	21,1	15,8	5,3	15,8	-	10,5	-	-	-	19	8	2,0	21
26	1,2	14,4	-	1,2	28,8	3,6	2,4	9,6	8,4	9,6	4,8	13,2	2,4	83	12	2,1	29
27	4,5	4,5	13,6	4,5	22,7	-	4,5	13,6	-	13,6	-	18,2	-	22	9	2,0	23
28	2,8	13,9	8,3	2,8	22,2	-	2,8	11,1	-	19,4	-	16,6	-	36	9	2,0	22
29	3,9	8,6	-	1,6	26,5	10,1	1,6	9,4	8,6	10,1	5,5	10,9	3,1	128	12	2,2	27
30	2,8	8,8	-	2,2	30,3	8,3	3,3	8,8	7,7	9,4	4,4	8,8	3,3	179	12	2,2	30
31	3,4	7,5	0,7	1,4	30,6	5,4	4,8	8,8	9,5	8,2	6,2	8,2	4,1	145	13	2,2	31
32	4,0	6,0	-	-	44,0	2,0	12,0	4,0	10,0	6,0	2,0	4,0	4,0	49	11	1,9	44
33	-	11,3	-	2,3	10,5	9,0	10,2	5,7	14,7	6,8	4,5	4,5	-	88	10	2,1	11
34	5,3	15,8	-	-	42,1	2,6	15,8	2,6	2,6	2,6	-	10,5	-	38	9	1,7	42

Примечание к таблице. Под нумерацией в первой колонке скрыты следующие биотопы: 1 – леса березовые (колки), разреженные; 2 – леса березовые (колки), с сомкнутыми кронами; 3 – леса березовые (колки), влажные; 4 – леса березовые (колки), сырые; 5 – леса березовые (колки), разреженные, опушки; 6 – леса березовые (колки), влажные, опушки; 7 – леса березовые (колки), сырые, заболоченные, опушки; 8 – леса осиново-березовые, разреженные; 9 – леса осиново-березовые, с сомкнутыми

кронами; 10 – леса осиново-березовые, влажные; 11 – леса осиново-березовые, заболоченные; 12 – леса осиново-березовые, разреженные, опушки; 13 – леса осиново-березовые, влажные, опушки; 14 – леса осиново-березовые, сырые, заболоченные, опушки; 15 – поляны; 16 – вырубки, гари; 17 – луга, закустаренные; 18 – луга, суходольные; 19 – луга, остепненные; 20 – луга, солонцеватые и солончаковые; 21 – луга, влажные; 22 – луга, сырые; 23 – луга, заболоченные; 24 – степи, луговые; 25 – степи, разнотравно-ковыльные; 26 – берега рек, озер, болот; 27 – ивовые заросли; 28 – травянистые болота; 29 – посева, поля; 30 – пары, залежи; 31 – обочины дорог, межи полей; 32 – сельские населенные пункты; 33 – свалки, помойки; 34 – сады, огороды.

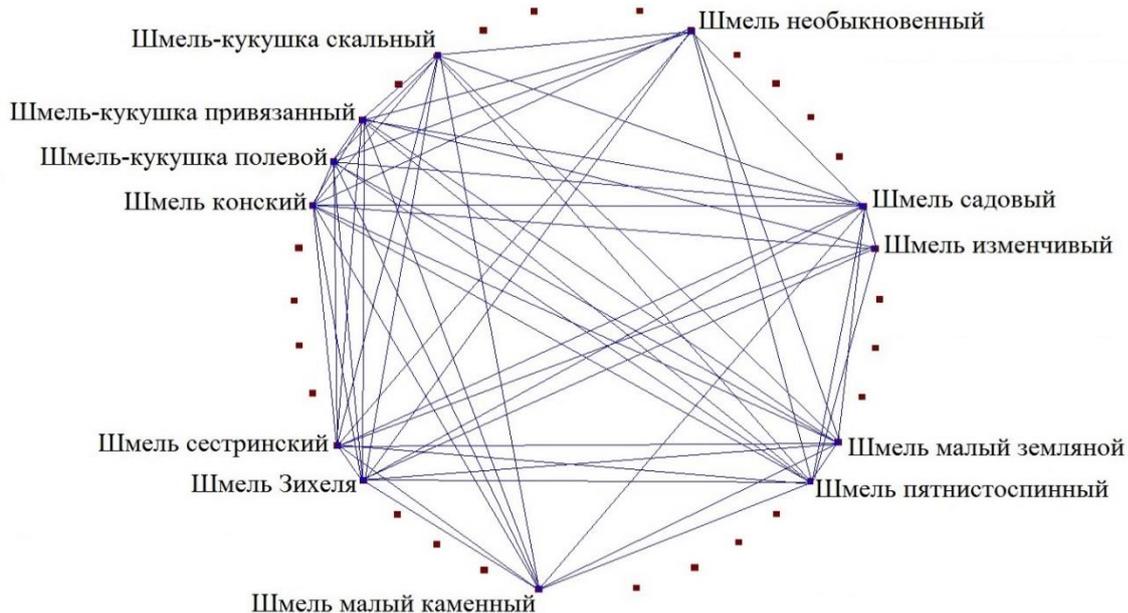


Рис. 3. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области во II декаде августа

обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*), кипрей болотный (*Epilobium palustre*), донник белый (*Melilotus albus*), пустырник пятилопастный (*Leonurus quinquelobatus*), скерда сибирская (*Crepis sibirica*).

В III декаде августа выявлено 14 групп шмелей, образующих надвидовую ассоциацию состоящих из 12 видов шмелей: шмель необыкновенный (*B. confusus*), шмель садовый (*B. hortorum*), шмель изменчивый (*B. humilis*), шмель пятнистоспинный (*B. maculidorsis*), шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель Зихеля (*B. sicheli*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*), шмель-кукушка скальный (*B. rupestris*) (рис. 4).

Данные виды шмелей конкурировали на 16 видах растений: ноня русская (*N. rossica*), бодяк огородный (*C. oleraceum*), лапчатка серебристая (*P. argentea*), василек синий (*C. cyanus*), подорожник обыкновенный (*P. major*), чертополох курчавый (*C. crispus*), осот полевой (*S. arvensis*), горошек лесной (*V. sylvatica*), подсолнечник однолетний (*H. annuus*), нивяник обыкновенный (*L. vulgare*), душица обыкновенная (*O. vulgare*), иван-чай узколистный (*C. angustifolium*), кипрей болотный (*E. palustre*), донник белый (*M. albus*), пустырник пятилопастный (*L. quinquelobatus*), скерда сибирская (*C. sibirica*), трехреберник продырявленный (*Tripleurospermum maritimum*).

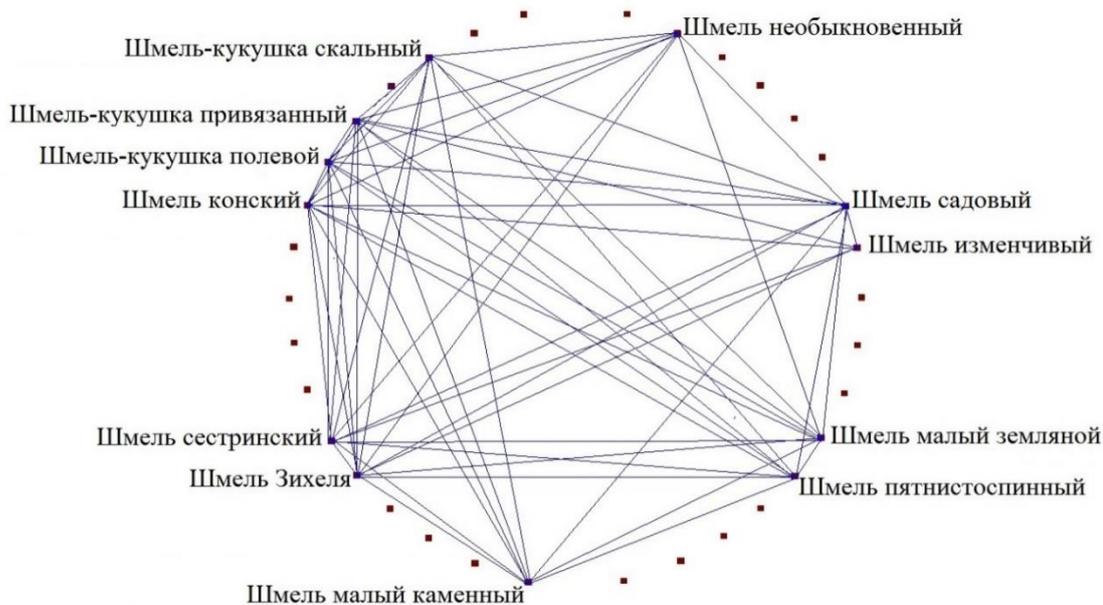


Рис. 4. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в III декаде августа

В I декаде сентября выявлено восемь групп шмелей, образующих надвидовую ассоциацию, состоящую из 9 видов шмелей: шмель садовый (*B. hortorum*), шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель пластинчатозубчатый (*B. serrisquama*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*), шмель-кукушка скальный (*B. rupestris*) (рис. 5), которые конкурировали на семи видах растений: бодяк огородный (*C. oleraceum*), подорожник обыкновенный (*P. major*), чертополох курчавый (*C. crispus*), осот полевой (*S. arvensis*), подсолнечник однолетний (*H. annuus*), донник белый (*M. albus*), трехреберник продырявленный (*T. maritimum*).

Во II декаде сентября выявлено четыре группы шмелей, образующих надвидовую ассоциацию, состоящую из 7 видов шмелей: шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель пластинчатозубчатый (*B. serrisquama*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*) (рис. 6), которые конкурировали на четырех видах растений: бодяк огородный (*C. oleraceum*), осот полевой (*S. arvensis*), подсолнечник однолетний (*H. annuus*), трехреберник продырявленный (*T. maritimum*).

В III декаде сентября выявлено две группы шмелей, образующих надвидовую ассоциацию, состоящую из четырех видов шмелей: шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель пластинчатозубчатый (*B. serrisquama*), шмель сестринский (*B. soroensis*) (рис. 7), которые конкурировали на двух видах растений: осот полевой (*S. arvensis*) и трехреберник продырявленный (*T. maritimum*).

Надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области формируется за счет их взаимодействия на определенных видах кормовых растений. На каждом виде цветущего растения, произрастающем в исследуемом районе, формируется группа конкурирующих видов шмелей, определенного видового состава и численности. Формирование видового состава и динамика конкурентных групп в течение активного периода жизни шмелей происходит под влиянием трех основных факторов:

- сроки лета шмелей;
- сроки цветения растения (объекта конкуренции);
- кормовые предпочтения шмелей.

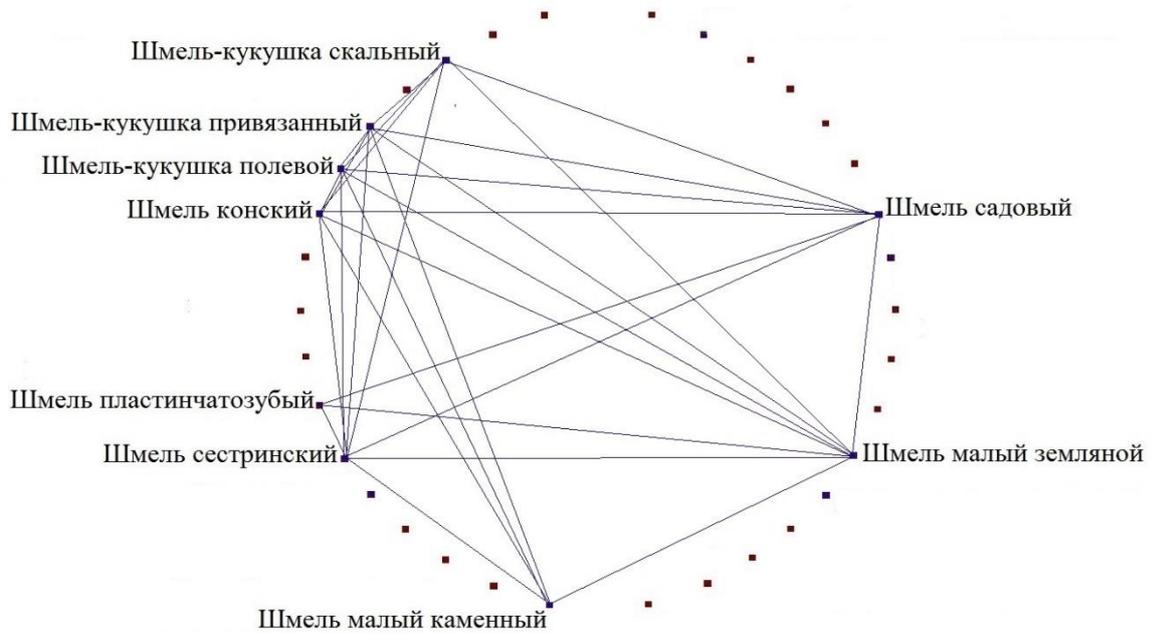


Рис. 5. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в первой декаде сентября

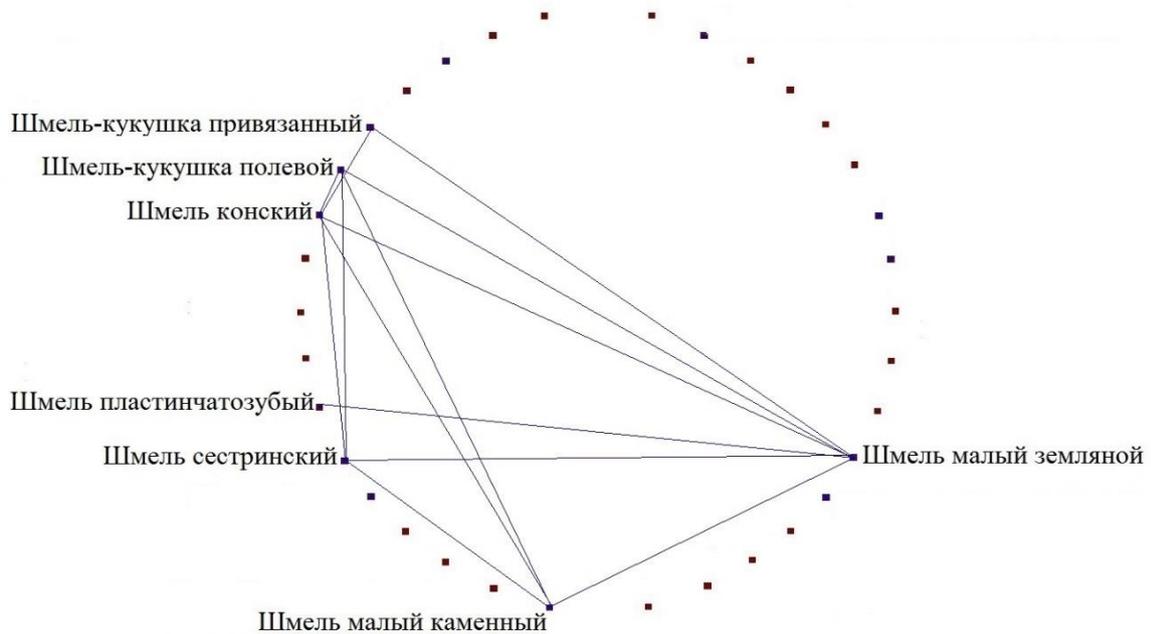


Рис. 6. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области во II декаде сентября

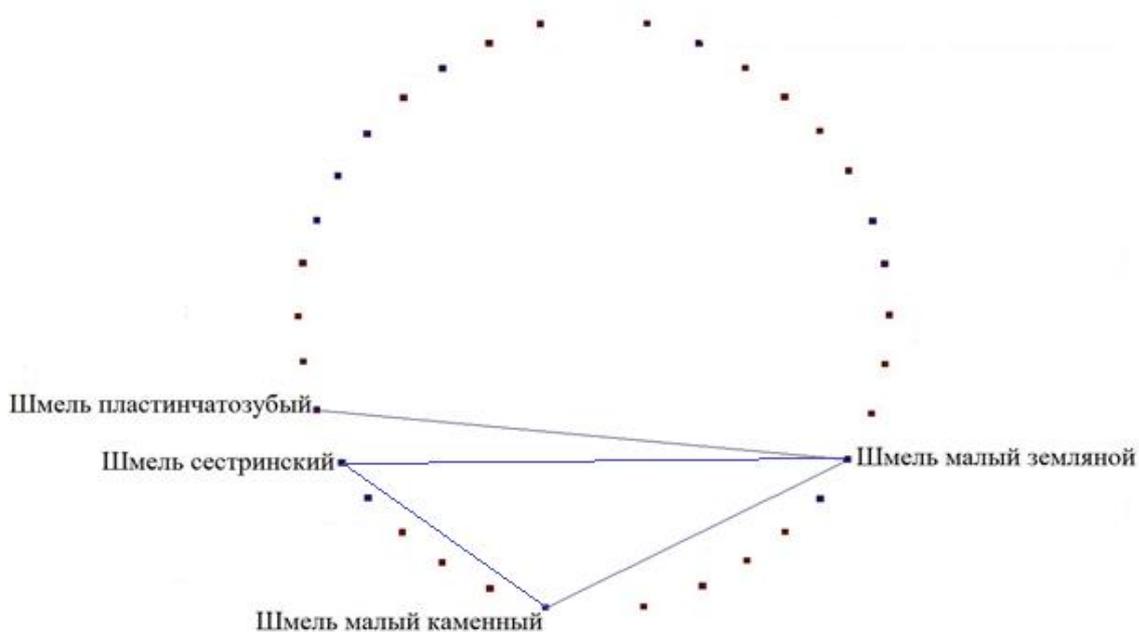


Рис. 7. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в III декаде сентября

Структура и состав надвидовой ассоциации шмелей конкретного биотопа определяется не только перечисленными факторами, но некоторым другими, например, наличием подходящих условий для гнездования или разнообразием и плотностью кормовых растений.

Число конкурентных групп шмелей, составляющих надвидовую ассоциацию в центральной лесостепи Омской области в конце периода летной активности, начиная со II декады августа по III декаду сентября закономерно убывает, что можно объяснить постепенным уменьшением разнообразия кормовых растений.

Таблица 2

Динамика изменения числа конкурентных групп шмелей, составляющих надвидовую ассоциацию в центральной лесостепи Омской области

Число шмелей в группе	Число групп шмелей				
	Август, декада		Сентябрь, декада		
	II	III	I	II	III
2	7	8	3	2	1
3	2	1	-	1	1
4	2	2	2	-	-
5	1	-	1	1	-
6	2	2	-	-	-
7	-	-	1	-	-
9	1	1	-	-	-
10	1	-	-	-	-
Итого	16	14	7	4	2

Таким образом, восемь конкурирующих групп надвидовой ассоциации шмелей, состоящих из двух видов отмечено в III декаде августа. Две конкурирующие группы надвидовой ассоциации, состоящих из трех видов шмелей, отмечено во II декаде августа. По две конкурирующие группы надвидовой ассоциации, состоящих из четырёх видов шмелей, отмечено во II декаде августа – I декаде сентября. По одной конкурирующей группе надвидовой ассоциации, состоящих из пяти видов шмелей, отмечено во II декаде августа и в I–II декадах сентября. По две конкурирующие группы надвидовой ассоциации, состоящих из шести видов шмелей, отмечено во II–III декадах августа. Одна конкурирующая группа надвидовой ассоциации, состоящая из семи видов шмелей, отмечена в I декаде сентября. По одной конкурирующей группе надвидовой ассоциации, состоящей из девяти видов шмелей, отмечено во II–III декадах августа. Одна конкурирующая группа надвидовой ассоциации, состоящая из 10 видов шмелей, отмечена во II декаде августа.

Установлено, что наибольшее число конкурирующих групп надвидовой ассоциации формируется во II декаде августа, когда цветет наибольшее число кормовых растений. Далее происходит постепенное уменьшение количества конкурирующих групп шмелей, что связано с уменьшением количества кормовых растений. Следовательно, надвидовая ассоциация шмелей центральной лесостепи Омской области в конце летной активности в период перед зимовкой сформирована различным числом групп, объединяющих различное число конкурирующих видов шмелей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований установлено, что надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области в конце летной активности включает 12 видов шмелей. Наибольшее количество групп взаимодействующих шмелей – 16 видов, выявлено во II декаде августа в период цветения 24 видов кормовых растений.

В данный период отмечаются различные сочетания взаимодействующих групп. Однако, максимальное количество взаимодействующих видов в одной группе не превышает 10. При этом различные сочетания видов формируют семь микрогрупп – по два вида в каждой. В III декаде августа в период цветения 16 видов кормовых растений выявлено 14 групп взаимодействующих шмелей. По причине смены спектра кормовых растений изменилось максимальное количество взаимодействующих видов шмелей в одной группе на одном кормовом растении – стало девять. Количество микрогрупп, объединяющих по два вида, увеличивается до восьми.

Начиная с I декады сентября, количество видов кормовых растений резко уменьшается, шмели активно уходят на зимовку, поэтому происходит сокращение взаимодействующих групп – семь на семи видах кормовых растений. Максимальное количество взаимодействующих видов шмелей на одном кормовом растении в одной группе – семь. Количество микрогрупп, объединяющих по два вида, сокращается до трех.

Во II декаде сентября в период цветения четырех видов кормовых растений выявлено четыре группы взаимодействующих шмелей. Максимальное количество взаимодействующих видов шмелей на одном кормовом растении в одной группе сокращается до пяти и количество микрогрупп насчитывает – две. Начиная с этой декады, по причине неблагоприятных погодных условий, возможен ранний переход на зимовку всех видов шмелей надвидовой ассоциации.

В III декаде сентября в период цветения двух видов кормовых растений выявлено две группы взаимодействующих шмелей. Максимальное количество взаимодействующих видов шмелей на одном кормовом растении в одной группе остается на уровне двух, а количество микрогрупп сокращается до одной.

Список литературы

- Адаховский Д. А. Изучение фауны, экологии и разнообразия шмелиных Удмуртии. – Ижевск, 2007. – 112 с.
- Атепалихин М. С., Кассал Б. Ю., Белим С. В. Использование ассоциативных правил для выявления взаимосвязи мест обитания биологических видов // Вестник Омского университета. – 2014. – № 2 (72). – С. 125–129.
- Березин М. В., Бейко В. Б. Видовое разнообразие шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) большого города (на примере Москвы) // Научные исследования в зоологических парках. – Москва, 1998. – С. 89–102.
- Бывальцев А. М. Шмели (Hymenoptera: Apidae, Bombini) лесостепного и степного юга Западно-Сибирской равнины: фауна и население: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2009. – 21 с.
- Игнатенко Е. В. Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) Хинганского заповедника и его окрестностей: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2006. – 24 с.
- Колесова Н. С. Видовое разнообразие и структура населения шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*, *Psithyrus*) трансформированных таежных экосистем Вологодской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2010. – 21 с.
- Крайнов И. В. Трофическая характеристика надвидовой ассоциации шмелей Омской лесостепи // Омский научный вестник. – 2015. – № 1 (138). – С. 178–181.
- Крайнов И. В., Кассал Б. Ю. Надвидовые ассоциации шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) лесостепного Прииртышья // Омский научный вестник. – 2015. – № 1 (138). – С. 237–240.
- Лузянин С. Л. Видовое разнообразие и экология пчел трибы Bombini (Hymenoptera, Apidae) естественных и урбанизированных экосистем Кузнецко-Салаирской горной области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Барнаул, 2009. – 20 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые / [Под общ. ред. Г. С. Медведева]. – Л.: Наука, 1978. – Ч. I. – 584 с.
- Панфилов Д. В. Определительные таблицы видов сем. Apidae – Пчелиные / Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Ч. 1. – Л., 1978. – С. 508–519.
- Песенко Ю. А. О биоценологическом направлении в исследованиях по экологии опыления зоофильных растений // Журнал общей биологии. – 1974. – Том 35, выпуск 4. – С. 507–517.
- Полевая геоботаника / [Под ред. Е. А. Лавренко, А. А. Корчагина]. – Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР. – Том 1–5. – 1959–1968.
- Попов В. В. Сбор и изучение опылителей сельскохозяйственных культур и других растений // В помощь работающим на ползащитных лесных полосах. – Москва, Ленинград: Издательство АН СССР, 1950. – 36 с.
- Потапов Г. С., Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Карелии // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. – 2013. – № 4. – С. 70–76.
- Рубанова О. А., Абрамчук А. В. Трофические связи шмелей заказника «Камышанова поляна» // Пчеловодство, 2016. – № 5. – С. 57–59.
- Флора Сибири. Тома 1–14 / [Под ред. Л. И. Кашина, И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло и др.]. – Новосибирск: Наука, 1989–2003.
- Loken A. Studies of Scandinavian Bumble Bees (Hymenoptera, Apidae) // Norwegian Journal of Entomology. – 1973. – Vol. 20, N 1. – P. 1–218.
- Loken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lapeletiere (Hymenoptera, Apidae) // Entomologica Scandinavica. 1984. Suppl. 23. – 45 pp.
- Michener C. D. The bees of the world. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 963 p.
- Williams P. H. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bulletin of the Natural History Museum. London. (Entomology). – 1998. – Vol. 67 (1). – P. 79–152.
- Williams P. H., Cameron S. A., Hines H. M., Cederberg B., Rasmont P. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*) // Apidology. – 2008. – №. 39. – P. 46–74.

Krainov I. V., Sattarov V. N., Kassal B. Yu. Supraspecific association of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in the Omsk region at the end of flight activity // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 111–123.

It is reported that 25 plant species from seven families are the main forage plants of bumblebees of the supraspecific association of the forest-steppe Irtysh region at the end of their flight activity (II decade of August – III decade of September). The supraspecific association of bumblebees of the forest-steppe of the Omsk region at the end of flight activity consists of several interacting groups, which at certain periods are formed from a different number of bumblebees. The study of bumblebees was conducted in 2007–2017 on the territory of the Omsk region, mainly in 11 administrative districts. The material for the research was based on the data of registration of visits of bumblebees to forage plants for individual nutrition or foraging (collecting provision). During the research, more than 2.450 individual visits of bumblebees to flowers and inflorescences were recorded. The method of associative rules was used to identify the relationships between biological species living in the same territory. Charts of associative connections were made for each decade of the study period. The diagrams show the relationship between bumblebees in the presence of a specific forage plant on which they interacted. The timing of bumblebees' flight and their visit to a particular forage plant was used to identify competing groups of bumblebees. Further, a quantitative assessment of such groups was carried out, and changes in the species composition within the groups and the dynamics of changes in the number of competitive bumblebee groups were evaluated. It was found out that the highest number of competing groups of the supraspecific association was formed in the second decade of August, when the largest number of forage plants bloomed. Then, there was a gradual decrease in the number of competing groups of bumblebees as the number of forage plants decreased. An early transition to hibernation of all types of bumblebees of the supraspecific association is possible starting from the second decade of September, due to unfavorable weather conditions. Therefore, at the end of flight activity in the period before hibernation the supraspecific association of bumblebees of the central forest-steppe of the Omsk region is formed by a different number of groups uniting a different number of competing bumblebee species.

Key words: bumblebee, supraspecific association, forage plants, competitive groups, forest-steppe, Omsk region.

*Поступила в редакцию 15.08.22
Принята к печати 31.05.23*

УДК 598.2(482.78)

Фауна птиц Республики Мордовия: изменения состава, статуса и численности видов

Спиридонов С. Н.¹, Гришуткин Г. Ф.², Лысенков Е. В.³

¹ Мордовский государственный педагогический университет имени М. Е. Евсевьева
Саранск, Россия
alcedo@rambler.ru

² Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича и национального парка «Смольный»
Саранск, Россия
grishutkingf@yandex.ru

³ Главное бассейновое управление по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов, Камско-Волжский филиал
Саранск, Россия
vobir.frm@mail.ru

Инвентаризация фауны птиц Республики Мордовия началась в середине XX века. В 1975 году появился первый опубликованный список видов птиц Мордовии, который включал 233 вида. Затем списки с изменениями видового состава, статуса и численности птиц были опубликованы 8 раз и последний перечень в 2013 году включал 259 видов. В работе приведен анализ всех ранее опубликованных списков видов птиц Мордовии. Выявлено различие в количестве видов и характере пребывания в регионе. Исследования 2012–2022 годов выявили 12 новых видов птиц для региона: краснозобая гагара, большой баклан, рыжая цапля, степной орел, красавка, черноголовый хохотун, моевка, чайконосная крачка, бородастая неясыть, сирийский дятел, желтолобая трясогузка, овсянка-ремез. Все они имеют документальные подтверждения в фотографиях и публикациях. Состав авифауны Мордовии на начало 2023 года насчитывает 271 вид, которые отмечены в регионе за все время орнитологических исследований. Всего в Мордовии отмечено 190 гнездящихся видов, 42 пролетных, 34 залетных и 5 зимующих. За последние 10 лет у некоторых видов сменился статус. К гнездящимся видам на основании находок гнезд и выводков отнесены воробьиный сычик и черноголовый чекан, которые ранее были пролетными и залетными. Требуется уточнение гнездового статуса у серого гуся, лебедя-кликлуна, скопы, беркута, балобана, степной пустельги, белой куропатки, дрофы, чернолоблого сорокопуга, которые не найдены на гнездовании за последние 50 и более лет. По сравнению с данными 1975 года фауна птиц Мордовии пополнилась 38 видами (11 воробьиных и 27 неворобьиных птиц). На гнездовании встречены малая поганка, белый аист, лебедь-шипун, красноносый нырок, ходулочник, белошекая крачка, средний пестрый дятел, соловьиный сверчок, индийская камышевка, тростниковая камышевка, черноголовый чекан, горихвостка-чернушка, обыкновенный ремез, остальные виды отмечены на пролете или во время залетов.

Ключевые слова: птицы, видовой состав; численность; фауна; статус вида, Республика Мордовия.

ВВЕДЕНИЕ

Глобальные изменения, в том числе вызванные деятельностью человека, оказывают значительное влияние на биоразнообразие и приводят к его сокращению, что наблюдается во всем мире. Оценить степень уменьшения биоразнообразия невозможно без точной оценки видового богатства, в том числе его динамики (Schmeller et al., 2017; Bird et al., 2020). Мониторинговые работы по составу фауны страны или региона представляют собой важную задачу для изучения и сохранения биоразнообразия (Коблик и др., 2006). Сохранение видов птиц и млекопитающих невозможно без оценки их состояния в природной среде, выбора природоохранных мероприятий для наиболее уязвимых видов (Luther et al., 2016). Наиболее изучены в большинстве стран фауны высших позвоночных животных, в том числе птиц (Collen et al., 2009). Фаунистические списки птиц есть как для мировой фауны, так и для многих стран и частей света (Dickinson, 2003; Dickinson, Remsen, 2013; European..., 2017; BirdLife, 2021; Chesser et al., 2022). Для отдельных групп птиц существуют современные видовые списки с оценкой численности для больших территорий (Keller et al., 2020).

Для Российской Федерации также существует несколько изданий списков птиц, последнее из которых вышло в 2014 году (Коблик, Архипов, 2014). Видовой состав птиц регионов европейской части России изучен достаточно полно. В виде списков или обобщающих монографий он есть для всех регионов России, в том числе по сопредельным с Мордовией территориям (Бакка, Киселева, 2017; Ключевые..., 2000 и др.). Фауна птиц Республики Мордовия, особенности их пребывания в регионе, численность, экология многих видов в целом изучены сравнительно подробно и отражена во многих публикациях. Первый список птиц Мордовии был опубликован в середине 1970-х годов (Луговой, 1975) и включал 233 вида.

Цель данной работы – оценка известных видовых списков птиц Мордовии для понимания динамики видового состава, относительной численности и статуса каждого вида, а также представление современных данных (на 01.01.2023 год) по орнитофауне Мордовии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Республика Мордовия расположена в центре Русской равнины на границе смешанных и широколиственных лесов и лесостепя. Центральная и восточная часть региона относится к Приволжской возвышенности, западная – к Окско-Донской низменности, расположена в юго-западной части бассейна реки Волги в междуречье рек Сура и Мокша (Ямашкин, 1998).

На севере граничит с Нижегородской областью, на юге – Пензенской, на западе – Рязанской, на востоке – Ульяновской и на северо-востоке с Республикой Чувашия. Как самостоятельная административная единица, в которую были включены полностью или частично Пензенская (Саранский, Инсарский, Краснослободский, часть Наровчатского уездов), Симбирская (Ардатовский, части Алатырского и Карсунского уездов), Нижегородская (части Лукояновского и Сергачского уездов) и Тамбовская (части Темниковского и Спасского уездов) губернии, Республика Мордовия была образована в 1928 году.

Изучение фауны птиц современной территории Республики Мордовия насчитывает более 150 лет. Первые отрывочные сведения о птицах территорий, позднее вошедших в современные границы региона, есть в работах П. С. Палласа, более подробные сведения по орнитофауне стали появляться в результате работ М. Н. Богданова (1871), а в конце XIX–начале XX веков благодаря исследованиям Б. М. Житкова, С. А. Бутурлина (1906), С. А. Резцова (1910), П. В. Серебровского (1918), В. М. Артоболевского (1923–24). В ряде из них приводятся видовые списки, нередко анотированные, но составить по ним список видов, обитающих на рубеже XIX–XX веков в границах современной Мордовии невозможно, так как для многих видов не указаны конкретные места встреч на территориях разных губерний.

Первый список птиц Мордовии представил А. Е. Луговой (1975). В дальнейшем расширение орнитологических исследований в регионе, в том числе активное участие орнитологов-любителей, позволило получить дополнительные данные о распространении многих видов и выявить новые для региона. Всего для Мордовии за последние 50 лет известно 9 ревизий орнитофауны, отличающихся полнотой анализа фауны, разным подходом к выделению относительной численности птиц и их статуса (Луговой, 1975; Альба, 1983; Астрадамов, Лысенков, 1985; Лысенков, 1991; Астрадамов и др., 1996; Лапшин, Лысенков, 1998; Лысенков и др., 2000; Лапшин, Лысенков, 2003; Спиридонов и др., 2013), которые мы использовали для рассмотрения динамики авифауны региона.

На данный момент возникла необходимость анализа и обобщения новых данных по видовому составу, относительной численности и статуса видов в Мордовии. Это связано как с принятым в регионе временным интервалом для подобных работ (раз в 10 лет), так и проведенным анализом фауны и пересмотра относительной численности видов в ходе подготовки региональных материалов для Европейского проекта по оценке численности и ее динамики для птиц европейской части России (результаты проекта “European Red List of Birds”) (Мищенко и др., 2017) и многолетнего сбора материала для Атласа гнездящихся птиц Европейской России (Атлас..., 2020). Для ряда видов, чаще всего крупных и хорошо

изученных, учитывали многолетние результаты мониторинга и для них данные близки к абсолютным. Относительная численность для многих видов указана в виде экспертных оценок, при которых учитывались материалы учетов в разных биотопах и их экстраполяция на всю территорию Мордовии, исходя из общих площадей того или иного местообитания, подходящего прежде всего для гнездования. Использовали как основные литературные источники для региона, так и неопубликованные сведения по ряду видов. Особое внимание уделяли достоверности наблюдений, включая в список виды, по которым имелись документальные подтверждения (качественные фото или видеосъемка, запись голоса, наличие тушки птицы).

В предложенном нами новом списке орнитофауны Мордовии принят стандартный подход для составления перечня видов, с указанием их статуса и численности. При характеристике статуса вида использованы общепринятые обозначения (см. комментарии к табл. 1). В некоторых видовых списках прошлых лет для отдельных видов приводятся двойные характеристики численности и статуса. Например, для ряда видов уток указываются данные о численности на гнездовании и пролете. В подобных случаях, для компактности основной таблицы (табл. 1), материалы по относительной численности на пролете мы опускали, отдавая предпочтение более значимой, по нашему мнению, оценке вида на гнездовании.

Для характеристики относительной численности использована логарифмическая шкала, принятая при составлении Атласа гнездящихся птиц Европейской России (Атлас..., 2020), а также буквенные обозначения, используемые нами ранее (Спиридонов и др., 2013): рр. – очень редкий вид (1–10 гнездящихся пар/встреч в регионе); р. – редкий (11–100 пар/встреч в регионе); мл. – малочисленный (101–1000 пар/встреч в регионе); об. – обычный (1001–10000 пар/встреч в регионе); мн. – многочисленный (>10001 пар/встреч в регионе).

Расположение видов и их русские и латинские названия в таблице (табл. 1) указаны согласно специальной сводке (Коблик и др., 2006). При этом учитывали современную таксономию видов, особенно для списков, опубликованных в прошлом веке. Например, приводимая в предыдущих работах желтоголовая трясогузка, в настоящей статье для всех списков принимается как малая желтоголовая трясогузка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Планомерные исследования орнитофауны по всей территории Республики Мордовия начали проводиться с середины 1960-х годов.

Первый список птиц Мордовии, насчитывающий 233 вида достоверно встреченных в регионе, опубликовал сотрудник Мордовского педагогического института (в настоящее время – университета) им. М. Е. Евсевьева (далее МГПИ) А. Е. Луговой (1975). Хотя в его работе, написанной в виде учебного пособия, было мало уделено внимания статусу отдельных видов и их численности, данный список следует считать основой для всех последующих работ подобного плана для региона (табл. 1).

В 1983 году Л. Д. Альба (Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва) приводит свой список (табл. 1) птиц Мордовии, с включением в него 253 видов (хотя в вводной части к его работе указывается 267 видов). За основу был взят список А. Е. Лугового (1975), но между тем в него были внесены так же виды, пребывание которых в Мордовии достоверно никем на тот момент не было зафиксировано, они встречались (часто единичные встречи) только в близлежащих регионах и А. Е. Луговой лишь предполагал их редчайшие залеты в Мордовию. К таким видам из списка Л. Д. Альбы относятся, например, розовый фламинго, черный гриф, белоголовый сип, хрустан, исландский песочник, малый веретенник, вилхвостая чайка, полярная крачка, саджа, пеночка-зарничка, клест-сосновик, белокрылый клест, ни один из которых пока достоверно в Мордовии не встречен. Морянка, степной орел, камнешарка, ходулочник, средний кроншнеп, клуша, овсянка-ремез достоверно в регионе были отмечены позднее. При этом в списке отсутствуют шилохвость, гоголь, лазоревка,

Таблица 1

Состав орнитофауны Республики Мордовия

Вид, отряд	Статус вида и относительная численность								
	Луговой, 1975	Альба, 1983	Астрадамов, Лысенков, 1985	Лысенков, 1991	Астрадамов и др., 1996	Лапшин, Лысенков, 1998; Лысенков и др., 2000	Лапшин, Лысенков, 2003	Спиридонов и др., 2013	Наши данные, 2023
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Gaviiformes									
<i>Gavia stellata</i> (Pontoppidan, 1763)	–	–	–	–	рр. зал.	–	–	–	рр. зал.
<i>G. arctica</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	рр.	пр.	ррр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.
Podicipediformes									
<i>Tachybaptus ruficollis</i> (Pallas, 1764)	–	–	–	–	–	–	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.
<i>Podiceps nigricollis</i> C.L. Brehm, 1831	+	нр. пр.	рр.	пр.	рр. пр.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>P. auritus</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	рр.	пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	р. зал.	р. зал.
<i>P. grisegena</i> (Boddaert, 1783)	+	нр. пр.	ррр.	зал.	рр. пр.	р. пр.	р. пр.	рр. зал.	рр. зал.
<i>P. cristatus</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	ррр.	гн.	рр. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
Pelecaniformes									
<i>Phalacrocorax carbo</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.
Ciconiiformes									
<i>Botaurus stellaris</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>Ixobrychus minutus</i> (Linnaeus, 1766)	+	п. гн.	о.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	р. гн.
<i>Casmerodius albus</i> (Linnaeus, 1758)	+	зал.	–	–	–	–	р. пр.	рр. зал.	р. зал.
<i>Ardea cinerea</i> Linnaeus, 1758	+	р. гн.	рр.	гн.	оо. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>A. purpurea</i> Linnaeus, 1766	–	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.
<i>Ciconia ciconia</i> (Linnaeus, 1758)	–	зал.	–	зал.	ррр. зал.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.
<i>C. nigra</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.
Phoenicopteriformes									
<i>Phoenicopus roseus</i> Pallas, 1811	–	зал.	–	–	–	–	–	–	–
Anseriformes									
<i>Branta leucopsis</i> (Bechstein, 1803)	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.	рр. зал.
<i>B. ruficollis</i> (Pallas, 1769)	+	зал.	ррр.	зал.	ррр. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	рр. зал.
<i>Anser anser</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	р.	пр.	оо. пр.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. пр.
<i>A. albifrons</i> (Scopoli, 1769)	+	рег. пр.	рр.	пр.	оо. пр.	об. пр.	об. пр.	мн. пр.	мн. пр.
<i>A. fabalis</i> (Latham, 1787)	+	рег. пр.	р.	пр.	оо. пр.	мн. пр.	мн. пр.	об. пр.	об. пр.
<i>A. erythropus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	рр. пр.	–
<i>Cygnus olor</i> (J.F. Gmelin, 1789)	–	нр. пр.	–	пр.	р. пр.	р. пр.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.
<i>C. cygnus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	рр.	пр.	р. пр.	рр. гн.	рр. гн.	р. пр.	р. пр.
<i>Tadorna ferruginea</i> (Pallas, 1764)	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.	рр. зал.
<i>T. tadorna</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	ррр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.
<i>Anas platyrhynchos</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>A. crecca</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>A. strepera</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	ррр.	пр.	рр. пр.	р. пр.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.
<i>A. penelope</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	р.	пр.	о. пр.	об. пр.	об. пр.	мн. пр.	мн. пр.
<i>A. acuta</i> Linnaeus, 1758	+	–	р.	гн.	ррр. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	рр. гн.
<i>A. querquedula</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>A. clypeata</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	р.	пр.	о. пр.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Netta rufina</i> (Pallas, 1773)	–	зал.	ррр.	зал.	–	рр. зал.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.
<i>Aythya ferina</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	р.	пр.	о. пр.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.
<i>A. nyroca</i> (Güldenstädt, 1770)	+	нр. пр.	р.	–	ррр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. зал.	рр. зал.
<i>A. fuligula</i> (Linnaeus, 1758)	+	рег. пр.	р.	гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>A. marila</i> (Linnaeus, 1761)	–	рег. пр.	ррр.	пр.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	р. пр.	р. пр.

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Clangula hyemalis</i> (Linnaeus, 1758)	–	зал.	–	–	–	–	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.
<i>Bucephala clangula</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	р.	пр.	о. пр.	об. пр.	об. пр.	об. пр.	об. пр.
<i>Melanitta nigra</i> (Linnaeus, 1758)	+	зал.	ррр.	зал.	ррр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.*
<i>M. fusca</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	ррр.	зал.	ррр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	р. пр.
<i>Mergellus albellus</i> Linnaeus, 1758	+	нр. пр.	ррр.	пр.	рр. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	мл. пр.
<i>Mergus serrator</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	ррр.	пр.	рр. пр.	р. пр.	р. пр.	рр. пр.	рр. пр.*
<i>M. merganser</i> Linnaeus, 1758	+	нр. пр.	ррр.	пр.	ррр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	р. пр.	р. пр.
Falconiformes									
<i>Pandion haliaetus</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. пр.	р. пр.
<i>Pernis apivorus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	рр.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>Milvus migrans</i> (Boddaert, 1783)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Circus cyaneus</i> (Linnaeus, 1766)	+	п. гн.	о.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>C. macrourus</i> (S.G. Gmelin, 1771)	+	р. гн.	р.	гн.	ррр. пр.	р. пр.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.
<i>C. pygargus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>C. aeruginosus</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	о. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>Accipiter gentilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>A. nisus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>Buteo lagopus</i> (Pontoppidan, 1763)	+	рег. зим	р.	пр.	о. пр.	об. пр. мл. зим.	об. пр.	об. пр.	об. пр.
<i>B. buteo</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Circaetus gallicus</i> (J.F. Gmelin, 1788)	+	в. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>Hieraaetus pennatus</i> (J.F. Gmelin, 1788)	+	в. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	мл. гн.	р. гн.
<i>Aquila nipalensis</i> Hodgson, 1833	–	зал.	–	–	–	–	–	–	рр. зал.
<i>A. clanga</i> Pallas, 1811	+	р. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>A. heliaca</i> Savigny, 1809	+	р. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>A. chrysaetos</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн. рр. зим.	рр. гн. рр. зим.	рр. гн.	рр. пр.
<i>Haliaeetus albicilla</i> (Linnaeus, 1758)	+	зал.	ррр.	зал.	ррр. пр.	рр. пр. р. зим.	рр. пр. рр. зим.	р. гн.	рр. гн.
<i>Aegypius monachus</i> (Linnaeus, 1766)	–	зал.	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gyps fulvus</i> (Hablizl, 1783)	–	зал.	–	–	–	–	–	–	–
<i>Falco cherrug</i> J.E. Gray, 1834	+	р. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. зал.
<i>F. peregrinus</i> Tunstall, 1771	+	в. гн.	ррр.	пр.	ррр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.
<i>F. subbuteo</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	–	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>F. columbarius</i> Linnaeus, 1758	+	нр. пр.	ррр.	пр.	рр. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.
<i>F. vespertinus</i> Linnaeus, 1758	+	р. гн.	ррр.	гн.	р. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>F. naumanni</i> Fleischer, 1818	+	р. гн.	р.	гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.?	рр. гн.?
<i>F. tinnunculus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
Galliformes									
<i>Lagopus lagopus</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	–	–	р. пр.	рр. гн.	рр. гн.	рр. зал.	рр. зал.
<i>Lyrurus tetrax</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Tetrao urogallus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>Tetrastes bonasia</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Perdix perdix</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.	об. гн.
<i>Coturnix coturnix</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
Gruiformes									
<i>Grus grus</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Anthropoides virgo</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.
<i>Rallus aquaticus</i> Linnaeus, 1758	+	в. гн.	рр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>Porzana porzana</i> (Linnaeus, 1766)	+	р. гн.	о.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>P. parva</i> (Scopoli, 1769)	+	в. гн.	р.	зал.	ррр. пр.	рр. пр.	рр. гн.	мл. гн.	р. гн.
<i>P. pusilla</i> (Pallas, 1776)	+	в. гн.		зал.	ррр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. зал.
<i>Crex crex</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Gallinula chloropus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Fulica atra</i> Linnaeus, 1758	+	в. гн.	рр.	гн.	ррр. гн.	мл. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Otis tarda</i> Linnaeus, 1758 *	+	зал.	х.	–	х.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.*
<i>Tetrax tetrax</i> (Linnaeus, 1758)	+	зал.	–	–	ррр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.	рр. зал.

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Charadriiformes									
<i>Pluvialis squatarola</i> (Linnaeus, 1758)	+	зал.	ppp.	зал.	pp. зал.	р. зал.	р. зал.	pp. зал.	pp. зал.
<i>P. apricaria</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	ppp.	пр.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.
<i>Charadrius hiaticula</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	pp.	пр.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.
<i>C. dubius</i> Scopoli, 1786	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>Eudromias morinellus</i> (Linnaeus, 1758)	-	зал.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vanellus vanellus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Arenaria interpres</i> (Linnaeus, 1758)	-	зал.	-	-	-	-	pp. зал.	pp. зал.	pp. зал.
<i>Himantopus himantopus</i> (Linnaeus, 1758)	-	зал.	ppp.	-	-	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.
<i>Haematopus ostralegus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	о. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Tringa ochropus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>T. glareola</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	р.	-	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	об. пр.	об. пр.
<i>T. nebularia</i> (Gunnerus, 1767)	+	в. гн. рег. пр.	р.	пр.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.
<i>T. totanus</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>T. erythropus</i> (Pallas, 1764)	+	-	pp.	пр.	pp. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.
<i>T. stagnatilis</i> (Bechstein, 1803)	+	п. гн.	р.	гн.	pp. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>Actitis hypoleucos</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Xenus cinereus</i> (Güldenstädt, 1775)	+	в. гн.	р.	пр.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Phalaropus lobatus</i> (Linnaeus, 1758)	+	рег. пр.	р.	пр.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.
<i>Philomachus pugnax</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.
<i>Calidris minuta</i> (Leisler, 1812)	+	рег. пр.	р.	пр.	р. пр.	мн. пр.	мн. пр.	мн. пр.	мн. пр.
<i>C. temminckii</i> (Leisler, 1812)	+	рег. пр.	pp.	пр.	pp. пр.	мл. пр.	мл. пр.	об. пр.	об. пр.
<i>C. ferruginea</i> (Pontoppidan, 1763)	+	рег. пр.	р.	пр.	р. пр.	об. пр.	об. пр.	мл. пр.	мл. пр.
<i>C. alpina</i> (Linnaeus, 1758)	+	рег. пр.	р.	пр.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.	мл. пр.
<i>C. canutus</i> (Linnaeus, 1758)	-	нр. пр.	ppp.	-	-	-	-	-	-
<i>C. alba</i> (Pallas, 1764)	+	нр. пр.	pp.	пр.	ppp. пр.	pp. пр.	pp. пр.	pp. пр.	pp. пр.*
<i>Limicola falcinellus</i> (Pontoppidan, 1763)	+	нр. пр.	pp.	пр.	ppp. пр.	pp. пр.	pp. пр.	pp. пр.	pp. пр.
<i>Lymnocyrtus minimus</i> (Brünnich, 1764)	+	нр. пр.	р.	пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	р. пр.
<i>Gallinago gallinago</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>G. media</i> (Latham, 1787)	+	р. гн.	р.	гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.
<i>Scolopax rusticola</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Numenius arguata</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	ppp. гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.
<i>N. phaeopus</i> (Linnaeus, 1758)	-	нр. пр.	-	зал.	-	-	pp. пр.	pp. пр.	pp. пр.
<i>Limosa limosa</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	pp. гн.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>L. lapponica</i> (Linnaeus, 1758)	-	зал.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Glareola nordmanni</i> J.G. Fischer, 1842*	+	зал.	х.	зал.	pp. зал.	pp. зал.	pp. зал.	pp. зал.	pp. зал.*
<i>Larus minutus</i> Pallas, 1776	+	рег. пр.	ppp.	пр.	р. пр.	мл. пр. р. лет.	мл. пр. р. лет.	мл. пр.	мл. пр.
<i>L. ridibundus</i> Linnaeus, 1766	+	рег. пр.	о.	гн.	о. пр.	р. гн.	р. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>L. ichthyaetus</i> Pallas, 1773	-	-	-	-	-	-	-	-	pp. зал.
<i>L. fuscus</i> Linnaeus, 1758	-	зал.	ppp.	-	-	-	-	pp. пр.	р. пр.
<i>L. argentatus</i> Pontoppidan, 1763	+	зал.	ppp.	-	-	р. пр.	р. пр.	pp. пр.	pp. пр.
<i>L. heuglini</i> Bree, 1876	-	-	-	-	-	-	-	pp. пр.	pp. пр.
<i>L. cachinnans</i> Pallas, 1811	-	-	-	-	pp. пр.	р. пр.	р. пр.	pp. пр.	р. пр.
<i>L. canus</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	pp.	пр.	ppp. пр.	мл. пр.	pp. гн.	pp. гн.	pp. гн.
<i>Xema sabini</i> (Sabine, 1819)	-	зал.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rissa tridactyla</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	pp. зал.
<i>Chlidonias niger</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>C. leucopterus</i> (Temminck, 1815)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>C. hybridus</i> (Pallas, 1811)	-	-	-	-	-	-	р. гн.	pp. гн.	pp. гн.
<i>Gelochelidon nilotica</i> (J.F. Gmelin, 1789)	-	-	-	-	-	-	-	-	pp. зал.
<i>Sterna hirundo</i> Linnaeus, 1758	+	р. гн.	р.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>S. paradisaea</i> Pontoppidan, 1763	-	зал.	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. albifrons</i> Pallas, 1764	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
Pterocliiformes									
<i>Syrhaptes paradoxus</i> (Pallas, 1773)	-	зал.	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Columbiformes									
<i>Columba palumbus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>C. oenas</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>C. livia</i> J.F. Gmelin, 1789	+	п. гн.	ооо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>Streptopelia decaocto</i> (Frivaldsky, 1838)	+	р. гн.	н.	гн.	р. гн.	р. гн. рр. зим.	р. гн. рр. зим.	р. гн.	р. гн.
<i>S. turtur</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.	р. гн.
Cuculiformes									
<i>Cuculus canorus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>C. optatus</i> Gould, 1845	+	р. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.
Strigiformes									
<i>Nuctea scandiaca</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. зим.	ррр.	зим.	ррр. зал.	р. зим.	р. зим.	рр. зим.	рр. зим.
<i>Bubo bubo</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>Asio otus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн. мл. зим.	об. гн. мл. зим.	об. гн.	об. гн.
<i>A. flammeus</i> (Pontoppidan, 1763)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн. р. зим.	об. гн. р. зим.	об. гн.	об. гн.
<i>Otus scops</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	ррр.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.	рр. гн.
<i>Aegolius funereus</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	ррр.		рр. гн.	р. гн.	р. гн.	рр. гн.	р. гн.
<i>Athene noctua</i> (Scopoli, 1769)	+	п. гн.	о.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	р. гн.	рр. гн.
<i>Glaucidium passerinum</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	ррр.	гн.	р. пр.	р. пр.	р. пр.	рр. пр.	р. гн.
<i>Surnia ulula</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн. нр. зим.	ррр.	зим.	рр. зал.	рр. зим.	рр. зим.	рр. зал.	рр. зал.
<i>Strix aluco</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>S. uralensis</i> Pallas, 1771	+	р. гн.	рр.	гн.	р. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>S. nebulosa</i> Forster, 1772	–	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.
Caprimulgiformes									
<i>Caprimulgus europaeus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
Apodiformes									
<i>Apus apus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	р. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
Coraciiformes									
<i>Coracias garrulus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	рр. гн.	рр. гн.?
<i>Alcedo atthis</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мл. гн.
<i>Merops apiaster</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
Upupiformes									
<i>Upupa epops</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
Piciformes									
<i>Jynx torquilla</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Picus viridis</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	р. гн.	р. гн.
<i>P. canus</i> J.F. Gmelin, 1788	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Dryocopus martius</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>D. syriacus</i> (Hemprich et Ehrenberg, 1833)	–	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.
<i>D. medius</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	рр. гн.	р. гн.
<i>D. leucotos</i> (Bechstein, 1803)	+	п. гн.	рр.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>D. minor</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Picoides tridactylus</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	ррр.	гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
Passeriformes									
<i>Riparia riparia</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	ооо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>Hirundo rustica</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>Delichon urbica</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Galerida cristata</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. зим.	ррр.	гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	рр. гн.	рр. гн.?
<i>Melanocorypha yeltoniensis</i> (J.R. Forster, 1768)	+	зал.	ррр.	зим.	ррр. зал.	рр. зим.	рр. зим.	рр. зим.	рр. зим.
<i>Eremophila alpestris</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	ррр.	зим.	ррр. зал.	рр. зим.	рр. зим.	р. пр.	р. пр.
<i>Lullula arborea</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	–	об. гн.	об. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Alauda arvensis</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	ооо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	ооо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>A. pratensis</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	рр.	пр.	о. пр.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>A. campestris</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.	–
<i>A. cervinus</i> (Pallas, 1811)	+	нр. пр.	р.	пр.	о. пр.	об. пр.	об. пр.	об. пр.	об. пр.
<i>Motacilla flava</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>M. werae</i> Buturlin, 1908	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>M. lutea</i> (S.G. Gmelin, 1774)	–	–	–	–	–	–	–	–	рр. гн.
<i>M. alba</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>Lanius collurio</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>L. minor</i> J.F. Gmelin, 1788	+	р. гн.	р.	–	р. зал.	р. зал.	р. зал.	рр. зал.	рр. зал.*
<i>L. excubitor</i> Linnaeus, 1758	+	р. гн.	рр.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.
<i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	ооо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>S. roseus</i> (Linnaeus, 1758)	–	зал.	–	–	–	–	–	–	–
<i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Pica pica</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	об. гн.
<i>Nucifraga caryocatactes</i> (Linnaeus, 1758)	+	зал.	рр.	пр.	р. зал.	мл. зал.	мл. зал.	р. гн.	р. гн.
<i>Corvus monedula</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>C. frugilegus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	ооо.	гн.	ооо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>C. cornix</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>C. corax</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Bombycilla garrulus</i> (Linnaeus, 1758)	+	рег. пр.	р.	зим.	о. пр.	об. зим.	об. зим.	об. зим.	об. зим.
<i>Troglodytes troglodytes</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	пр.	р. гн.				
<i>Prunella modularis</i> (Linnaeus, 1758)	+	рег. пр.	р.	пр.	р. пр.	мл. пр.	мл. пр.	р. пр.	р. пр.
<i>Locustella luscinioides</i> (Savi, 1824)	–	–	–	–	–	–	р. гн.	р. гн.	мл. гн.
<i>L. fluviatilis</i> (Wolf, 1810)	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>L. naevia</i> (Boddaert, 1783)	+	в. гн.	р.	гн.	р. пр.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>Acrocephalus paludicola</i> (Vieillot, 1817)*	+	р. гн.	ррр.	зал.	ррр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.*
<i>A. schoenobaenus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>A. agricola</i> (Jerdon, 1845)	–	–	–	–	–	–	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>A. dumetorum</i> Blyth, 1849	+	п. гн.	ррр.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>A. palustris</i> (Bechstein, 1798)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>A. scirpaceus</i> (Hermann, 1804)	–	–	–	–	–	–	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>A. arundinaceus</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	рр. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	р. гн.
<i>Hippolais icterina</i> (Vieillot, 1817)	+	п. гн.	р.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>H. caligata</i> (M.N.K. Lichtenstein, 1823)	+	р. гн.	рр.	гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Sylvia nisoria</i> (Bechstein, 1795)	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>S. atricapilla</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>S. borin</i> (Boddaert, 1783)	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>S. communis</i> Latham, 1787	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>S. curruca</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Phylloscopus trochilus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>P. collybita</i> (Vieillot, 1817)	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>P. sibilatrix</i> (Bechstein, 1793)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>P. trochiloides</i> (Sundevall, 1837)	+	р. гн.	р.	гн.	рр. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>P. inornatus</i> (Blyth, 1842)	–	зал.	–	–	–	–	–	–	–
<i>Regulus regulus</i> (Linnaeus, 1758)	+	р. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	р. гн.
<i>Ficedula hypoleuca</i> (Pallas, 1764)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>F. albicollis</i> (Temminck, 1815)	+	п. гн.	р.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>F. parva</i> (Bechstein, 1794)	+	р. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Muscicapa striata</i> (Pallas, 1764)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>Saxicola rubetra</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>S. torquata</i> (Linnaeus, 1766)	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.	рр. гн.
<i>Oenanthe oenanthe</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>P. ochruros</i> (S.G. Gmelin, 1774)	–	–	рр.н.	гн.	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	мл. гн.	об. гн.
<i>Erithacus rubecula</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>Luscinia luscinia</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>L. svecica</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Turdus pilaris</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>T. merula</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	об. гн.	об. гн.

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>T. iliacus</i> Linnaeus, 1766	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>T. philomelos</i> C.L. Brehm, 1831	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>T. viscivorus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	рр. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Aegithalos caudatus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	–	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Remiz pendulinus</i> (Linnaeus, 1758)	–	р. гн.	–	–	ррр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>Parus palustris</i> Linnaeus, 1758	+	в. гн.	рр.	зал.	рр. зал.	р. зал.	р. зал.	мл. гн.	мл. гн.
<i>P. montanus</i> Baldestein, 1827	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>P. cristatus</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.
<i>P. ater</i> Linnaeus, 1758	+	р. гн.	р.	гн.	рр. гн.	рр. гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>P. caeruleus</i> Linnaeus, 1758	+	–	р.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>P. cyanus</i> Pallas, 1770	+	р. гн.	рр.	пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. пр.	рр. зал.
<i>P. major</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	ооо.	гн.	о. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Certhia familiaris</i> Linnaeus, 1758	+	р. гн.	р.	гн.	рр. гн.	р. гн.	р. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Passer domesticus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	ооо.	гн.	оо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	об. гн.
<i>P. montanus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	ооо.	гн.	ооо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	ооо.	гн.	ооо. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>F. montifringilla</i> Linnaeus, 1758	+	рег. пр.	р.	пр.	о. пр. ррр. гн.	мн. пр.	мн. пр.	мн. пр.	мн. пр.
<i>Chloris chloris</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>Spinus spinus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	мл. гн.	мл. гн.
<i>Carduelis carduelis</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Acanthis cannabina</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.	мн. гн.
<i>A. flammea</i> (Linnaeus, 1758)	+	рег. зим.	р.	зим.	о. зал.	об. зим.	об. зим.	мн. зим.	мн. зим.
<i>Carpodacus erythrinus</i> (Pallas, 1770)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Pinicola enucleator</i> (Linnaeus, 1758)	+	нр. пр.	ррр.	зал.	р. зал.	р. зал.	р. зал.	рр. зал.	рр. зал.
<i>Loxia pytyopsittacus</i> Borkhausen, 1793	–	зал.	–	–	–	–	–	–	–
<i>L. curvirostra</i> Linnaeus, 1758	+	р. гн.	ррр.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.
<i>L. leucoptera</i> J.F. Gmelin, 1789	–	зал.	–	зал.	–	–	–	–	–
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> (Linnaeus, 1758)	+	в. гн.	о.	зим.	о. пр.	об. зим.	об. зим.	р. гн.	р. гн.
<i>Coccothraustes coccothraustes</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	р.	гн.	рр. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Miliaria calandra</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	рр. зал.	рр. зал.	рр. гн.?
<i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	мн. гн.
<i>E. hortulana</i> Linnaeus, 1758	+	п. гн.	оо.	гн.	оо. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Granativora bruniceps</i> (J.F. Brandt, 1841)	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.	рр. зал.
<i>Schoeniclus schoeniclus</i> (Linnaeus, 1758)	+	п. гн.	о.	гн.	о. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.	об. гн.
<i>Ocyris rusticus</i> (Pallas, 1776)	–	зал.	–	–	–	–	–	–	рр. пр.
<i>Schoeniclus pallasi</i> (Cabanis, 1851)	–	–	–	–	–	–	–	рр. зал.	рр. зал.
<i>Ocyris aureolus</i> (Pallas, 1773)	+	р. гн.	р.	гн.	р. гн.	р. гн.	р. гн.	рр. гн.	рр. гн.?
<i>Calcarius lapponicus</i> (Linnaeus, 1758)*	?	нр. пр.	ррр.	зал.	р. пр.	р. пр. рр. зим.	р. пр. рр. зим.	рр. пр.?	рр. зал.*
<i>Plectrophenax nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	рег. зим.	рр.	ям.	о. зал.	об. зим.	об. зим.	мн. зим.	мн. зим.
Всего	233	253	235	229	238	241	251	259	271

Примечание к таблице. Для характеристики статуса видов и относительной численности использованы следующие сокращения: «←» – вид отсутствует в списке. По: Луговой, 1975 («+» – вид присутствует в списке орнитофауны Мордовии); по: Альба, 1983 (п. гн. – постоянно гнездящийся вид; р. гн. – редко гнездящийся вид; в. гн. – возможно гнездящийся, р. пр. – регулярно пролетный; нр. пр. – не регулярно пролетный; зал. – залетный, р. зим. – регулярно зимующий; нр. зим. – нерегулярно зимующий); по: Астрадамов, Лысенков, 1985; Астрадамов и др., 1996, Лысенков, 1991 (р. – редкий; рр. – очень редкий; ррр. – чрезвычайно редкий; о. – обычный; оо. – многочисленный; ооо. – массовый; н. – новые виды, расселяющиеся из других областей; х. – виды, которые в последнее десятилетия в республике не отмечают, хотя прежде встречались, возможность обитания не исключена. х.в. – виды, встреча которых возможна; гн. – гнездящийся вид; пр. – пролетный; зал. – залетный; зим. – зимующий, категории оседлый и оседло-кочующий внесены нами в категорию гн.); по: Лапшин, Лысенков, 1998, 2003; Лысенков и др., 2000; Спиридонов и др., 2012; наши данные (гн. – вид гнездится в регионе; пр. – вид встречается на пролете; зим. – вид зимует в регионе; зал. – вид отмечен в качестве залетного; лет. – летующий вид; рр. – очень редкий; р. – редкий; мл. – малочисленный; об. – обычный; мн. – многочисленный); * – вид, достоверно не встречен на территории Мордовии за последние 50 лет; ? – нет достоверных сведений о гнездовании вида в Мордовии за последние 25 лет.

которые в Мордовии встречались неоднократно на гнездовании и пролете, приводились предыдущими исследователями. Ястребиная сова, чернолобый сорокопут и вертлявая камышевка были отнесены к гнездящимся видам, хотя никаких доказательств их размножения в регионе не было и нет. К гнездящимся были отнесены 172 вида, пролетным – 44, зимующим – 6 и залетным – 31.

В 1980–1990-х годах сотрудники МГПИ В. И. Астрадамов и Е. В. Лысенков (1985) и Е. В. Лысенков (1991) подготовили для учителей школ региона и студентов-биологов методические рекомендации, в которых привели свои варианты списков птиц региона (табл. 1). Они включали в себя перечень видов с относительной численностью или их статусом в регионе, при этом некоторые виды отсутствовали в списке (списках), хотя при этом они уже были ранее указаны в ранних работах (Луговой, 1975; Альба, 1983). К таковым относятся лебедь-шипун, белоглазый нырок, чеглок, белая куропатка, погоньш-крошка, дрофа, стрепет, мохноногий сыч, чернолобый сорокопут, ополовник. Ряд видов были безосновательно (на тот момент) включены в списки (ходулочник, исландский песочник, средний кроншнеп, белокрылый клест), а например, озерная чайка указана как гнездящийся вид, хотя никаких сведений о гнездовании вида в Мордовии на тот момент не было известно. Гнездящихся было указано 162 вида, пролетных – 42, залетных – 17 и зимующих – 8 видов.

В. И. Астрадамовым с соавторами (1996) был приведен еще один список птиц региона, который включал 238 видов (табл. 1), из которых 162 – гнездящиеся, 57 – пролетные, 18 – залетные и 1 вид (дрофа) был отнесен к категории видов, переставших встречаться в регионе. В этом перечне также указывались виды, внесение которых в список орнитофауны Мордовии было бездоказательно. Например, краснозобая гагара, пребывание которой в республике небыло подтверждено никакими данными. Впервые указана пеганка (документально подтверждена), но не включены в список, известные к тому времени в регионе красноносый нырок, лесной жаворонок. Также в списке указывается хохотунья, однако не приводится уже известная к тому времени в регионе серебристая чайка. Неверно выглядит внесение юрка в категорию гнездящихся видов, пусть даже и чрезвычайно редких.

В целом нужно отметить, что в списках 1983–1996 годов существуют пропуски ряда видов, в том числе и обычных для региона, хотя сведения о них были неоднократно опубликованы ещё до выхода этих работ из печати. Наоборот, многие виды, впервые приводимые для региона в данных работах, не имели никаких достоверных сведений о пребывания в регионе, не приводились ссылки на источники сведений и на тот момент либо до настоящего времени не были подтверждены документальными сведениями. Такие «неподтверждённые» виды приведены в общем списке (табл. 1) без порядкового номера.

Многолетние исследования (наиболее активные с начала 1990 годов), основанные на планомерном изучении орнитофауны Мордовии с обязательным документальным подтверждением присутствия вида в регионе либо его гнездования, позволили в конце XX века пересмотреть список видов. Так, в 1998 году опубликован список А. С. Лапшина и Е. В. Лысенкова (МГПИ), в котором указаны статус видов в регионе и их относительная численность (табл. 1). Этот же список был использован в каталоге по ключевым орнитологическим территориям европейской части России (Лысенков и др., 2000). Видовой состав на окончание XX века насчитывал 241 вид, к гнездящимся были отнесены 175, пролетным – 46, залетным – 11, зимующим – 8, летующим – 1 вид.

В начале 2000-х годов опубликован еще один список птиц (Лапшин, Лысенков, 2003) в котором авторы обобщили все известные к тому времени достоверные сведения о видовом составе птиц и с учетом новых данных он стал насчитывать 251 вид (гнездящихся – 186 видов, пролетных 44, залетных – 13, зимующих – 8). Документально подтвержденные наблюдения (находки гнезд, фото и видеоматериалы) позволили внести в фауну региона малую поганку, большую белую цаплю, морянку, камнешарку, среднего кроншнепа, белошекую крачку, соловьиного сверчка, индийскую камышевку, тростниковую камышевку, просянку.

Спустя почти 10 лет Спиридоновым С. Н. с соавторами (2013) опубликован список, включающий 259 видов (табл. 1). В него были внесены (подтверждены документально) новые виды: огарь, белошекая казарка, клуша, халей, средний пёстрый дятел, черноголовый чекан,

желчная овсянка, полярная овсянка, уточнено пребывание в регионе ряда видов. Два вида (пискулька и полевой конек) были встречены Г.Ф. Гришуткиным, но не имели подтверждения их встреч и в список птиц региона не были включены. К гнездящимся было отнесено 189 видов, пролетным – 43, залетным – 22, зимующим – 5 видов.

На начало 2023 года список птиц Республики Мордовия насчитывает 271 вид, когда-либо достоверно зарегистрированных в границах современной Мордовии (табл. 1). За время, прошедшее с опубликования последнего перечня (2013), фауна региона пополнилась 12 новыми видами: краснозобая гагара, большой баклан, рыжая цапля, степной орел, красавка, черноголовый хохотун, моевка, чайконосная крачка, бородатая неясыть, сирийский дятел, желтолобая трясогузка, овсянка-ремез (Гришуткин, Спиридонов, 2018, 2021; Каранов, Спиридонов, 2015; Лапшин, Кузнецов, 2014; Лапшин, Гришуткин, 2013; Спиридонов, 2018, 2020; Спиридонов, Моисеева-Воробьева, 2019; Спиридонов, Каранов, 2020; Спиридонов, Семенова, 2022; Спиридонов и др., 2018, 2021; Хмельков, Машков, 2018). По сравнению с данными 2013 года, изменился статус у ряда видов. В категорию гнездящихся на основе находок гнезд и выводков отнесены воробьиный сычик и черноголовый чекан, которые ранее были пролетным или залетным видами. К гнездящимся видам, на основании неоднократных встреч в гнездовой период вокализирующих самцов и пар птиц, отнесена также просянка, хотя гнезд пока не найдено. Наоборот, из категории гнездящихся к пролетным и залетным отнесены серый гусь, беркут и балобан. Серый гусь стал встречаться только на пролете, сведения о его гнездовании в центральной части Мордовии ничем не подтверждены. Беркут отмечается в настоящее время лишь во время миграций и зимовок, а отдельные сведения местных жителей о встречах этого вида в гнездовой период пока не подтвердились. Балобан за последние 25 лет встречен лишь один раз. Неясна ситуация с гнездованием в Мордовии степной пустельги, которая предыдущими исследователями относилась к гнездящимся видам, хотя не исключена ошибка в определении вида. Регулярные встречи турпана во время миграций позволили перевести его в категорию пролетных видов (ранее был залетным видом), а единичные встречи за последнее время краснозобой казарки, погоньша-крошки и князька, наоборот, из пролетных к залетным. К гнездящимся отнесено 190 видов, пролетным – 42, залетным – 34, зимующим – 5.

Учитывая методические подходы, используемые при подготовке Атласа гнездящихся птиц Европейской России (2020), критически пересмотрена относительная численность многих видов, прежде всего гнездящихся в регионе. Например, из категории многочисленных в обычные гнездящиеся переведены сорока и домовый воробей, численность которых за последнее десятилетие существенно снизилась. Из обычных к малочисленным гнездящимся – чомга, серая цапля, большая выпь, осоед, болотный лунь, тетеревиный перепелятник, чеглок, обыкновенная пустельга, малый зуек, белокрылая крачка, глухарь, болотная сова, зимородок. Из малочисленных гнездящихся к редким – волчок, орел-карлик, малый погоньш, дроздовидная камышевка, обыкновенная горлица. Единичные случаи гнездования шилохвости, орлана-белохвоста, сплюшки и домового сыча за последние годы позволили перевести их из редких в очень редкие гнездящиеся виды. Есть примеры и увеличения численности. Так, ранее отмечаемые на гнездовании единичными парами красноголовый нырок, степной лунь, мохноногий сыч и средний пестрый дятел сейчас увеличивают свою гнездовую численность, что позволило их из группы очень редких гнездящихся перевести в редкие гнездящиеся виды. Из редких в малочисленные гнездящиеся переведены серый сорокопуд и соловьиный сверчок, а из малочисленных в обычные – серая куропатка и горихвостка-чернушка. Значительное количество видов из обычных на гнездовании переведено в многочисленные, в основном это воробьеобразные птицы: некоторые виды трясогузок, камышевок, пеночек, мухоловок, синиц и овсянок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К настоящему времени орнитофауну Республики Мордовия можно считать достаточно полно инвентаризированной. Появление новых видов за последние 10 лет связано с

естественными процессами их расселения, прежде всего в северном и восточном направлении (например: большой баклан, сирийский дятел, желтолобая трясогузка). Отдельно отметим регистрации в регионе ряда видов птиц, в основном залетных (например: чайконосная крачка, рыжая цапля, моевка), которые стали известны благодаря возросшей в последние годы активности фотографов-любителей.

Динамичность фауны отразилась на изменениях характера пребывания и численности ряда видов и в целом на современном видовом разнообразии птиц Мордовии. По сравнению с данными 1975 года фауна птиц Мордовии пополнилась 38 видами, из которых 11 воробьиных и 27 неворобьиных. Из них на гнездовании найдены малая поганка, белый аист, лебедь-шипун, красноносый нырок, ходулочник, белошекая крачка, средний пестрый дятел, соловьиный сверчок, индийская камышевка, тростниковая камышевка, черноголовый чекан, горихвостка-чернушка, обыкновенный ремез, а остальные виды отнесены к пролетным и залетным для региона. При этом за последние 50 лет нет документально подтвержденных данных о гнездовании в регионе серого гуся, лебедя-кликун, скопы, беркута, балобана, степной пустельги, белой куропатки, дрофы, чернолобого сорокопута, а для сизоворонки, хохлатого жаворонка и дубровника данных о размножении на территории Мордовии нет за последние 25 лет. Достоверно неизвестны за последние 25 лет встречи белоглазого нырка и пеганки, более 50 лет достоверно не зафиксированы в Мордовии синьга, длинноносый крохаль, дрофа, песчанка, степная тиркушка, вертячая камышевка, лапландский подорожник.

Наблюдаемое расселение в пределах Европейской России и их встречи в сопредельных регионах позволяют предположить встречи в Мордовии малого подорлика *Aquila pomarina* C.L. Brehm, 1831, усатой синицы *Panurus biarmicus* (Linnaeus, 1758), полевого конька, пепельной чечетки *Acanthis hornemanni* (Holboell, 1843), европейского вьюрка *Serinus serinus* (Linnaeus, 1758).

Список литературы

- Альба Л. Д. Ресурсы животного мира Мордовии (наземные позвоночные) // Природные условия и ресурсы Мордовии и задачи регионального природопользования. – Саранск. Деп. в ВИНТИ 20.11.1983, № 6342-83. – 1983. – С. 111–128.
- Артоболевский В. М. Материалы к познанию птиц юго-востока Пензенской губернии (уезды Городищенский, Пензенский, Чембарский, Инсарский, Саранский и прилегающие к ним места) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. – 1923–24. – Т. XXXII, вып. 1–2. – С. 162–193.
- Астрадамов В. И., Кемкин В. И., Филимонов В. Б. Природные комплексы Мордовии (методология, история, современность). – М.: Марс, 1996. – 90 с.
- Астрадамов В. И., Лысенков Е. В. Систематический список видов позвоночных животных Мордовской АССР: Методические рекомендации для учителей-биологов и студентов биологических факультетов. – Саранск, 1985. – С. 24.
- Атлас гнездящихся птиц европейской части России / [Ред. М. В. Калякин, О. В. Волцит]. – М: ООО «Фитон XXI», 2020. – 907 с.
- Бакка С. В., Киселева Н. Ю. Орнитофауна Центра Европейской России: динамика, антропогенная трансформация, пути сохранения. – М., 2017. – 260 с.
- Богданов М. Н. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги (биогеографические материалы) // Труды общества естествоиспытателей при императорском Казанском университете. – 1871. – Вып. 1. – 226 с.
- Гришуткин Г. Ф., Спиридонов С. Н. Некоторые результаты мониторинговых исследований по редким видам птиц Национального парка «Смольный» за 2018 год // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Сидовича. – 2018. – Вып. 21. – С. 169–179.
- Гришуткин Г. Ф., Спиридонов С. Н. Первая встреча краснозобой гагары *Gavia stellata* в Мордовии // Русский орнитологический журнал. – 2021. – Т. 30, экз.-вып. № 2084. – С. 2949–2951.
- Житков Б. М., Бутурлин С. А. Материалы для орнитофауны Симбирской губернии // Записки Императорского русского географического общества по общей географии. – СПб. – Т. XLI, № 2, 1906. – 275 с.
- Каранов Н. П., Спиридонов С. Н. Рыжая цапля *Ardea purpurea* – новый вид птиц Мордовии // Русский орнитологический журнал. – 2015. – Т. 24, экз.-вып. № 1191. – С. 3359–3361.
- Ключевые орнитологические территории России. Т. 1. Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России. – М.: СОПР, 2000. – 702 с.

- Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 256 с.
- Коблик Е. А., Архипов В. Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 171 с.
- Лапшин А. С., Гришуткин Г. Ф. Новые сведения о редких видах птиц Мордовии // Редкие животные Республики Мордовия: Материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2013 г. – Саранск: Издательство Мордовского университета, 2013. – С. 13–14.
- Лапшин А. С., Кузнецов В. А. Журавль-красавка – новый вид фауны Республики Мордовия // Редкие животные Республики Мордовия: Материалы ведения Красной книги Республики Мордовия за 2014 г. – Саранск: Издательство Мордовского университета, 2014. – С. 26–27.
- Лапшин А. С., Лысенков Е. В. Видовой состав и характер пребывания птиц Мордовии // Мордовский орнитологический вестник. – Саранск, 1998. – С. 19–34.
- Лапшин А. С., Лысенков Е. В. Видовой состав и характер пребывания птиц Мордовии на 2001 г. включительно // Орнитологический вестник Поволжья. – 2003. – Вып. 1. – С. 30–35.
- Луговой А. Е. Птицы Мордовии. – Горький, 1975. – 300 с.
- Лысенков Е. В. Организация орнитологической работы в школе // Методические рекомендации для учителей. – Саранск, 1991. – 68 с.
- Лысенков Е. В., Лапшин А. С., Альба Л. Д., Гришуткин Г. Ф., Спиридонов С. Н. Ключевые орнитологические территории России. Республика Мордовия // Ключевые орнитологические территории России. Т.1. Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России. – М.: СОПР, 2000. – С. 397–410.
- Мищенко А. Л., Белик В. П., Борodin О. В., Сарычев В. С., Суханова О. В., Краснов Ю. В., Преображенская Е. С., Маловичко Л. В., Шепель А. И., Яковлева М. В., Морозов В. В., Волков С. В., Шариков А. В., Гришанов Г. В., Рыкова С. Ю., Яковлев В. А., Яковлев А. А., Спиридонов С. Н., Лапшин А. С., Рахимов И. И., Москвичев А. Н., Карякин И. В., Пискунов В. В., Антончиков А. Н., Муравьев И. В., Коркина С. А., Фролов В. В. Оценка численности и ее динамики для птиц европейской части России (результаты проекта “European Red List of Birds”). – М.: Русское общество сохранения и изучения птиц, 2017. – 63 с.
- Резцов С. А. Материалы к изучению орнитологической фауны Тамбовской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отделение Зоологии. – 1910. – Вып. 10. – С. 213–260.
- Серебровский П. В. Материалы к изучению орнитофауны Нижегородской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры России. Отд. зоол. – 1918. – Вып. 15. – С. 32–134.
- Спиридонов С. Н. Первые встречи степного орла *Aquila nipalensis* в Мордовии // Русский орнитологический журнал. – 2018. – Т. 27, экс.-вып. № 1553. – С. 93–96.
- Спиридонов С. Н. Желтолобая трясогузка *Motacilla lutea* – новый вид птиц Республики Мордовия // Русский орнитологический журнал. – 2020. – Т. 29, экс.-вып. № 2004. – С. 5623–5625.
- Спиридонов С. Н., Гришуткин Г. Ф., Лапшин А. С., Кузнецов В. А., Мосалов А. А. Птицы и звери Республики Мордовия. Полевой определитель. – Саранск, 2018. – 224 с.
- Спиридонов С. Н., Каранов Н. П. Сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* – новый вид птиц в Республике Мордовия // Русский орнитологический журнал. – 2020. – Т. 29, экс.-вып. № 2017. – С. 6156–6159.
- Спиридонов С. Н., Каранов Н. П., Гришуткин Г. Ф. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* – новый вид фауны птиц Мордовии // Русский орнитологический журнал. – 2021. – Т. 30, экс.-вып. № 2139. – С. 5442–5444.
- Спиридонов С. Н., Лапшин А. С., Гришуткин Г. Ф. Птицы Республики Мордовия: видовой состав, характер пребывания, относительная численность // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Сидовича. – 2013. – Вып. XI. – С. 218–227.
- Спиридонов С. Н., Моисеева-Воробьева И. Г. Моевка *Rissa tridactyla* – первая встреча в Мордовии и вторая в Среднем Поволжье // Русский орнитологический журнал. – 2019. – Т. 28, экс.-вып. № 1764. – С. 1977–1979.
- Спиридонов С. Н., Семёнова В. Б. Первая встреча чайконосой крачки *Gelochelidon nilotica* в Мордовии и Среднем Поволжье // Русский орнитологический журнал. – 2022. – Т. 31, экс.-вып. № 2150. – С. 187–189.
- Хмельков С. А., Машков Н. О. Встречи овсянки-ремеза *Ocyris rusticus* в Мордовии // Русский орнитологический журнал. – 2018. – Т. 27, экс.-вып. № 1594. – С. 1708–1711.
- Ямашкин А. А. Физико-географические условия и ландшафты Мордовии. – Саранск, Издательство Мордовского университета, 1998. – 156 с.
- Bird J. P., Martin R., Akçakaya H. R., Gilroy J., Burfield I. J., Garnett S. G., Symes A., Taylor J., Şekerciöglü Ç. H., Butchart S. H. M. Generation lengths of the world's birds and their implications for extinction risk // Conservation Biology. – 2020. – Vol. 34 (5). – P. 1252–1261. Doi: 10.1111/cobi.13486.
- BirdLife International. European Red List of Birds. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2021. – 52 p.
- Chesser R. T., Billerman S. M., Burns K. J., Cicero C., Dunn J. L., Hernández-Baños B. E., Jiménez R. A., Kratter A. W., Mason N. A., Rasmussen P. C., Remsen J. V., Stotz D. F., Winker K. Check-list of North American Birds (online). American Ornithological Society. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://https://checklist.americanornithology.org/taxa/> (просмотрено 08.10.2021).
- Collen B., Loh J., Whitmee S., McRae L., Amin R., Baillie JEM. Monitoring change in vertebrate abundance: the living planet index // Conservation Biology. – 2009. – Vol. 23. – P. 317–327. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.01117.x
- Dickinson E. C. (Eds.) The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd ed. – London: Christopher Helm, 2003. – 1039 p.

Dickinson E. C., Remsen J. V. Jr. (Eds.). The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th Edition. Vol. 1. – Eastbourne: Aves Press, 2013. – 461 p.

European birds of conservation concern: populations, trends and national responsibilities. – Cambridge, UK: BirdLife International, 2017. – 170 p.

Keller V., Herrando S., Voříšek P., Franch M., Kipson M., Milanese P., Martí D., Anton M., Klvaňová A., Kalyakin M. V., Bauer H.-G., Foppen P. B. European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change. European Bird Census Council. – Barcelona: Lynx Edicions, 2020. – 967 p.

Luther D. A., Brooks T. M., Butchart S. H. M., Hayward M. W., Kester M. E., Lamoreux J., Uppgren A. Determinants of bird conservation-action implementation and associated population trends of threatened species // Conservation Biology. – 2016. – Vol. 30 (6). – P. 1338–1346. <https://doi.org/10.1111/cobi.12757>

Schmeller D. S., Böhm M., Arvanitidis C., Barber-Meyer S., Brummitt N., Chandler M., Chatzinikolaou E., Costello M. J., Ding H., García-Moreno J., Gill M., Haase P., Jones M., Juillard R., Magnusson W. E., Martin C. S., McGeoch M., Mihoub J. P., Pettorelli N., Proença V., Peng C., Regan E., Schmiechel U., Simateka J.P., Weatherdon L., Waterman C., Xu H., Belnap J. Building capacity in biodiversity monitoring at the global scale // Biodiversity and Conservation. – 2017. – Vol. 26 (12). – P. 2765–2790.

Spiridonov S. N., Grishutkin G. F., Lysenkov E. V. Avifauna of the Republic of Mordovia: changes in the composition, status and abundance of species // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 124–137.

The inventory of the avifauna of the Republic of Mordovia began in the middle of the 20th century. In 1975, the first lists of birds of Mordovia was published which included 233 species. Then, the lists with changes in species composition, status and abundance of birds were published 8 times. The last list of bird species published in 2013 included 259 species. The paper provides the analysis of all previously published checklists of bird species of Mordovia. Differences in the number of species and the pattern of occurrence in the region are revealed. Studies conducted in 2012–2022 identified 12 new bird species for the region: the red-throated diver, great cormorant, purple heron, steppe eagle, demoiselle crane, great black-headed gull, black-legged kittiwake, gull-billed tern, great grey owl, syrian woodpecker, yellow-headed wagtail, rustic bunting. All of them were documented in publications and photographs. In the beginning of 2023 the avifauna of Mordovia included 271 species, which were recorded in the region during the whole period of ornithological research. In total, 190 breeding, 42 migrant, 34 vagrant and 5 winter visitor species are recorded in Mordovia. The status of several species has been changed over the past 10 years. Based on registered findings of nests and broods the status of breeding species is given the Eurasian Pygmy-owl and Common Stonechat, which used to be considered migrant and vagrant species. The status of nesting birds of: Greylag Goose, Whooper Swan, Osprey, Golden Eagle, Saker Falcon, Lesser Kestrel, Willow Grouse, Great Bustard, Lesser Grey Shrike needs clarification, as they were not found nesting during the last 50 years or more. Compared to the data of 1975, the bird fauna of Mordovia has increased by 38 species (11 passerines and 27 non-passerines). The little grebe, white stork, mute swan, red-crested pochard, black-winged stilt, whiskered tern, middle spotted woodpecker, savi's warbler, paddyfield warbler, eurasian reed-warbler, european stonechat, black redstart, eurasian penduline-tit were recorded nesting, while other species were registred as migrant and vagrant.

Key words: birds, species composition, abundance, fauna, species status, Republic of Mordovia.

Поступила в редакцию 27.04.23

Принята к печати 31.05.23

УДК 574.47

Особенности эколого-геологической системы Арчединско-Донских песков

Королев В. А.

*Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Москва, Россия
va-korolev@bk.ru*

Рассмотрены особенности эколого-геологической системы Арчединско-Донских песков на территории Волгоградской области России. Выявлены общие характерные черты абиотических компонентов (литотопа, представленного массивами песчаных грунтов, эдафотопа, представленного песчаными почвами) и биотических компонентов (псаммомикроценоза, псаммофитоценоза, псаммозооценоза) этих систем. Показано, что структура и функционирование анализируемых эколого-геологических систем в полной мере определяются особенностями их литотопа – сложно построенными песчаными массивами со специфическим генезисом, геологическим строением, рельефом и парагенезом экзогенных геологических процессов, развитых в пределах указанных массивов. Этот абиотический компонент влияет на формирование почв (как биокосного компонента), и как следствие – на формирование микроценозов, фито- и зооценозов. В составе их фитоценозов выделяются растительные сообщества из облигатных видов растений-псаммофитов. За длительную эволюцию этой эколого-геологической системы здесь сложилось уникальное природное образование, в котором сформировалось специфическое сообщество растений-псаммофитов и животных-псаммофилов. Выявленные особенности анализируемой эколого-геологической системы имеют важное значение для экологической геологии, для уточнения знаний об эколого-геологических системах, а с практической точки зрения их необходимо учитывать при инженерно-экологических изысканиях и исследованиях на аналогичных территориях.

Ключевые слова: эколого-геологическая система, песчаный литотоп, песчаный эдафотоп, микроценоз, фитоценоз, зооценоз.

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-геологические системы (ЭГС) являются основным объектом исследований экологической геологии и представляют собой часть экосистемы, образованной абиотическими компонентами (литотопом – массивом грунтов, как литогенной основой эколого-геологической системы и эдафотопом – почвами) и биотическими компонентами (микроценозом, фитоценозом и зооценозом), взаимосвязанными и взаимообусловленными между собой (Трофимов, 2009). Однако к настоящему времени особенности многих эколого-геологических систем изучены недостаточно. В частности, слабо охарактеризованы особенности ЭГС массивов песчаных грунтов (Трофимов, Королев, 2018).

Исследуемая ЭГС располагается на обширном песчаном массиве в междуречье Дона и Волги (в устьях рек Дон, Медведица, Арчеда на территории Фроловского и Серафимовичского районов Волгоградской области), относится к особо-охраняемым природным территориям и является государственным ботаническим памятником природы (рис. 1). Северная граница проходит по правобережью р. Арчеда на переходе третьей террасы в приводораздельный склон. Восточная граница проходит вдоль трассы Москва-Волгоград Е119, южная граница – по дороге Лог-поселок Вилтов. Западная и северо-западная граница – по пойме рек Дона и Медведицы (Бородычев и др., 2020). Песчаный массив этой обширной территории имеет длительную историю формирования, сложное геологическое строение и находится в перигляциальной области отступавшего днепровского ледника на месте старых русел древнего Дона и его притоков.

Территория Арчединско-Донских песков имеет длительную историю изучения и описания ландшафта, прослеживаемых с середины XIII в. вплоть до наших дней, в которой выделяется несколько этапов исследований (Богучарсков, Князев, 2012). Этот песчаный

массив изучали многие известные ученые, в том числе В. В. Богачев, В. В. Бородычев, В. А. Брылев, М. В. Власенко, И. А. Воронков, А. Г. Гаель, И. С. Дедова, Н. Ф. Комаров, А. К. Кулик, К. Н. Кулик, Д. И. Литвинов, И. В. Новопокровский, Б. Б. Польшов, В. Н. Сукачев, Б. А. Федченко, Ю. П. Хрусталеv и другие. Однако общие особенности эколого-геологической системы Арчединско-Донских песков остаются слабо изученными.

Цель настоящей работы – выявить особенности эколого-геологической системы песчаного массива Арчединско-Донских песков – одной из северных песчаных пустынных областей России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованы результаты полевых наблюдений в пределах эколого-геологической системы Арчединско-Донских песков, накопленные за разные годы, а также обобщены опубликованные данные по изучаемому региону. В качестве анализируемого материала привлекались данные ботанических, энтомологических и иных коллекций, собранных по данной территории.

Основными методами полевых исследований явились эпизодические маршрутные наблюдения, проводимые в разные годы на анализируемой территории. Они сопровождались фотодокументированием и сбором коллекционного материала.

Методологической основой исследования явился системный анализ, с помощью которого были выявлены системные признаки изучаемого объекта и его главные особенности.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности абиотических компонентов

Особенности литотопа. Арчединско-Донской песчаный массив сложен перигляциальными песчаными отложениями, образовавшимися при таянии языка Донского ледника, на котором позже образовались аллювиальные песчаные отложения древнего Дона и его притоков. Они относятся к третьей надпойменной террасе, достигающей местами ширины до 30–40 км при средней ширине 8–10 км и мощности песков 30–35 м. Абсолютные отметки террасы снижаются с севера на юг по течению Дона. Здесь выделяется несколько песчаных литотопов, обусловленных разными типами песков, отличающихся разным генезисом и длительной историей их формирования (рис. 1, 2): 1) неперевеянные пески древнеаллювиальных равнин, 2) пески, навеянные на высокую террасу около 20 тыс. лет назад; 3) пески, перевеянные около 10 тыс. лет назад; 4) более молодые (современные) песчаные образования (Власенко, Кулик, 2017).

Участки открытых и слабозаросших бугристо-барханных песков располагаются на левом берегу р. Медведицы в ее нижнем течении, а также в юго-восточной части рассматриваемой территории (см. рис. 1).

Среди современных экзогенных геологических процессов на открытых бугристо-барханных песках здесь развиты преимущественно эоловые процессы: дефляция, эоловый перенос и эоловая аккумуляция, в заросших понижениях местами развито заболачивание.

Рельеф массива разнообразен (см. рис. 2) и в целом определяется как крупнобугристый развееваемых песков, для которых характерно чередование вытянутых гряд и межгрядовых понижений, ориентированных по направлению преобладающих северо-западных ветров. Гряды в длину достигают 200–300 м при относительной высоте 10–15 м (Дедова, Шевченко, 2019). Доминантными типами являются среднезаросшие и заросшие бугристо-грядовые пески, занимающие 68,6 % площади песчаного массива. Открытые и слабозаросшие бугристо-барханные пески, лишенные почвенного покрова в комплексе с инициальными и примитивными песчаными почвами, занимают 15,4 тыс. га и представляют собой комплекс с преобладанием слабозаросших песков.

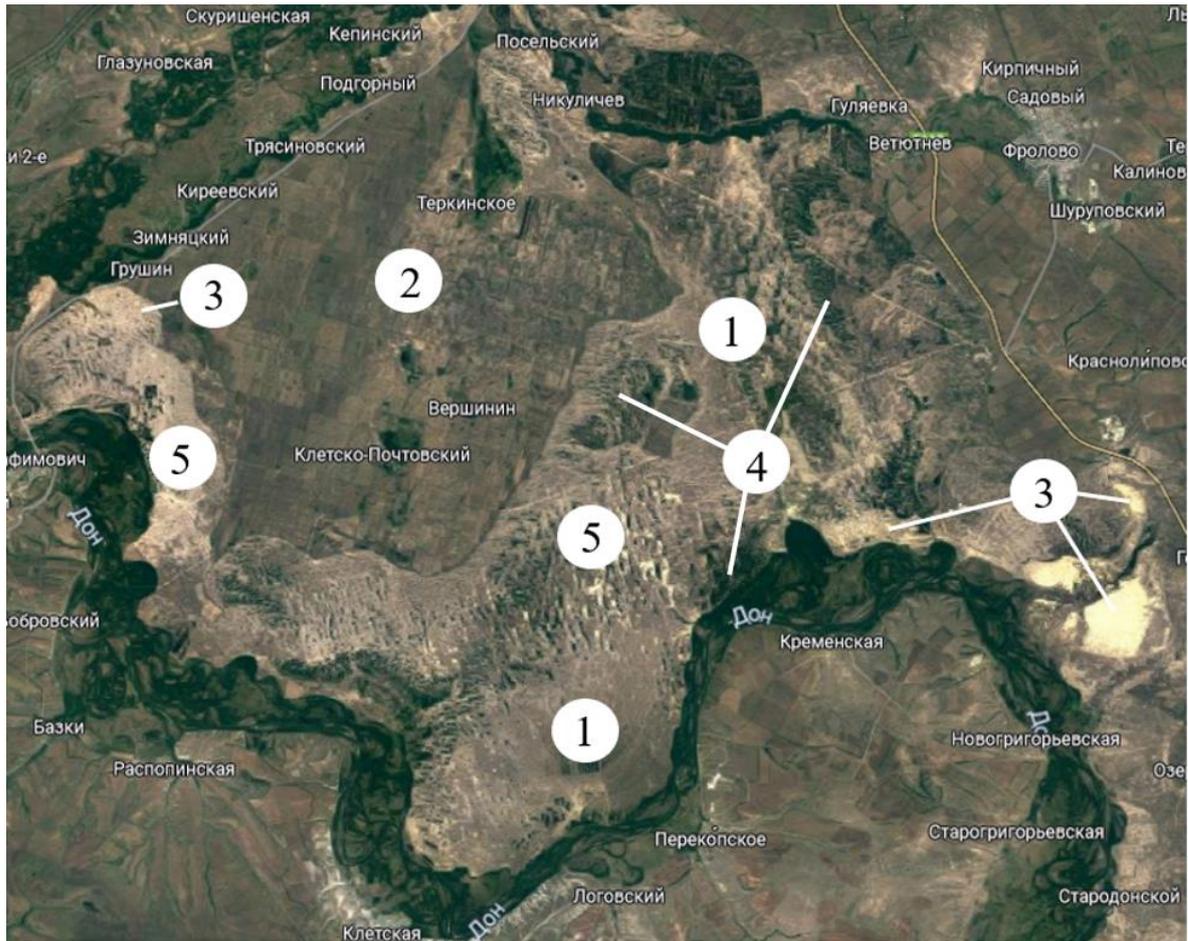


Рис. 1. Выходы песчаных массивов в Арчединско-Донском междуречье
 1 – заросшие бугристо-грядовые пески; 2 – заросшие полого-холмистые пески; 3 – открытые бугристо-барханные пески; 4 – заросшие понижения; 5 – средnezаросшие бугристо-грядовые пески.



Рис. 2. Арчединско-Донские открытые бугристо-барханные пески (a) и средnezаросшие бугристо-грядовые пески (май 2020 г.) (b) (фото: a – <https://zagorizont>; b – А. Н. Самуся)

Для территории бугристо-кучевых песков характерно чередование в плане неправильных золотых бугров, дюн и холмов с котловинами выдувания, аккумулирующих влагу. Относительная высота холмов не превышает 4–8 м. Эти формы рельефа бугристо-кучевых полустакрепленных песков были объединены А. С. Рулевым в Арчедино-Донской террасовый аллювиально-флювиогляциальный песчаный природный комплекс (Кулик и др., 2018).

Заросшие пологохолмистые местами бугристые пески повсеместно распространены на третьей террасе по правому высокому берегу р. Арчеды и по восточной границе массива близ автотрассы Москва-Волгоград (см. рис. 1). Формирование этого типа песков, вероятно, связано с эоловым переносом песка с низких речных террас.

Пески представлены крупно-, средне- и мелкозернистыми гранулометрическими разностями, сухими и маловлажными, находящимися в рыхлом и среднем сложении с плотностью в пределах 1,4–1,5 г/см³ (табл.1).

Таблица 1

Некоторые физические и физико-химические свойства Арчединско-Донских песков и почв (Власенко, Кулик, 2017)

Грунт	Плотность, г/см ³	Максимальная гигроскопичность, %	Влажность завядания, %	Наименьшая влагоемкость, %	Доступная влага, мм/м
Открытые незаросшие пески	1,5	0,3	0,6	4,8	63
Светлогумусовые маломощные почвы	1,5	0,5	0,9	5,1	64
Светлогумусовые маломощные и мощные почвы	1,5	0,7	1,0	5,4	66
Темногумусовые почвы	1,4	1,8	2,4	10,2	109
Аллювиальные темногумусовые почвы	1,4	1,0	1,6	8,0	90

Особенности гидротопы. Грунтовые воды во многих местах, особенно в западинах и иных понижениях рельефа, где есть глинистый водоупор, находятся относительно близко к поверхности, что обеспечивает водным питанием многие растительные сообщества. В частности, этим объясняется относительно большое количество лесных участков и их колковое размещение, а также мозаичное расположение и разнообразие почв. В западинах грунтовые воды залегают на глубинах до 1 метра, в связи с чем здесь часто развивается заболачивание. Грунтовые воды под песчаными буграми залегают на глубине 2–6 м, а в понижениях – 0,5–1,5 м (иногда выходят на поверхность) (Кулик, Власенко, 2015).

Особенности биокосных и биотических компонентов

Особенности эдафотопы. Эколого-геологическая система Арчединско-Донского песчаного массива расположена в пределах двух почвенных зон: черноземной с черноземами текстурно-карбонатными (AU-CAT-Cca) и каштановой с собственно каштановыми почвами (AJ-ВМК-ВМ-CAT-Cca). Эти типы почв имеют небольшое распространение и приурочены в основном к высоким террасам, постепенно переходящим к водоразделу. Они, как правило, имеют облегченный гранулометрический состав. Почвы Арчединско-Донского массива сформированы на древнеаллювиальных террасовых образованиях и озерно-дельтовой равнине при впадении р. Медведицы в Дон. Источником песчаного материала в почвах служили неогеновые пески, на 95–98 % состоящие из зерен кварца и промытые от карбонатов и солей. На открытых песках в котловинах выдувания фиксируемое количество водорастворимых солей составляет 0,001 %. На темногумусовых почвах засоление увеличивается до 0,03–0,05 %. Некоторое, незначительное накопление солей фиксируется в понижениях на аллювиальных темногумусовых почвах. Связано оно со сгущением почвенного раствора под

действием растительности. Песчаный субстрат обусловил низкие показатели водно-физических констант (табл. 1) (Власенко, Кулик, 2017).

На возвышенных участках развиты черноземовидные связнопесчаные почвы: с мощностью гумусового горизонта $A+B = 50-70$ см и с содержанием гумуса 0,4–0,5 % и физической глины до 4–5 %. Местами эти почвы развеваны и погребены (иногда неоднократно) наносом песка до 2 м мощностью. На эоловом наносе древних фаз дефляции за последние 3–0,5 тыс. лет образовались дернооостепные маломощные песчаные почвы (гор. $A + B = 20$ см) (Гарунов, 1968).

На среднезаросших и заросших бугристо-грядовых песках в основном распространены светло-гумусовые почвы, сформированные на древнеперевеянных песках. Данный тип почв диагностируется по наличию светло-гумусового горизонта AJ серых или буроватых тонов с непрочной комковатой структурой. Широкое распространение также имеют эолово-аккумулятивные подтипы светло-гумусовых почв, имеющие в верхней части профиля нанос песка $RJae1$. Почвенный разрез, иллюстрирующий данный пример, был заложен в километре на северо-запад от села Ветютнев (рис. 2). Его профиль имеет следующий вид: $RJae1$ (0–38 см)- AJ (38–65 см)- C (65–100 см). В международной системе почвенной классификации данный тип почв можно отнести к реферативно-почвенной группе (ППГ) Arenosols.

На слабозаросших песках наибольшее распространение имеют маломощные светло-гумусовые почвы и псаммоземы гумусовые W (0–2 см)- C (2–70 см), имеющий слабо развитый гумусовый горизонт, залегающий непосредственно на песчаной почвообразующей породе. В системе WRB этот тип почв определяется как Arenosols (Humic).

На заросших пологохолмистых местами бугристых песках сформировались темно-гумусовые песчаные и супесчаные почвы типа AU (1–32 см)- AU/C (32–41 см)- C (41–90 см). Гумусовый горизонт достигает 60–70 см. В суббореальный период (4–3,5 тыс. лет назад) многие участки этого типа песков были разбиты скотом кочевников. Пески также разбивались во вторичную фазу дефляции в конце XIX-начале XX веков. Это обусловило появление здесь погребенных многоярусных почв (Гаель, Смирнова, 1999 г.). В международной системе почвенной классификации выделенные нами темно-гумусовые почвы относятся к *Mollic Phaeozems* (Власенко, Кулик, 2017).

Почвенные разрезы основных типов почв ЭГС Арчединско-Донского песчаного массива представлены на рис. 3.

Таким образом, эдафотопы рассматриваемой системы обусловлены песчаным субстратом, различиями в тепло-влагообеспеченности и рельефе.

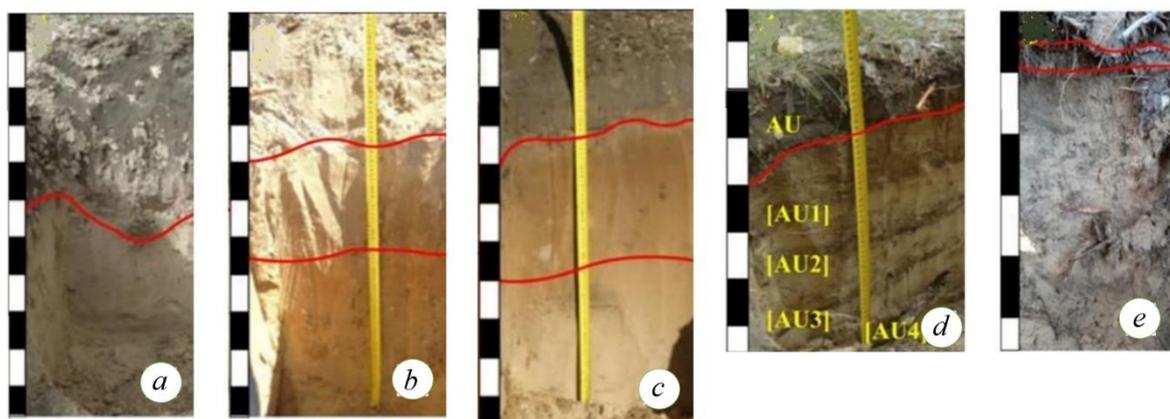


Рис. 3. Почвенные разрезы эдафотопы Арчединско-Донского песчаного массива (Власенко, Кулик, 2017)

a – темно-гумусовая типичная; *b* – светло-гумусовая эолово-аккумулятивная; *c* – темно-гумусовая типичная; *d* – аллювиальная темно-гумусовая глееватая, *e* – псаммозем гумусовый типичный.

Особенности микробоценоза. Микробные сообщества эколого-геологической системы Арчединско-Донских песков непосредственно на самих песках относительно бедны, представлены в основном аэробными микробами-экстремофилами, псаммофилами, а также ксерофилами и остаются слабоизученными. Но на участках березовых и сосновых колков, а также во влажных западинах их количество резко увеличивается. Среди них здесь преобладают сапрофиты. Кроме того, на этой территории распространены различные микроорганизмы-паразиты растений и животных. Среди последних наиболее распространены энтомопатогенные вирусы.

Наибольшее разнообразие микробных сообществ отмечается в почвах, спорадически развитых на Арчединско-Донских песках. При этом установлено, что характеристика микробных сообществ современных почв региона в большей мере отражает специфику местных условий почвообразования. Так, при одной подтиповой принадлежности почвы, находящиеся в различных литолого-геоморфологических и ландшафтных условиях, весьма заметно могут отличаться по микробиологическим параметрам. И наоборот, характеристики микробных сообществ различных почвенных типов (подтипов) могут быть достаточно близки, если последние приурочены к сходным элементам рельефа, почвообразующим пескам и уровням залегания грунтовых вод (Дёмкина, 2020). Таким образом, определяющим фактором для развития микробоценозов на данной территории являются геолого-геоморфологические особенности песков.

Особенности фитоценоза. Для изучаемого песчаного массива в целом характерна растительность зоны сухих степей – чередование урочищ и фаций, представленных ассоциациями разреженной псаммофитной разнотравно-злаково-полынной степи. В растительном покрове песчаных степей здесь господствуют дернинные злаки: овсяница Беккера (*Festuca beckeri*) ковыль Иоанна (*Stipa pennata*), келерия сизая (*Koeleria glauca*) с примесью разнотравья и кустарника - раkitника русского (*Chamaecytisus ruthenicus*) (рис. 4).

На переваемых песках преобладает псаммофитная растительность: колосняк гигантский (*Leymus racemosus*), пырей пушистоцветковый (*Elytrigia* sp.), осока колхидская (*Carex colchica*), раkitник (*Cytisus* sp.), можжевельник казацкий (*Juniperus sabina*) и другие (рис. 5).

Эдификаторами Арчединско-Донских песков являются плотнодерновинные злаки: ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana*), ковыль Иоанна (*Stipa pennata*), овсяница Беккера (*Festuca beckeri*), из мелкодернинных злаков господствуют типчак желобчатый (*Festuca valesiaca*) и келерия тонкая (*Koeleria cristata*), из разнотравья встречаются грудница мохнатая (*Linosyris villosa*), кермек сарептский (*Limonium sareptanum*), василек песчаный (*Centaurea arenaria*), чабрец душистый (*Thymus odoratissimus*), а по бровкам балок – прутняк (*Vitex agnuscastus*), эбелек (*Ceratocarpus arenarius*) (Власенко, Кулик, 2017). Слабозаросшие бугристые пески здесь обладают специфическими водно-физическими свойствами и в определенной степени подвижностью субстрата, что обусловило появление здесь псаммофитов, таких как овес



Рис. 4. Цветущий раkitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*) (май 2020 г.)
(фото А. Н. Самуся)



Рис. 5. Поверхность Арчединско-Донских песков: в углублениях – высохшие остатки кустов можжевельника казацкого (*Juniperus sabina*) (начало мая 2020 г., фото С. Шинкаренко)

песчаный (*Avena strigosa*), полынь песчаная (*Artemisia arenaria*), раkitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*), цмин песчаный (*Helichrysum arenarium*) и другие (рис. 6). В понижениях и котловинах на заболоченных участках развивается болотная растительность – сабельник болотный (*Rangifer tarandus*) и другие, что подтверждает взаимосвязь растительности с почвенными условиями ЭГС.

На территории Арчединско-Донских песков встречается лесная растительность естественного и искусственного происхождения. Основными естественными породами являются береза (*Betula* sp.), ольха (*Alnus* sp.), дуб (*Quercus* sp.), тополь (*Populus* sp.) и ива (*Salix* sp.). На площади свыше 9 тыс. га в культуру с конца XIX века была введена сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) в виде многочисленных сосновых рощ (рис. 7 а, б) (Власенко, Кулик, 2017). Рядом авторов отмечается реликтовость травянистого покрова колок, представленного как распространенной повсеместно осокой богемской (*Carex bohemica*), так и сабельником болотным (*Rangifer tarandus*), лютиком многолистным (*Ranunculus polyphyllus*), папоротником телиптерисом болотным (*Thelypteris palustris*), вербейником обыкновенным (*Lysimachia vulgaris*), сердечниками горьким (*Cardamine amara*) и луговым (*Cardamine pratensis*) и др.

Культивация сосны здесь шла поэтапно и является одной из старейших. Первый этап (1880–1884 годы) арчединских сосновых культур характеризуется посадками, носящими опытный характер. Как таковые, они производились на площадях небольших размеров и поражают крайней изощренностью техники их производства. Шло, как бы, нащупывание методов, приноравливание к местным условиям. Первая посадка сосны произведена была в 1881 году. Весной запахали по целине в борозды шелюгу и между ее рядами посадили под лопату белую акацию, а осенью – однолетние сеянцы сосны. В первую же зиму акация вся вымерзла, а затем посохла сосна и шелюга. Весной 1882 года, опять по задернелой целине посадили двухлетние сеянцы сосны и поливали ее в течение всего лета, но и эта посадка также погибла (Мамедов, Алимов, 2019).

Второй этап (1885–1892 годы) характеризовался увеличенным размером посадок сосны и обязательной предварительной подготовкой почвы. Подготовка почвы под посадку делалась с осени, осенью эта площадь вторично перепахивалась и разбороновывалась. Посадки делались осенью и весной под железную лопату по шнуру. Первое время сажались двухлетние сеянцы, потом же посадка велась исключительно перешколенными саженцами.



Рис. 6. Растительность Арчединско-Донских песков

a – тысячелистник мелкоцветковый (*Achillea micrantha*) (2013 г.); *b* – тимьян Палласа (*Thymus pallasianus*) (2013 г.); *c* – ясменник пахучий (*Asperula graveolens*) (2013 г.); *d* – птицемлечник Коха (*Ornithogalum kochii*) (май 2020 г.). Фото: *a, b, c* – Ю. Пирогова, *d* – А. Н. Самуся.

Третий этап (1894–1910 годы) характеризовался особенной интенсивностью и завершился закреплением песков. Предшествовавшими работами к этому времени были основные условия освоения: предварительная сплошная распашка площадей под посадку; систематические полки и рыхления; своевременные пополнения и поливы (Мамедов, Алимов, 2019).

В настоящее время культуры сосны расположены на надпойменных террасах р. Арчеды: низких левобережных (высота равна 9–15 м и 25 м) – в урочище «Березняки» и высокой правобережной (высота 45 м) – в урочище «Грядина». Кроме того, в котловинах развиты березово-осиновые «колки» (рис. 7*c*), дубовые рощи (рис. 7*d*) или рощи черной ольхи.

В березовых колках и сосновых рощах встречаются различные высшие грибы (рис. 8).

Особенности зооценоза. Псаммофильная фауна песчаных массивов долины Дона изучалась многими исследователями, в том числе К. В. Арнольди, О. Л. Крыжановским, М. В. Набоженко, О. П. Негроровым, С. И. Медведевым, К. В. Успенским, И. В. Шохиним и другими. Преобладание песков обусловило распространение на этой территории преимущественно животных-псаммофилов. Фрагментарное распространение песчаных массивов в бассейне верхнего Дона, включая Арчединско-Донской массив, обусловило и фрагментарное распространение в их пределах различных бескрылых и ползающих животных, которые видимо стали заселяться ими начиная со среднего плейстоцена (400–200 тыс. лет назад) и затем продолжилось в голоцене. Причем в ряде случаев это способствовало формированию эндемичных видов, распространенных в пределах только какого-либо одного



Рис. 7. Сосновые рощи (a, b), березовые (c) и дубовые (d) колки Арчединско-Донских песков (октябрь 2013 г.)

Фото: a, b – <https://prigorod.info/>; c, d – А. Н. Самуся.

песчаного массива. В отличие от этого крылатые животные заселяли песчаные массивы более свободно и широко и фрагментарность песков на их расселении почти не сказывалась. Вследствие этого эндемики среди них на Арчединско-Донских песках не встречаются.

Из беспозвоночных здесь широко распространены паукообразные и особенно – насекомые-псаммофилы. Фауна паукообразных детально ещё не изучена, но здесь обитает несколько десятков видов пауков-псаммофилов, характерных для песчаных биотопов и песчаных степей Волгоградской области, среди которых встречаются *Aculepeira armida*, *Mangora acalypha*, *Eresus kollari*, *Drassodes lapidosus*, *Gnaphosa licenti*, *Micaria lenzi*, *Mustelicosia dimidiata*, *Cheiracanthium gratum*, *Oxyopes globifer*, *Philodromus histrio*, *Pellenes allegrii*, *P. epularis*, *P. nigrociliatus*, *Xysticus mongolicus*. Кроме того, в сосновых посадках и колках Арчединско-Донских песков встречаются паукообразные, типичные для сосняков Волгоградской области (Пономарёв, Хныкин, 2013).

Фауна прямокрылых насекомых (Orthoptera) на Арчединско-Донских песках представлена в основном пустынными и полупустынными видами. В песчаных полупустынных биотопах не встречаются степные виды прямокрылых. Здесь более обычными или даже массовыми становятся виды-псаммофилы, так или иначе связанные с закрепленными или незакрепленными песками: *Hyallorrhypis clausi*, *Ochridia hebetata*, *Leptopternis gracilis*, *Sphingoderus carinatus*, *Sphingonotus rubescens*, *Ramburiella turcomana* (Савицкий, 2002).

В фауне перепончатокрылых (Hymenoptera) на Арчединско-Донских песках отмечены многие виды насекомых, занесенные в Красную книгу Волгоградской области, в том числе крупный парнопес (*Parnopes grandior*), а также осы-бембексы (*Bembex rostrata*), пчела-плотник (*Xylocopa valga*) (рис. 9a), муравьи (Formicidae) и другие. Из выявленных для Нижнего Поволжья 77 видов муравьев около 14 % видов относится к псаммофилам и встречается в пустынном ландшафте.



Рис. 8. Шляпочные грибы Арчединско-Донских песков (фото А. Н. Самуся)
 а – подберезовик обыкновенный (*Leccinum scabrum*) (май 2019 г.); б – строфария сине-зеленая (*Stropharia aeruginosa*) (октябрь 2016 г.); в – подосиновик (*Leccinum* sp.) (октябрь 2016 г.); д – мухомор красный (*Amanita muscaria*) (октябрь 2013 г.).

Из фауны жуков (Coleoptera) Арчединско-Донского массива, включающей в себя представителей многих семейств, детально изучены хрущи (Melolonthinae) (Гарунов, 1968), а также чернотелки (Tenebrionidae) рода *Anatolica* (Чиграй, Набоженко, 2017).

Непосредственно на голых песчаных массивах хрущи не встречаются. Но на территории еловых рощ, колков и др. растительных сообществ этого массива они довольно обычны. Здесь было выявлено 29 видов хрущей, относящихся к 21 роду (рис. 9 *c, d*). Все они – ксерофильные виды-псаммофилы. Из них на первом месте по численности стоит восточный майский хрущ (*Melolontha hippocastani*), второе место по встречаемости и вредности занимают мраморный (*Polyphylla fullo*) и июньский хрущи (*Amphimallon sostitialis*), обитатели преимущественно хорошо прогреваемых песчаных прогалин в культурах сосны, а также открытых лугово-степных участков по опушкам березово-осиновых и дубовых колков. Личинки пустынного кузьки (*Anisoplia deserticola*), песчаного хрущика (*Anomala errans*) и белоопыленного хруща (*Chioneasoma pulvereum*) – обитатели слабозаросших связнопесчаных степных песчаных почв иногда образуют небольшие очаги (в среднем 8,4 личинок на 1 м²), сохраняющиеся и после распашки этих почв под культуры сосны. Личинки прочих видов хрущей малочисленны (Гарунов, 1968).

Здесь выделяются следующие экологические группы хрущей: а) обитающие под пологом леса – восточный майский хрущ (*M. hippocastani*), рыжий ночной хрущик (*Serica brunnea*), обыкновенный корнегрыз (*Rhizotrogus aestivus*), волжский хрущ (*Rhizotrogus volgensis*); б) обитающие на открытых песчаных участках, а иногда и в молодых (7–8 лет) культурах



Рис. 9. Перепончатокрылые и жуки Арчединско-Донских песков (фото А. Н. Самуся)
 а – пчела-плотник (*Xylocopa valga*) (май 2020 г.); б – жук майка (*Meloe erythrocnemus*) (май 2020 г.); в – жук олёнка (*Epicometis hirta*) (май 2020); д – жук кузька хлебный (*Anisoplia austriaca*) (июнь 2021 г.).

сосны – песчаный хрущик (*A. errans*), пустынный кузька (*A. deserticola*), белоопыленный хрущ (*C. pulvereum*); в) обитающие как под пологом, так и вне полога хвойных и лиственных насаждений – металлический цветоед (*Anomala dubia*), посевной кузька (*Anisoplia austriaca*), мраморный хрущ (*Polyphylla fullo*), июньский хрущ (*Amphimallon sostitalis*) и другие. Совсем не заселены личинками хрущей развеваемые безгумусные пески.

В основном личинки хрущей концентрируются на более богатых и влажных лугово-степных песчаных почвах понижений и на мощных глубоко-гумусных связнопесчаных почвах полого-увалистых равнин, погребенных под небольшим эоловым наносом песка. На мощном эоловом наносе (до 1,85 м) песка как современной (150–50 лет), так и раннепастбищной (2500–500 лет) фаз дефляции, по вершинам песчаных бугров с одним-двумя маломощными гумусовыми горизонтами личинки хрущей совсем отсутствуют или встречаются лишь в незначительном количестве в зависимости от глубины залегания и степени гумусированности погребенных почв. Наиболее плотно (48 личинок на 1 м²) заселены личинками узкорядные культуры сосны (с размещением деревьев 1,5×0,7 м). В насаждениях с 6-метровыми междурядьями личинок хрущей меньше (6,4 личинок на 1 м²).

По гидротермическим условиям более благоприятны для заселения хрущом почвы с влажностью в верхнем (20–30 см) слое (в % от сухого веса): на Грядине 1,4–3,8 %, то есть в пределах, близких к влажности максимальной молекулярной влагоемкости, а в Березняках 0,6–3,1 %, то есть в пределах от влажности максимальной гигроскопичности до максимальной молекулярной влагоемкости. Оптимальные температурные условия (по среднемесячным данным) на Грядине и в Березняках примерно одинаковы – 14,5–18° на глубине 60 см почвы. В этих условиях плотность заселения личинками обычно колеблется в пределах от 9,6 до 28 личинок па 1 м² (Гарунов, 1968).

В целом среди псаммофильных пластинчатоусых жуков на донских песках выделяется ряд как эндемичных видов, так и неспецифичных, складывающихся в основном из степных видов (Набоженко и др., 2012).

Наряду с пластинчатоусыми жуками здесь встречаются и другие представители жестоккрылых (рис. 9b).

Из жуков-чернотелок рода *Anatolica*, являющихся типичными псаммофилами, на Арчединско-Донских песках установлены *A. eremita*, *A. angustata*, *A. abbreviata*, *A. subquadrata* (Набоженко и др., 2012; Чиграй, Набоженко, 2017). Из них наиболее многочисленен *A. eremita*, особенно на юге рассматриваемого песчаного массива. Таким образом из шести видов чернотелок, выявленных для бассейна Дона, четыре встречаются на Арчединско-Донских песках. Причем эти виды встречаются только на песках высоких надпойменных терра реки Дон и его притоков, сформированных в период Днепровского оледенения.

Фауна чешуекрылых (Lepidoptera) на рассматриваемых песках относительно бедна. Бабочки здесь в основном приурочены к участкам с той или иной растительностью: к сосновым рощам, колкам, влажным западинам и т.п. Из фауны разноусых чешуекрылых (Heterocera) на Арчединско-Донских песках отмечены медведицы (*Arctia*) (рис. 10 a, b), многочисленные совковидки и совки-псаммофилы (Noctuidae), в том числе совковидка глазчатая (*Tethea ocularis*) (рис. 10c), *Drasteria cailino* (рис. 10 d), *Macdunnoughia confuse* (рис. 10e), *Dyspessa ulula* (рис. 10f), а также стрельчатка жилковатая (*Simyra nervosa*) (рис. 11a), гарпия – *Cerura vinula* (рис. 11b), *Acantolipes regularis*¹, аконтия урания (*Acontia urania*)¹, капюшонница великолепная (*Cucullia scopula*)¹, *Periphanes delphinii*¹, *Mufteroplus puniceago*¹ и другие. Также встречаются различные бражники: бражник малый винный (*Deilephila porcellus*) (рис. 11c), бражник молочайный (*Hyles euphorbiae*) (рис. 11d).

Из фауны булавоусых чешуекрылых (Rhopalocera) на Арчединско-Донских песках встречаются представители всех основных семейств: Hesperidae, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae и Lycaenidae (рис. 12). Эту фауну в течение многих лет здесь детально изучал А. Н. Самусь, согласно которому из семейства толстоголовок (Hesperidae) тут отмечены: *Erynnis tages*, *Carcharodus alceae*, *C. lavatherae*, *C. flocciferus*, *C. orientalis*, *Muschampia cribrellum*, *M. tessellum*, *M. proto*, *Pyrgus armoricanus*, *P. carthami* (обычен, рис. 12a), *P. cinarae*, *P. malvae*, *P. serratulae*, *Heteropterus morpheus*, *Ochlodes sylvanus*, *Thymelicus lineola*.

Из семейства парусников (Papilionidae) здесь встречаются: *Zerynthia polyxena*, *Driopa mnemosyne* и *Papilio machaon* (рис. 12b), который тут довольно обычен. Семейство белянок (Pieridae) представлено следующими видами: *Leptidea sinapis*, *Anthocharis cardamines*, *Pieris napi*, *P. rapae*, *Pontia edusa* (обычен), *Colias erate* (обычен), *C. hyale*, *C. myrmidone* (обычен) и *Gonepteryx rhamni*. Семейство нимфалид (Nymphalidae) представлено не очень богато. Тут встречаются: *Neptis rivularis*, *Nymphalis (Inachis) io*, *Polygonia c-album*, *Vanessa atalanta*, *V. cardui* (обычен), *Euphydryas aurinia sareptensis*, *Melitaea didyma* (обычен), *M. phoebe*, *Issoria lathonia* и *Argynnis pandora*. Из семейства сатиров (Satyridae) тут отмечены: *Melanargia galathea*, *Coenonympha pamphilus* (обычен, рис. 12c), *Maniola jurtina*, *Hyponephele lupina*, *Protorebia afra*, *Hipparchia volgensis*. Но наиболее обширно тут представлено семейство голубянок (Lycaenidae), среди представителей которого тут отмечены: *Nordmannia pruni*, *Callophrys rubi* (рис. 12d), *Lycaena phlaeas* (обычен, рис. 12f), *Lycaena thersamon*, *Lycaena tityrus*, *Cupido (Everes) argiades*, *Celastrina argiolus*, *Pseudophilotes vicrama*, *Glaucopsyche alexis*, *Plebejus argus*, *Plebejus maracandicus caspicus* (обычен), *Polyommatus icarus*, *Polyommatus (Plebicula) amandus*, *Polyommatus (Plebicula) thersites*. При этом обычная здесь голубянка каспийская (*Plebejus maracandicus caspicus*, рис. 12e) является типичным псаммофилом – ее гусеница (по наблюдениям Г. В. Кузнецова в 1996–2021 годах) выкармливается на распространенных здесь астрагалах, окукливается на песке в куртинах растений и зимует в стадии куколки.

¹ Вид занесен в Красную книгу Волгоградской области

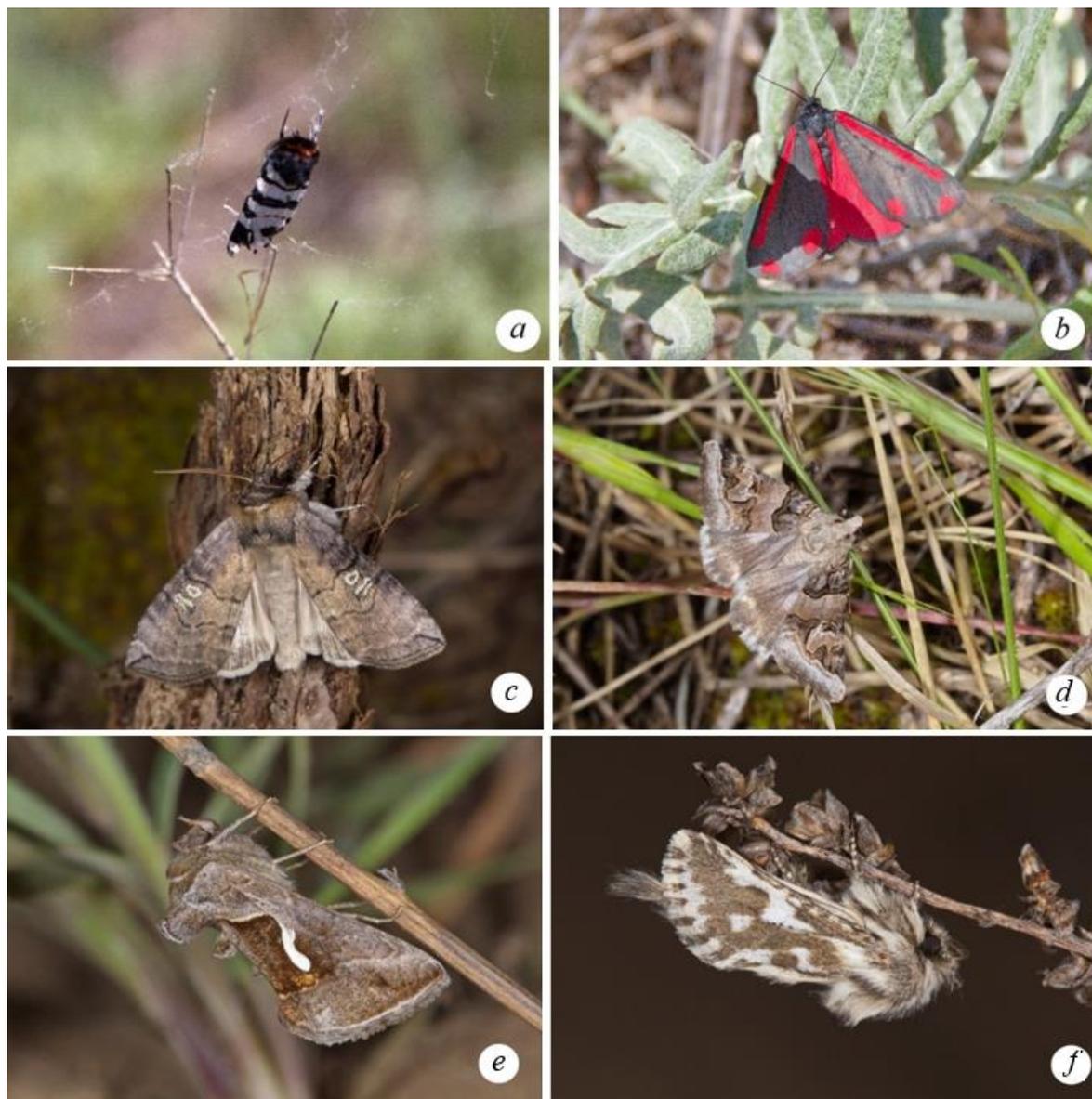


Рис. 10. Разноусые чешуекрылые (Heterocera) Арчединско-Донских песков
a – медведица Геба (*Arctia festiva*) в паутине (май 2019 г.); *b* – медведица кровавая (*Tyria jacobaeae*) (май 2019 г.); *c* – совковидка глазчатая (*Tethea ocellaris*) (май 2020 г.); *d* – совка-драстерия (*Drasteria cailino*) (май 2020 г.); *e* – Металловидка капля (*Macdunnoughia confusa*) (май 2020 г.); *f* – точило луковое (*Dyspessa ulula*) (май 2020 г.). Фото: *a, b* – А. Н. Самуся; *c-f* – Е. В. Комарова.

Фауна двукрылых насекомых или мух (Diptera) Арчединско-Донских песков относительно бедна: эти насекомые в основном встречаются непосредственно не на песках, а в лесных колках и влажных западинах. К последним, в частности, приурочены бабочницы (Psychodidae).

Среди позвоночных животных Арчединско-Донских песков встречаются пресмыкающиеся – степная гадюка, уж, прыткая ящерица, болотная черепаха (рис. 13*a*), земноводные – жабы, лягушки, предпочитающие заболоченные западины.

Орнитофауна здесь представлена в основном степными птицами (дрофа, стрепет, фазан обыкновенный и хищниками (орлан белохвост, курганник, черный коршун и другие). В березовых колках и сосновых рощах многочисленны различные воробьиные (пеночки



Рис. 11. Разноусые чешуекрылые (Heterocera) Арчединско-Донских песков (май 2020 г.)
(фото Е. В. Комарова)

a – стрельчатка жилковатая (*Simyra nervosa*), *b* – гарпия большая (*Cerura vinula*?); *c* – бражник малый винный (*Deilephila porcellus*); *d* – бражник молочайный (*Hyles euphorbiae*).

Phylloscopus sp., рис. 13*b*), фазан обыкновенный (*Phasianus colchicus*) и другие. Также на этом песчаном массиве по наблюдениям В. П. Белика и Е. В. Гугуевой отмечен клинтух (*Columba oenas*).

Из млекопитающих встречаются тушканчики, ёж восточноевропейский (рис. 13*c*), степной хорь, барсук, европейская косуля (рис. 13*d*), лось и кабан.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, эколого-геологическая система Арчединско-Донских песков является уникальным природным образованием, в котором сформировалось специфическое сообщество растений-псаммофитов и животных-псаммофилов. Геолого-геоморфологические особенности песчаного литотопа оказали определяющее влияние на формирование в этом регионе своеобразных почвенных условий, а также сообществ микроорганизмов, растений и животных.

Фрагментарное распространение песчаных массивов в долине Дона, включая и Арчединско-Донские пески, обусловило фрагментарное и эндемичное заселение песков некоторыми животными-псаммофилами, среди которых наиболее многочисленны насекомые.

Благодарности. Автор выражает благодарность коллегам-энтомологам А. Н. Самусю, Г. В. Кузнецову и Е. В. Комарову, изучавшим энтомофауну Арчединско-Донских песков и любезно предоставившим свои фотографии и данные полевых наблюдений.

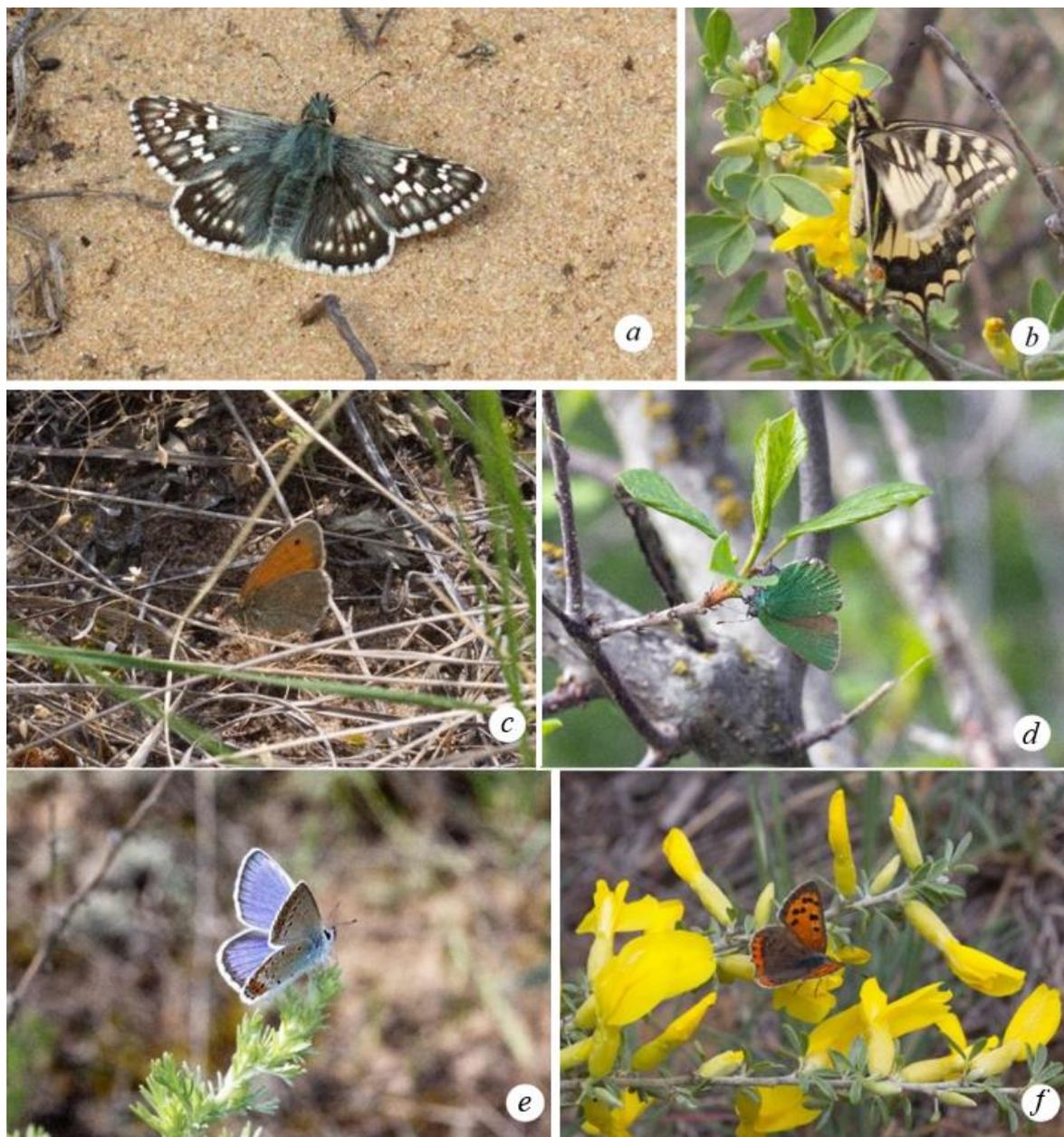


Рис. 12. Булавоусые чешуекрылые (*Rhopalocera*) Арчединско-Донских песков
(фото А. Н. Самуся)

a – толстоголовка сафлоровая (*Pyrgus carthami*); *b* – махаон (*Papilio machaon*) (май 2019 г.); *c* – сенница Памфил (*Coenonympha pamphilus*) ♂ (май 2020 г.); *d* – малиница (*Callophrys rubi*) ♂ (май 2019 г.); *e* – голубянка каспийская (*Plebejus tarasandicus caspicus*) ♂ (июнь, 2021 г.); *f* – червонец пламенный (*Lysaena phlaeas*) ♂ (июнь, 2021 г.).

Работа выполнена в рамках госбюджетной тематики ФГБОУ ВО Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова «Эколого-геологические системы: структура, многообразие, систематика и их анализ», (раздел 0110 (для тем по госзаданию), номер 5-4-2021, номер ЦИТИС 121042200089-3)



Рис. 13. Фауна позвоночных животных Арчединско-Донских песков
a – европейская болотная черепаха (*Emys orbicularis*) (июнь, 2021 г.); *b* – пеночка весничка (*Phylloscopus trochilus*) (октябрь 2013 г.); *c* – ёж восточноевропейский (*Erinaceus concolor*) (май, 2020 г.); *d* – европейская косуля (*Capreolus capreolus*) (сентябрь, 2016 г.). Фото А. Н. Самуся.

Список литературы

- Богучарсков В. Т., Князев Ю. П. Историко-географический анализ изучения ландшафтов бассейна среднего и нижнего Дона // Вестник ВГУ, сер. География. Геоэкология. – 2012. – № 2. – С. 63–69.
- Бородычев В. В., Балкушкин Р. Н., Гордиенко О. А., Кулик А. К. Почвенный покров Арчединско-Донского песчаного массива. // Известия НВ АУК. – 2020. – 3 (59). – С. 334–343. DOI: 10.32786/2071-9485-2020-03-36
- Власенко М. В., Кулик А. К. Современное состояние степной растительности придонских песчаных массивов // Аграрная Россия. – 2017. – № 9. – С. 22–29.
- Гаель А. Г., Смирнова Л. Ф. Пески и песчаные почвы. – М.: ГЕОС. 1999. – 252 с.
- Гарунов Г. Г. Экология хрущей Арчединско-Донского песчаного массива в связи с облесением песков: автореф. дис... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1968. – 18 с.
- Дедова И. С., Шевченко Е. В. Эколого-геоморфологические особенности песчаных массивов надпойменных террас реки Дон (Волгоградская область) // Грани познания. – 2019. – № 6 (65). – С. 60–64 [Электронный ресурс]. Режим доступа: www.grani.vspu.ru. (просмотрено: 12.02.2023)
- Дёмкина Т. С. Пространственно-временная динамика состояния микробных сообществ почв степей Волго-Донского междуречья. // Аридные экосистемы. – 2020. – Т. 26, № 1 (82). – С. 76–83.
- Кулик А. К., Власенко М. В. Водный режим и баланс влаги Арчединско-Донских песков. // Пути повышения эффективности орошаемого земледелия. – 2015. – № 3 (59). – С. 81–87.
- Кулик К. Н., Рулев А. С., Сажин А. Н. Глобальные дефляционные процессы в степных экосистемах // Метеорология и гидрология. – 2018. – № 9. – С. 72–80. [Kulik K. N., Rulev A. S., Sazhin A. N. Global Processes of Deflation in Steppe Ecosystems // Russian Meteorology and Hydrology. – 2018. – Vol. 43. No. 9. – P. 607–612].
- Мамедов Т. И., Алимов Н. И. История создания защитных лесных насаждений из сосны обыкновенной в волгоградской области и на Арчедино-Донских песках // Мир моей профессии: Матер. 5-й регион. професс. научно-практ. конф. для педагогов и обучающихся. – Волгоград, ГБПОУ «Арчединский лесной колледж». – 2019. – С. 39–43.
- Набоженко М. В., Шохин И. В., Абдурахманов Г. М., Клычева А. М., Марахонич А. В., Олейник Д. И. Основные закономерности распределения и генезис псаммофильных жесткокрылых Понто-Каспийского региона

на примере Tenebrionidae и Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) // Юг России: экология, развитие. – 2012. – № 1. – С. 110–126.

Пономарев А. В., Хныкин А. С. Пауки (Aranei) Волгограда и его окрестностей. // Юг России: экология, развитие. – 2013. – № 4. – С. 109–136.

Савицкий В. Ю. Обзор фауны саранчовых (*Orthoptera, Acridoidea*) полупустынной зоны Нижнего Поволжья // Биоразнообразии насекомых юго-востока Европейской части России. – Волгоград, Нисса-Регион. – 2002. – С. 5–41.

Трофимов В. Т. Эколого-геологическая система, её типы и положение в структуре экосистемы. // Вестник Моск. ун-та. Серия 4. Геология. – 2009. – № 2. – С. 48–52

Трофимов В. Т., Королёв В. А. Массивы песчаных грунтов как объекты эколого-геологических исследований // Вестник Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. – 2018. – № 2. – С. 59–65

Чиграй С. Н., Набоженко М. В. Жуки-чернотелки рода *Anatolica* Eschscholtz, 1831 (Coleoptera: Tenebrionidae: Pimeliinae: Tentyriini) донских песков // Труды Русского энтомологического общества. – С.-Петербург. – 2017. – Т. 88, № 1. – С. 46–57.

Korolev V. A., Balykova S. D. Ecological and geological systems of Mahatta and Kysyl-Syr tukulans (Yakutia) // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 138–154.

The article examines the features of the ecological and geological systems of tukulans analysing as an example two similar sand massifs Mahatta and Kysyl-Syr, located in the Vilyui River basin (Central Yakutia). The study is based on the results of the authors' field studies in Central Yakutia and published data. It takes into account the goals and tasks of engineering and environmental researches and surveys. The authors prove that the ecological and geological systems of the Mahatta and Kysyl-Syr tukulans are unique natural sand formations typical for Central Yakutia, the abiotic and biotic components of which have specific features. Sandy lithotopes, the ecological and geological systems of the Mahatta and Kysyl-Syr tukulans have a long history of formation (30–40 thousand years), syn- and epicryogenic genesis, are distinguished by a complex structure, specific relief forms and paragenesis of modern geological processes developed within them: eolian, slope and cryogenic, which is reflected in the biotic components of these systems. Features of the biotic components of these ecological and geological systems (microbiocenoses, phyto- and zoocenoses) are entirely determined by climatic conditions and lithotopes, represented by sandy soil massifs. The identified features must be considered first of all in engineering and environmental studies and surveys in tukulans.

Key words: ecosystem, ecological and geological system, tukulan, ecological and geological features, lithotope, edaphotope, microbiocenosis, phytocenosis, zoocenosis, Yakutia.

Поступила в редакцию 26.03.23

Принята к печати 01.06.23

УДК 635.9: 582.892: 631.529 (477.75)

К истории селекции культиваров плюща. II

Ена А. В., Ена Я. А.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
an.yena@gmail.com, yaroslavayena2005@gmail.com

В отличие от других культивируемых растений, селекция плющей (*Hedera L.*) связана не с гибридизацией, а с выявлением, отбором и закреплением вегетативных мутаций – спортов. По этой причине сорта плюща в историческом аспекте образуют линейную последовательность, в которой каждому данному сорту предшествует один материнский сорт. Вегетативные мутации сортов плюща разделяются на две группы: новые и повторные. К новым относятся ранее не наблюдавшиеся мутации, а повторные мутации демонстрируют уже известные комбинации признаков. Среди повторных мутаций есть две подгруппы: с признаками материнского сорта и с признаками дочернего сорта. При изучении повторных мутаций в ряде случаев оказывается возможным установить происхождение сорта, для которого такая информация прежде отсутствовала, либо же уточнить последовательность предковых сортов. Если признаки у мутации сорта ‘В’ совпадают с признаками сорта ‘А’, описанного раньше ‘В’, то ‘А’ можно считать предком ‘В’. Если признаки у мутации сорта ‘В’ совпадают с признаками сорта ‘С’, описанного позже ‘В’, то ‘С’ можно считать потомком ‘В’. Используя такой подход, мы установили материнские сорта ещё у двух культиваров *H. helix*: ‘Rüsche’ – у ‘Willie’ и ‘Telecurl’ – у ‘Sea Breeze’, а также определили место, которое занимает ‘California’ в эволюционной цепочке предков ‘Mona Lisa’. Полученные данные вносят вклад в историю селекции культиваров плюща, изобилующую пробелами, а также позволяют расширить представления об изменениях признаков, происходящих при спортообразовании у плющей и, более того, дают дополнительные возможности для исследований закономерностей эволюционного морфогенеза при искусственном отборе.

Ключевые слова: *Hedera helix*, спорт, сорт, повторная мутация, происхождение культивара.

ВВЕДЕНИЕ

В отличие от других культивируемых растений, у которых новые сорта (культивары) получают с помощью гибридизации двух родительских форм, селекция плющей (*Hedera L.*) ведётся путём выявления, отбора и закрепления вегетативных мутаций – спортов. Таким образом, в историческом аспекте сорта плюща образуют линейную последовательность, в которой каждому данному сорту предшествует один материнский сорт.

Вегетативные мутации (спорты), появляющиеся у сортов (культиваров) плюща, целесообразно разделить на две группы: новые и повторные. К первой группе относятся мутации с прежде не наблюдавшимися признаками, которые пригодны для описания нового сорта. Вторую группу составляют мутации с уже известными комбинациями признаков. В этой второй группе следует выделять две подгруппы: мутации с признаками материнского сорта (реверсии) и мутации с признаками дочернего сорта.

Примером повторной материнской (реверсивной) мутации у *Hedera helix L.* может служить появление у особи сорта ‘Green Man’ ветви с листьями, идентичными по форме сорту ‘Ritterkreuz’. При этом известно, что первый сорт был выделен из второго (Windle, 2000). Повтор дочерней мутации отмечен, в частности, у сорта ‘Kolibri’, от которого произошёл ‘White Knight’ (McAllister, Marshall, 2017). Авторы данной статьи наблюдали оба случая в своей коллекции (рис. 1).

При изучении повторных мутаций в ряде случаев оказывается возможным установить происхождение сорта, для которого такая информация прежде отсутствовала, либо же уточнить последовательность предковых сортов. Это представляется особенно важным, если учесть, что история селекции плюща имеет множество досадных пробелов, связанных с колебаниями общественного и профессионального интереса к данной культуре, недостатком



Рис. 1. Повторные мутации сортов *Hedera helix*

a – ‘Green Man’ (вверху); спорт, идентичный материнскому сорту ‘Ritterkreuz’ (внизу); *b* – ‘Kolibri’ (вверху); спорт, идентичный дочернему сорту ‘White Knight’ (внизу).

научной документации по сортоиспытанию, а также дефицитом литературы по данному вопросу. К сожалению, происхождение многих сортов плюща установлено неточно или неизвестно вообще.

Цель наших исследований – установить происхождение ряда культиваров *Hedera helix* на основе изучения их спонтанных вегетативных мутаций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Базой для исследований служит принадлежащая авторам коллекция плющей «Hederena» в городе Симферополе. Все растения выращиваются в открытом грунте. На протяжении ряда лет авторами фиксировались вегетативные мутации (спорты), появившиеся у разных сортов *H. helix*. Возникшие в результате мутаций признаки тщательно сравнивались с признаками других сортов коллекции, а также с описаниями и изображениями в релевантной литературе. Наиболее типичные листья сортов и спортов отбирались с середины элементарных побегов. Морфологические описания листовой пластинки соответствуют классической терминологии (Фёдоров и др., 1956), тип пёстролистности определялся по методике проведения экспертизы сортов плюща (Ена, 2016).

Для дальнейшего исследования мы отбирали повторные мутации. Распознавание повторных мутаций и обоснование их отнесения к мутациям с признаками материнского либо дочернего сорта основывалось на точных исторических данных, касающихся первого упоминания, первоописания либо регистрации соответствующих сортов (Heieck, 1980; McAllister, Marshall, 2017; Hönemann, 2018; Euler, 2020; Hatch, 2022). Мы исходим из того, что существует определенная закономерность в последовательности появлений новых признаков при спортообразовании, так что одни признаки не могут появиться раньше других (Ена, 2022б).

Квалифицируя возникшие повторные мутации как идентичные уже существующим сортам, мы опирались на ст. 2.20 Международного Кодекса номенклатуры культивируемых

растений (International..., 2016), в которой говорится: «При рассмотрении вопроса о принадлежности двух или более растений к одному или разным сортам их происхождение не имеет значения».

Все фотографии (за исключением рис. 2с), сделаны авторами статьи в коллекции «Hederena».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В предыдущем сообщении (Ена, Ена, 2022) мы впервые продемонстрировали результаты историко-морфологического анализа повторных мутаций у трёх сортов плюща обыкновенного. В настоящей статье приводятся результаты наших дальнейших исследований.

'Willie' – миниатюрный, медленно растущий зелёнолистный культивар с пальчатыми листьями в среднем 4×3,5 см, рассечёнными на узко-ланцетные, многократно изогнутые доли с мелковолнистым краем (рис. 2а). В нашей коллекции выращивается с 2013 года.

В 2016 году на одном из побегов 'Willie' появилась ветвь с более крупными листьями, которые по диагностическим признакам соответствуют сорту 'Rüsche' (рис. 2б). Листья 'Rüsche' величиной 6×6 см, тройчатые, средняя доля листа яйцевидная, а боковые – треугольно-яйцевидные или даже полустреловидные, при этом доли слегка повёрнуты в разных плоскостях относительно друг друга, чуть сложены и немного изогнуты.

Спорт, позднее получивший название 'Rüsche', был впервые обнаружен немецким плющеводом Ингобертом Хайеком в 1968 году (Heieck, 1980), а информация о 'Willie' появилась в американском каталоге «Glasshouse Works» в 1995 году (McAllister, Marshall, 2017). Следовательно, мы можем рассматривать 'Rüsche' как материнский сорт 'Willie'.

Следует отметить, что листья у обоих сортов фактически сложные, так как у каждой доли часто имеется короткий черешочек, и они могут отмирать независимо друг от друга. Такая особенность передалась по эволюционной цепочке сортов, как мы теперь видим, от культивара 'Professor Friedrich Tobler' (1957 г.), из которого был выделен 'Rüsche' (Heieck, 1980). Листья 'Professor Friedrich Tobler' разделены на три отдельные, сидящие на черешочках доли величиной порядка 4×1 см, причём средняя доля удлинённо-ланцетная, а боковые – серповидные (рис. 2с воспроизведен с сайта Deutsche Gesellschaft für Hydrocultur, см. Euler, 2020).

Примечательно, что мутации, идентичные 'Professor Friedrich Tobler', неоднократно возникали у растений его предкового сорта – 'Star' (Heieck, 1980). Это ещё раз подтверждает правильность методологического подхода, который мы положили в основу нашего исследования.

Несмотря на то, что у природных форм всех видов рода *Hedera* всегда формируются простые пальчатые листья, следует иметь в виду, что пальчатосложные листья характерны для ряда других родов семейства Araliaceae, например, *Panax*, *Metapanax*, *Schefflera* и другие, так что появление такого признака у описанных сортов *H. helix* разумно рассматривать как проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1987).

'Sea Breeze' – плющ с листьями величиной в среднем 5,5×4,5 см, тройчато-раздельной (до расчётной) формой листовой пластинки с трёх яйцевидных и широкояйцевидных долях, которые сложены вдоль радиальных главных жилок наподобие оригами, со слегка волнистыми краями, тупыми верхушками и сердцевидным основанием. Пёстролистность маргинальная, краевая зона листа белая, середина пластинки сизовато-зелёная (рис. 3а).

Растение, позднее описанное под названием 'Sea Breeze', было приобретено во второй половине 1990-х в одном из калифорнийских питомников, куда оно поступил от неизвестного поставщика (Windle, 2005), то есть происхождение сорта неведомо.

Регистратор Американского общества плюща (AIS) Р. Уиндл, проводивший тестирование нового сорта на отличие, однородность и стабильность, неоднократно наблюдал у особей 'Sea Breeze' реверсии, сходные, по его мнению, с листьями 'California'.



Рис. 2. Побеги ‘Willie’ (a), его спорта, идентичного ‘Rüsche’ (b) и сорта ‘Prof. Friedrich Tobler’ (c)

Вместе с тем, он также высказал предположение, что, поскольку по форме листьев ‘Sea Breeze’ очень напоминает ‘Telecurl’, первый сорт мог бы быть вариегатным спортом второго (Windle, 2005).

Зелёнолиственный спорт, обнаруженный у нашего экземпляра ‘Sea Breeze’ (рис. 3a), имеет более крупные листья 6×6 см, демонстрирующие характерные признаки ‘Telecurl’ (см. илл. у Hatch, 2022), такие, как тройчато-раздельная форма пластинки, складчатые яйцевидные доли и контрастные, приподнятые жилки (рис. 3b). Поскольку ‘Sea Breeze’ описан в 2005 году, а ‘Telecurl’ – в 1950 году (McAllister, Marshall, 2017), мы считаем, что первый сорт действительно произошёл от второго.

Отметим, что растения сорта ‘Telecurl’ (в нашей коллекции, как и ‘Sea Breeze’, с 2012 года), довольно часто образует листья, действительно напоминающие ‘California’, т. е. более крупные, относительно плоские и пятираздельные, с несколько оттянутыми верхушками долей пластинки, но это скорее следует отнести на счёт общей тенденции к некоторому ослаблению проявлений отдельных сортоспецифических признаков у ряда сортов плющей, выращиваемых в открытом грунте. Об этом же явлении пишет А. Хёнеманн (Hönemann, 2018), дополнительно отмечая, что листья ‘California’-типа у ‘Telecurl’ возникают на быстро растущих летних побегах, а сам сорт ‘Telecurl’, по всей вероятности, является мутацией сорта ‘California’ (рис. 4c).

Что касается ‘Sea Breeze’, то в открытом грунте форма его листовой пластинки оказалась исключительно стабильной.

‘Mona Lisa’ – пёстролиственный сорт с пальчато-раздельными листьями (в среднем 6×6 см). Доли листа узко-треугольные, причём средняя доля в 2–3 раза длиннее боковых, а боковые в 2–3 раза длиннее нижних. Верхушка листа острая или притуплённая, основание слабо сердцевидное вплоть до усечённого. Краевая зона листа кремовая, середина сизовато-зелёная (рис. 4a).



Рис. 3. Побеги ‘Sea Breeze’ и его зелёнолистного спорта (a) в сравнении с ‘Telecurl’ (b)

Высказывалось предположение (Euler, 2020), что вероятным материнским сортом ‘Mona Lisa’ мог быть ‘Star’ с его пальчато-рассечёнными зелёными листьями. Однако данные, приведённые И. Хайеком (Heieck, 1980), свидетельствуют о политоппном происхождении ‘Mona Lisa’ от иного культивара. Сходные растения в 1980 г. почти одновременно были получены им из питомника братьев Штаус (Gebr. Stauss) в Германии, а также из Дании – под именем ‘Mona Lisa’. Возможно, что такой же сорт с названием ‘Sagittaeifolia Alba’ был описан Г. Крюссманом (G. Krüssmann) в 1978 году. К тому времени в питомнике аббатства Нойбург И. Хайек уже выделил морфологически схожий тип из пёстролистного культивара ‘Eva’ (реверсирующего к ‘Ingrid’) с рабочим названием ‘Sagittaeifolia Variegata 2’ (Heieck, 1980).

Наше растение этого сорта морфологически полностью соответствует описанию и рисунку ‘Sagittaeifolia Variegata 2’, которые приводил и идентифицировал как ‘Mona Lisa’ И. Хайек (Heieck, 1980). В коллекции сорт выращивается с 2001 года и за это время отмечено только три мутации (Ена, 2022a), в том числе одна повторная в 2021 году. Это зелёнолистная мутация, которая оказалась идентичной старому сорту ‘California’ (рис. 4b). Такой сорт описан в 1939 году в лос-анджелесском питомнике “Weber Nursery” как спорт ‘Merion Beauty’ (McAllister, Marshall, 2017). Листья его крупные, до 9×8 см, в очертании округлые, слегка волнистые, 5–7 (9)-пальчато-раздельные, с яйцевидными долями и сердцевидным основанием (рис. 4c).

На основании имеющихся данных мы полагаем, что ‘California’ является одним из предковых сортов ‘Mona Lisa’ и занимает в эволюционной цепочке сортов этой линии (Heieck, 1980; McAllister, Marshall, 2017) следующее место: ‘Pittsburgh’, конец 1910-х гг. → ‘Merion Beauty’, конец 1930-х гг. → ‘California’, 1939 г. → ‘Ingrid’, конец 1950-х гг. → ‘Eva’, 1960 г. → ‘Mona Lisa’, конец 1970-х гг. Уточним, что подлинное происхождение ‘Ingrid’ оставалось



Рис. 4. Побеги 'Mona Lisa' (a), его зелёнолистного спорта (b) и 'California' (c)

неизвестным, а помещение 'Pittsburgh' и 'Merion Beauty' среди ранних предковых форм оценивалось как наиболее вероятное предположение (Heieck, 1980).

Что касается особи 'California', которая выращивается в нашей коллекции более двадцати лет, то за всё это время на ней не было отмечено ни одной повторной мутации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У многих сортов плюща, в том числе широко распространённых, отсутствует какая-либо информация в отношении их происхождения. В таких случаях часто делаются попытки восстановить родословную, основываясь на сравнении отдельных признаков. Следует понимать, что умозрительное установление родства сортов по их сходству может быть ошибочным. Установить предковые и в особенности материнские сорта с высокой достоверностью позволяет сравнительно-морфологический и исторический анализ повторных мутаций, которые воспроизводят тип уже известных сортов. Если признаки, возникшие при мутации у сорта 'B', совпадают с признаками сорта 'A', описанного раньше 'B', то сорт 'A' можно считать предковым или даже материнским по отношению к сорту 'B'. Если признаки, возникшие при мутации у сорта 'B', совпадают с признаками сорта 'C', описанного позже 'B', то сорт 'C' можно считать потомком или даже дочерним по отношению к сорту 'B'. Используя такой подход, мы установили материнские сорта ещё у двух культиваров *H. helix*: ими оказались 'Rüsche' – у 'Willie', 'Telecurl' – у 'Sea Breeze'.

Поскольку родословная данного сорта плюща может быть представлена как цепочка более ранних сортов, то повторная мутация, идентифицированная с ранее известным сортом, может дать подсказку в отношении недостающего звена в этой родословной. Именно так получилось с повторной мутацией, найденной у 'Mona Lisa', которая указала на вероятное место сорта 'California' среди её предков.

Наши исследования позволили получить новые данные по сортоизучению и истории селекции плюща, а также расширить наши представления о закономерностях изменений признаков, происходящих при спортообразовании у плющей.

Что касается причин появления у плющей повторных мутаций, то мы предполагаем, что

они возникают как результат функционирования мобильной части генома (Ена, 2022б). Здесь определённо имеет место скачкообразный процесс, который, подобно переключателю, возвращает часть генов в состояние, соответствующее одному из сортов в цепочке их линейной эволюции, поддерживаемой искусственным отбором.

Список литературы

- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. – Л.: Наука, 1987. – 256 с.
- Ена А. В. Методика проведения экспертизы сортов плюща звичайного (*Hedera helix* L.) на відмінність, однорідність і стабільність // Методика проведення экспертизы сортов рослин групи декоративних на відмінність, однорідність і стабільність. – Міністерство аграрної політики та продовольства України. Український інститут экспертизы сортов рослин, 2016. – С. 798–810.
- Ена А. В. Новый сорт *Hedera helix* 'Peregrenus' и некоторые особенности спортообразования у плюща // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2022а. – Т. 163, №2. – С. 36–44.
- Ена А. В. Анагенез при искусственном отборе: история сортов плюща // Эмбриология, генетика и биотехнология: Материалы VI Международной Школы-конференции для молодых учёных. Крым (Ялта, 19–23 сентября 2022 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2022б. – С. 12–14.
- Ена А. В., Ена Я. А. К истории селекции культиваров плюща. I // Экосистемы. – 2022. – Вып. 31. – С. 34–38.
- Фёдоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 304 с.
- Euler J. Efeusorten // Deutsche Gesellschaft für Hydrocultur e.V. <https://www.dghk.net/index.php?artikel=828>. – Accessed 07.04.2023.
- Hatch L. C. *Hedera helix*. Cultivars M–Z. Hatch's Cultivars of Woody Plants. – 2022 // www.cultivar.org. – Accessed 07.04.2023.
- Heieck I. Hedera Sorten. Ihre Entstehung und Geschichte dargestellt am Sortiment der Gärtnerei Abtei Neuburg. – Heidelberg, 1980. – 134 s.
- Hönemann A. Arten und Sorten // Informationen der Deutschen Efeu-gesellschaft e.V. <http://efeu-ev.org/>. – Accessed 08.02.2018.
- International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ninth edition / [Eds. C. D. Brickell et al.] // Scripta Horticulturae. – 2016. – N 18. – xvii + 190 p.
- McAllister H., Marshall R. *Hedera*. The complete guide. – London: RHS, 2017. – 430 p.
- Windle R. A. New registrations IV. *Hedera helix* 'Green Man' // Ivy Journal. – 2000. – Vol. 26. – P. 31–33.
- Windle R. A. New registrations II. *Hedera helix* 'Sea Breeze' // Ivy Journal. – 2005. – Vol. 31. – P. 28–30.

Yena A. V., Yena Ya. A. On the history of selection of ivy cultivars. II // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 155–161.

Unlike other cultivated plants, the selection of ivy (*Hedera* L.) is associated not with hybridization, but with revealing, sampling, and fixing spontaneous vegetative mutations called sports. Therefore, ivy cultivars historically form a linear sequence in which each cultivar is preceded by one parent. Vegetative mutations of ivy cultivars are divided into two groups: new and repeated ones. New mutations are those previously unobserved, and repeated mutations show already known combinations of features. Among repeated mutations, there are two subgroups: with features of a parent cultivar and with traits of the daughter cultivar. When studying repeated mutations, in a number of cases it is possible to identify the origin of a cultivar for which such information was previously not available or to clarify the sequence of ancestral cultivars. If the traits of a mutation in cultivar 'B' coincide with those of cultivar 'A' described before 'B', then 'A' can be considered an ancestor of 'B'. If the traits of a mutation in variety 'B' are the same as those of variety 'C' described later by 'B', then 'C' can be considered a descendant of 'B'. Using this approach, we identified maternal varieties in two more *H. helix* cultivars: 'Rüsche' in 'Willie' and 'Telecurl' in 'Sea Breeze', and also determined the place occupied by 'California' in the evolutionary chain of ancestors of 'Mona Lisa'. The obtained data contribute to the history of ivy cultivar selection, which is replete with gaps, and also allow to expand the understanding of changes in traits that occur during sports formation in ivy and, moreover, provide additional opportunities for studying the patterns of evolutionary morphogenesis during artificial selection.

Key words: *Hedera helix*, sport, cultivar, repeated mutation, origin of cultivars.

Поступила в редакцию 10.05.23

Принята к печати 02.06.23

УДК 582.594.2:581.162.3 (477.75)

Особенности антэкологии орхидеи пальчатокоренника римского – *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó (Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления

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

Выявлен видовой состав опылителей орхидеи пальчатокоренника римского (*Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó) в двух локалитетах ее произрастания в Крыму: на горе Кастель (Южный берег Крыма) и на западном склоне горного массива Северная Демерджи в Осиновой балке (горный Крым). В качестве опылителей зарегистрированы 14 видов пчел: *Andrena flavipes*, *A. lathyri*, *A. nitida*, *A. sp.*, *Osmia bicornis*, *Anthophora plumipes*, *Eucera nigra*, *E. nigrescens*, *Bombus argillaceus*, *B. hortorum*, *B. pascuorum*, *B. terrestris*, *Melecta luctuosa*, *Apis mellifera*. В опылении ценопопуляции *D. romana* на горе Кастель принимали участие 9 видов пчел, в Осиновой балке – 13, при этом 7 видов оказались общими для этих двух пунктов. Различным оказалось соотношение численности видов опылителей. На Южном берегу Крыма отмечена более высокая численность пчел *Anthophora* и *Eucera*, а в горном Крыму – *Andrena* и *Bombus*. Самцы пчел проявляют в 2 раза большую активность в посещении и опылении цветков орхидей, чем самки. Плотность пчел-опылителей, которая оценивалась по специальному показателю – «доля цветков первого свидания», оказалась выше в горном Крыму (39 %) по сравнению с Южным берегом Крыма (31 %). В тоже время активность опылителей, которая оценивалась по показателю «повторность посещения цветков», оказалась выше на Южном берегу Крыма, а именно, 2,1 по сравнению с 1, 8. По результатам наблюдений в течение 3 сезонов доля опыленных цветков колебалась на Южном берегу Крыма от 29 до 37 % (в среднем 34), а в горном Крыму от 21 до 37 % (в среднем 30 %). Более высокая доля опыленных цветков на Южном берегу Крыма (при меньшей численности пчел) была обеспечена большей активностью опылителей. Все виды пчел, отмеченные как опылители *D. romana*, хорошо совместимы (по линейным параметрам головы и ротового аппарата) с цветком пальчатокоренника римского. Система привлечения опылителей *D. romana* основана на привлечении неопытных опылителей, а также на использовании сходства соцветий орхидеи с соцветиями вознаграждающих пчел видов растений – *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*, *Lathyrus aureus*.

Ключевые слова: *Dactylorhiza romana*, Orchidaceae, видовой состав опылителей, система привлечения опылителей, уровень опыления, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Взаимоотношения энтомофильных растений с опылителями представляют один из важных разделов антэкологии (Фегри, 1982). Изучение процесса опыления орхидей включает: выявление видовой состава опылителей, систем привлечения опылителей, оценку эффективности их опылительной деятельности. Видовой состав опылителей орхидей необычайно широк и включает, представителей всех основных отрядов насекомых: Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera (Claessens, Kleunen, 2011), которые так или иначе связаны цветками покрытосеменных растений. Большинство видов используют обманную аттракцию, например, подражая цветкам, выделяющим нектар или самкам пчел, привлекая тем самым самцов пчел (Pijl, Dodson, 1966; Иванов и др. 2009; Ackerman et al., 2023). Достаточно большое количество ссылок на соответствующие исследования, а также на публикации по всему спектру антэкологических исследований, приведено в нашей предыдущей работе (Сволынский и др., 2023), опубликованной нами в 33 выпуске данного журнала. Таким образом, данная статья представляет вторую часть исследований по антэкологии *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó в Крыму и посвящена выявлению видовой

состав опылителей этой орхидеи, характера их взаимоотношений с цветками, анализу системы привлечения опылителей и оценке эффективности их опылительной деятельности.

Цель настоящей работы – изучить особенности антэкологии орхидеи пальчатокоренника римского (*Dactylorhiza romana*) в Крыму – выявить видовой состав опылителей, оценить совместимость цветков орхидеи, головы и ротового аппарата пчел, имеющих значение для прикрепления к им поллиналиев орхидеи, выявить характер взаимоотношений пчел-опылителей с цветками орхидеи, оценить активность опылителей, уровень опыления орхидеи и попытаться выявить систему привлечения опылителей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Антэкологию *D. romana* изучали в двух ценопопуляциях:

- гора Кагель (северо-западный склон, лес из дуба пушистого, 100 м н. у. м.);
- горный массив Северная Демерджи (западный склон, Осиновая балка, леса из дуба скального, 700 м н. у. м.).

Основной материал для исследований был собран в сезоны 2013–2015 годов, дополнительный – в последующие годы. Видовой состав опылителей *D. romana* оценивали по результатам отлова насекомых на цветках орхидеи. Кроме того, проводили отлов пчел на цветках растений других видов, цветущих в период цветения орхидеи, если замечали на них поллиналии орхидеи. Всего было отловлено и помещено в коллекцию 62 экземпляра пчел.

Степень морфологического соответствия пчел и цветков орхидеи оценивали, сравнивая определенные линейные параметры головы пчел и цветка орхидеи (рис. 1). Сравнение этих параметров с соответствующими параметрами цветка *O. provincialis* позволяло сделать заключение о степени их соответствия, а значит и эффективности их как опылителей.

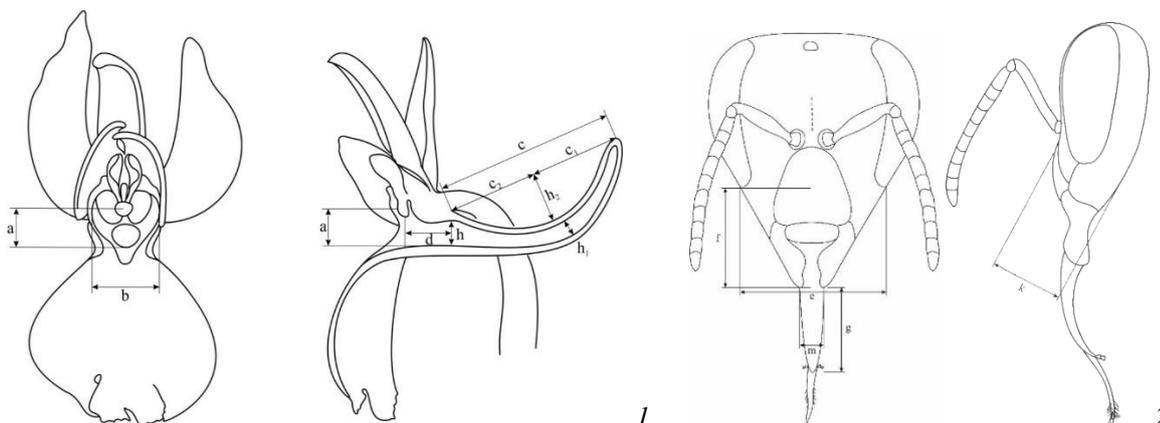


Рис. 1. Параметры цветка *Dactylorhiza romana* (1) и головной части и ротового аппарата пчелы (2), имеющих значение для опыления цветка во время его контакта с опылителем. Цветок: а – расстояние от центра прилипалец до губы (высота зева венчика); б – ширина зева венчика; d – расстояние от прилипалец до входа в шпорец; h – высота входа в шпорец; h₁ – высота канала шпорца в месте максимального изгиба; h₂ – высота дуги изгиба шпорца; c – расстояние от основания шпорца до его кончика (длина хорды); c₁ – расстояние от кончика шпорца до основания высоты дуги изгиба шпорца; c₂ – расстояние от основания высоты дуги изгиба шпорца до основания шпорца. Голова пчелы: c – ширина головы на уровне центра наличника; f – расстояние от центра наличника до конца жвал; g – длина галеа (наружные лопасти максилл); m – ширина галеа в основании; k – высота головы на уровне центра наличника.

Методика оценки характера взаимоотношений опылителей с цветками на основании оценки соотношения цветков различного состояния была впервые опубликована в малоизвестном издании (Иванов, Холодов, 2002) и более подробно изложена в статье, посвященной опылителям орхидеи *O. provincialis* (Сволынский и др., 2014). Тем не менее, мы

посчитали необходимым изложить методику еще раз, сопроводив ее некоторыми дополнительными разъяснениями.

Характер взаимоотношений опылителей с цветками *D. romana* оценивали по результатам просмотра цветков на предмет наличия или отсутствия поллиналиев в пыльцевых мешках и массул на рыльце пестика. Просмотр цветков проводили в полевых условиях с использованием лупы.

Свежераспустившийся цветок орхидеи содержит оба поллиналия и чистое (без массул) рыльце. После посещения опылителем цветок орхидеи типа *Orchis* может приобрести одно из 8-ми возможных состояний:

- 1) оба поллиналия вынесены, на рыльце нет массул;
- 2) оба поллиналия вынесены, на рыльце с обеих сторон имеются массулы;
- 3) один поллиналий вынесен, на рыльце с обеих сторон имеются массулы;
- 4) оба поллиналия не вынесены, на рыльце с обеих сторон имеются массулы;
- 5) один поллиналий вынесен, на рыльце нет массул;
- 6) оба поллиналия вынесены, на рыльце с одной стороны имеются массулы;
- 7) один поллиналий вынесен, на рыльце с одной стороны имеются массулы;
- 8) оба поллиналия не вынесены, на рыльце с одной стороны имеются массулы.

Схематические изображения 8-ми возможных состояний цветка показаны на рисунке 2.

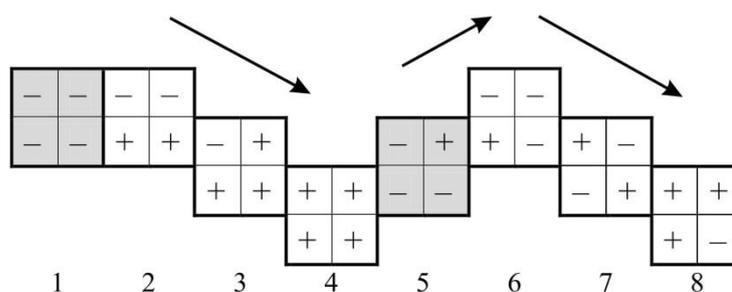


Рис. 2. Условные обозначения восьми возможных состояний цветка орхидеи после посещения его опылителем

Стрелки с наклоном вниз, указывают на понижение уровня мотивации (активности) опылителя при посещении цветка, стрелка, направленная вверх – на повышение.

Каждый большой квадрат соответствует одному цветку. Верхняя пара значков в каждом квадрате означает наличие (+) или отсутствие (-) одного из поллиналиев в пыльцевом мешке. Нижняя пара значков в каждом квадрате обозначает наличие (+) или отсутствие (-) пыльцы на той или иной из сторон рыльца. Стрелки означают падение (при наклоне вниз) или повышение (при наклоне вверх) интереса к цветку со стороны опылителя в ходе последовательного посещения цветков.

Цветки 1-го и 5-го состояний отличает отсутствие поллиналиев и отсутствие массул на рыльце пестика. Эти цветки были посещены опылителем, который впервые встретился с цветком орхидеи и посетил его. Эти цветки можно назвать «цветками первого свидания» (на рисунке они затенены серым цветом). Доля цветков первого свидания – важный показатель, характеризующий процесс опыления орхидей в данном локалитете (пункте произрастания орхидей). Он характеризует относительное обилие опылителей в данном пункте. Чем выше доля цветков первого свидания, тем выше численность опылителей в данном пункте. На величину этого показателя, кроме численности опылителей, влияет и привлекательность цветков орхидей для опылителей, и численность цветущих особей орхидей. Сравнение величин этого показателя из двух пунктов будет корректным только при тождественности видового состава опылителей и численности цветущих орхидей.

Цветки 1 и 5 состояний отличаются количеством извлеченных поллиналиев. Отсутствие двух поллиналиев в цветках 1 состояния означает, что эти цветки посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, активные, достаточно глубоко проникавшие в околоцветник цветка. Цветки 5 состояния (с одним извлеченным поллиналием) посетили опылители, морфологически соответствующие цветку, но менее активные, более осторожные, не глубоко проникавшие в цветок.

Соотношение цветков 1 и 5 состояний может быть использовано в качестве отдельного показателя, количественно характеризующего привлекательность цветков орхидей при первом посещении их опылителем.

Цветки остальных шести состояний посетили опылители, которые несли на себе один, два или более поллиналиев, полученных при предыдущих посещениях цветков. Такие цветки характеризуются наличием массул на рыльце пестика. Среди цветков этих состояний также можно выделить цветки, посещенные активными опылителями (цветки 2 и 6 состояний с двумя извлеченными поллиналиями); цветки, посещенные менее активными опылителями (цветки 3 и 7 состояний с одним извлеченным поллиналием); цветки, посещенные наименее активными опылителями (цветки 4 и 8 состояний с неизвлеченными поллиналиями).

Анализируя соотношения числа цветков 2, 3, 4, 6, 7 и 8 состояний, можно сделать заключение о характере поведения опылителей на цветках орхидей и степени их привлекательности для опылителей. Преобладание цветков 2 и 6 состояний свидетельствует, что среди опылителей преобладают насекомые, активно разыскивающие нектар в шпорцах цветков. Напротив, преобладание цветков 3, 7 и, особенно, 4 и 8 состояний свидетельствует о неуверенном поведении опылителей и, следовательно, малой привлекательности для них цветков данного вида орхидей.

Цветки 2, 3 и 4 состояний являются цветками, которые посетил активный опылитель, посетивший до этого, как минимум, один цветок. Если при втором посещении его активность не снизилась, он оставит цветок во 2 состоянии. Если его активность несколько снизилась, то он оставит цветок в 3 состоянии, а если его активность упадет до минимальной, то цветок, покинутый им, останется в 4 состоянии. Исходя из этого, и сравнивая доли цветков 2, 3 и 4 состояний с долей цветков 1 состояния, можно сделать заключение о характере изменения отношения к цветкам тех опылителей, которые во время первого свидания с цветком проявили максимальную активность. Кроме того, оценив соотношение суммарной доли цветков 1 и 5 состояний с суммарной долей цветков 2, 3 и 4 состояний, можно сделать заключение о том, сколько цветков в среднем посетил активный опылитель после первого свидания с цветком.

Не все опылители при первом посещении цветка проявляют максимальную активность. Некоторые опылители проявляют меньшую активность и поэтому извлекают лишь один поллиналий, оставляя цветок в 5 состоянии. При посещении следующего цветка такой опылитель может проявить больший интерес к цветку, и в результате такого посещения он оставит цветок в 6 состоянии, если же он проявит прежнюю активность или снизит ее, он оставит цветок в 7 или 8 состоянии, соответственно. Исходя из этого, и сравнив доли цветков 6, 7 и 8 состояний с долей цветков 5 состояния, можно сделать заключение о характере изменения отношения к цветкам тех опылителей, которые во время первого свидания с цветком проявили относительно небольшую активность. Кроме того, оценив соотношение доли цветков 5-го состояния с суммарной долей цветков 6, 7 и 8, состояний, можно сделать заключение о том, сколько цветков в среднем посетил не очень активный опылитель после первого свидания с цветком.

Таким образом, по результатам подсчета цветков, находящихся в определенном состоянии после посещения их опылителем, расчета их долей от общего числа распустившихся цветков в популяции и их соотношения вычисляли величину следующих показателей:

- доля цветков первого свидания – сумма долей цветков 1 и 5 состояния. Данный показатель отражает численность опылителей орхидей в данном местообитании. Чем выше доля цветков первого свидания, тем больше численность опылителей в данном месте произрастания орхидей.

- коэффициент повторности посещения цветков – отношение доли всех цветков, посещенных опылителями, к доле цветков первого свидания. Величина коэффициента указывает на то, сколько цветков орхидей в среднем посетил каждый опылитель, насколько привлекательны цветки данного вида орхидей для опылителей.

- доля опыленных цветков (процент опыления цветков) – сумма долей опыленных цветков (2, 3, 4, 6, 7 и 8 состояний). Доля опыленных цветков свидетельствует об эффективности системы привлечения опылителей. Этот показатель интегрирует предыдущие два – плотность опылителей и активность, которую они проявляют в посещении цветков.

- соотношение числа цветков 1 и 5 состояний. Показатель дает представление о численном соотношении активных и менее активных опылителей, впервые посещающих цветки орхидеи.

- сравнение соотношения суммарной доли цветков 2, 3, 4 состояний и 1 состояния с соотношением суммарной доли цветков 6, 7, 8 состояний и доли цветков 5 состояния. Величина этих соотношений указывает на то, как изменяется активность опылителей после первого контакта с цветком орхидеи.

Определение видов пчел проводилось по определительным таблицам (Осичнюк, 1977; Определитель..., 1978). Определение растений проводилось по Определителю высших растений Украины (1987), названия растений по монографии А. В. Ены (2012).

Коллекционный материал хранится к коллекции насекомых на кафедре экологии и зоологии Института биохимических технологий, экологии и фармации Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические показатели соцветия и цветка. На рисунке 3 изображены гистограммы распределения цветущих особей *D. romana* по количеству цветков в соцветии. Гистограмма на рисунке 3а (ценопопуляция на горе Кагель) соответствует нормальному распределению. В данном локалитете наиболее типичны растения с 15–18 цветками на соцветии, но при этом наиболее часто встречаются растения с 14 цветками ($M_o=14$).

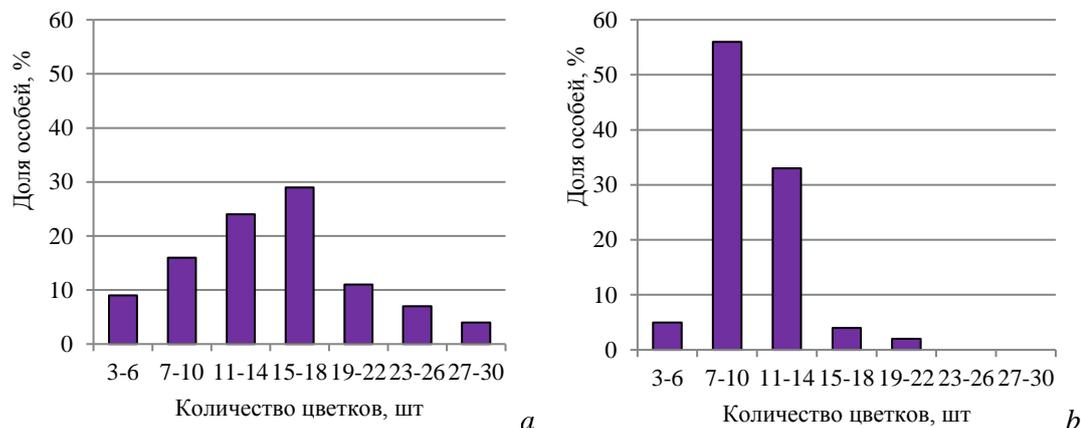


Рис. 3. Гистограмма распределения цветущих особей *Dactylorhiza romana* по количеству цветков в соцветии (а – гора Кагель, б – Осиновая балка)

На рисунке 3б представлена гистограмма распределения цветущих особей *D. romana* по количеству цветков в соцветии в Осиновой балке. Отмечена положительная асимметрия (+0,9), то есть наблюдается сдвиг показателей в сторону меньших значений, в выборке преобладают растения с 7–10 цветками в соцветии. На горе Кагель растение с максимальным количеством цветков имело 30 цветков в соцветии, а в Осиновой балке – 19 (см. табл. 2).

Основные морфометрические показатели цветка *D. romana*, отображающие связь цветок – опылитель, представлены в таблице 2. Исходя из этих данных, можно сделать вывод, что размеры зева венчика и некоторые параметры шпорца в двух изученных локалитетах произрастания *D. romana* близки по значениям, но не тождественны. Цветки на горе Кагель имеют зев венчика с меньшим расстоянием от прилипалец до входа в шпорец, с меньшим диаметром входа в шпорец, а сам шпорец более узкий и длинный, чем у цветков из Осиновой балки.

Таблица 2

Основные морфометрические показатели цветка *Dactylorhiza romana*

Пункт	Параметр	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Гора Кагель	Высота зева венчика (а), мм	30	1,9–2,8	2,4±0,2	0,04	9
	Ширина зева венчика (b), мм	30	2,3–5,3	3,4±0,8	0,6	24
	Длина канала шпорца (с), мм	30	7,9–14,2	11,9±1,6	2,4	13
	Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	1,6–3,3	2,5±0,5	0,2	19
	Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	1,0–2,3	1,6±0,3	0,1	20
Осиновая балка	Высота зева венчика (а), мм	30	1,8–3,3	2,7±0,3	0,1	12
	Ширина зева венчика (b), мм	30	2,3–4,1	3,0±0,5	0,2	15
	Длина канала шпорца (с), мм	30	7,8–13,0	10,3±1,2	1,5	12
	Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	1,8–3,8	2,8±0,4	0,2	16
	Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	1,0–2,6	2,0±0,3	0,1	16

Примечание к таблице. Буквенные обозначения параметров соответствуют рисунку 1.

Сравнение филлотаксиса соцветий *D. romana* из разных локалитетов показало, что 75 % на горе Кагель и 80 % в Осиновой балке, являются правозакрученными растениями. Средний угол между рядом расположенными цветками оказался одинаков и составляет 140° (рис. 4а).

Сравнивая рисунки 4 б и в, где отображены развертки соцветий, визуальны видны отличия, как по линейным показателям, так и по плотности цветков в соцветии. Количественная оценка этих отличий представлена в таблице 2.

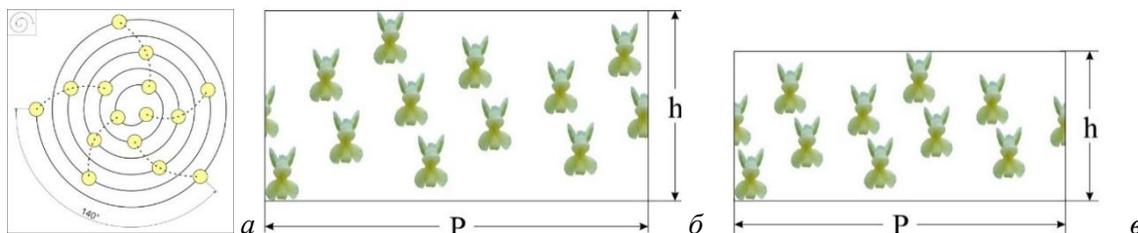


Рис. 4. Плоскостной и цилиндрический филлотаксис соцветия *Dactylorhiza romana* на горе Кагель (а, б) и в Осиновой балке (в)

P – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

Разнообразие окраски цветков. На Южном берегу Крыма отмечено значительное разнообразие окраски цветков *D. romana* (рис. 5). Встречаются все оттенки желто-белой окраски с переходом к пурпурной. Доминируют особи с цветками желто-белой окраски – 90–95 % (рис. 6). На втором месте особи с цветками пурпурной окраски – 5–10 %, особи с цветками иной окраски встречаются единично.



Рис. 5. Разнообразие цветковых форм *Dactylorhiza romana* в ценопопуляциях на Южном берегу Крыма



Рис. 6. Цветение двух цветовых форм *Dactylorhiza romana* и примулы бесстебельной (*Primula acaulis*) на Южном берегу Крыма и в предгорьях
a – цветение ценопопуляции *D. romana* на склоне горы Аю-Даг, *б* – цветение пурпурной и гипохромной форм орхидеи в Бахчисарайском районе у водопада Суаткан; *в* – цветение двух форм примулы бесстебельной на мысе Айя. Фото *a* и *в* – С. Свирина, *б* – П. Евсеенкова.

В горно-лесном поясе Крыма окраска цветков *D. romana* относительно однообразна. Преобладает форма с бело-бледно-желтыми лепестками, редко встречаются белые гипохромные формы (рис. 7а). Только в одном пункте предгорий (Бахчисарайский р-он, водопад Суаткан) П. Евсеенковым были обнаружены растения *D. romana* с пурпурными цветками (рис. 6б).



Рис. 7. Цветение *Dactylorhiza romana* и ее основного модельного растения хохлатки Маршала (*Corydalis cava* subsp. *marschalliana*) в горно-лесном поясе Крыма
Цветение группы растений *D. romana* – на переднем плане особь с белыми цветками (Жорабель-Даг) (а); аспективное цветение хохлатки Маршала под пологом букового леса (перевал Пахкал-Богаз) (б) и общий вид соцветия хохлатки крупным планом (в).

Видовой состав опылителей и их морфологическое соответствие цветкам орхидей.
Видовой состав пчел, отловленных на цветках *D. romana*, приведен в таблице 1. Всего отловлено 62 пчелы 14 видов пчел из трех семейств, 7 видов из них отмечены в обоих пунктах.

24 особи пчел несли на себе 31 поллиний орхидеи – 20 поллиниев несли самцы и 10 – самки. Исходя из того, что численность самцов и самок у большинства видов пчел примерно равны, а у шмелей в весеннее время летают только самки, можно заключить, что самцы пчел проявляют большую активность в посещении и опылении цветков орхидей, чем самки.

Таблица 1

Пчелы, отловленные на цветках *Dactylorhiza romana* или цветках растений, цветущих в период цветения данной орхидеи в ее окружении, с указанием их статуса

№	Виды пчел	Гора Кагель	Осиновая балка	Всего, экз.
1	<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	1♀	-	1♀
		-	1♂	1♂
2	<i>Andrena lathyri</i> Alfken, 1899	4♂ (2 пл)	3♂ (1 пл)	7♂ (3 пл)
3	<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)	-	1♀	1♀
4	<i>Andrena</i> sp.	-	2♀ (1 пл)	2♀ (1 пл)
5	<i>Osmia bicornis</i> (Linnaeus, 1758)	2♀	4♀ (2 пл)	6♀ (2 пл)
		1♂	1♂	2♂
6	<i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	3♀	1♀	4♀
		6♂ (2 пл)	1♂	7♂ (2 пл)
7	<i>Eucera nigra</i> Lepetier, 1841	6♂ (4 пл)	5♂ (4 пл)	11♂ (8 пл)
8	<i>Eucera nigrescens</i> Pérez, 1879	2♀ (1 пл)	-	2♀ (1 пл)
		4♂ (3 пл)	5♂ (4 пл)	9♂ (7 пл)
9	<i>Bombus argillaceus</i> Smith, 1854	1♀ (1 пл)	-	1♀ (1 пл)
10	<i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	1♀ (1 пл)	2♀ (2 пл)	3♀ (3 пл)
11	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	-	1♀ (1 пл)	1♀ (1 пл)
12	<i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	-	1♀ (1 пл)	1♀ (1 пл)
13	* <i>Melecta luctuosa</i> (Scopoli, 1770)	1♀	1♀	2♀
14	* <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758		1♂	1♂
Всего экземпляров		32 (14 пл)	30 (16 пл)	62 (30 пл)
Всего видов		9	13	

Примечание к таблице. В скобках указано число особей с поллиниями. Пояснения по видам, отмеченных звездочкой, даны в тексте.

В урочище Кагель в период цветения *D. romana* зарегистрировано 9 видов пчел-опылителей. На 14 экземплярах 7 видов обнаружены поллинии. Следовательно, эти 7 видов можно считать фактическими опылителями данного вида орхидеи в этом локалитете. Степень соответствия морфометрических показателей цветка *D. romana* и головы пчел, отловленных в районе произрастания орхидеи на ее цветках и на цветках соцветий других видов растений, цветущих одновременно с ней, демонстрируют рисунки 8–10.

Данные рисунков свидетельствуют, что пчелы изученных видов соответствуют всем параметрам цветка *D. romana*. Это свидетельствует об универсальности цветков этой орхидеи.

Характер взаимоотношений с опылителями и эффективность опыления. На протяжении трех сезонов цветения *D. romana* нами отмечен относительно высокий для безнектарного вида орхидей уровень опыления цветков – от 21 % до 37 % (рис. 11).

Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Dactylorhiza romana* в разные сезоны представлено на рисунке 11. Из данного рисунка видно, что характер взаимоотношений опылителей и орхидеи *D. romana* в изученных локалитетах в каждый из сезонов носит сходный характер. Более того,

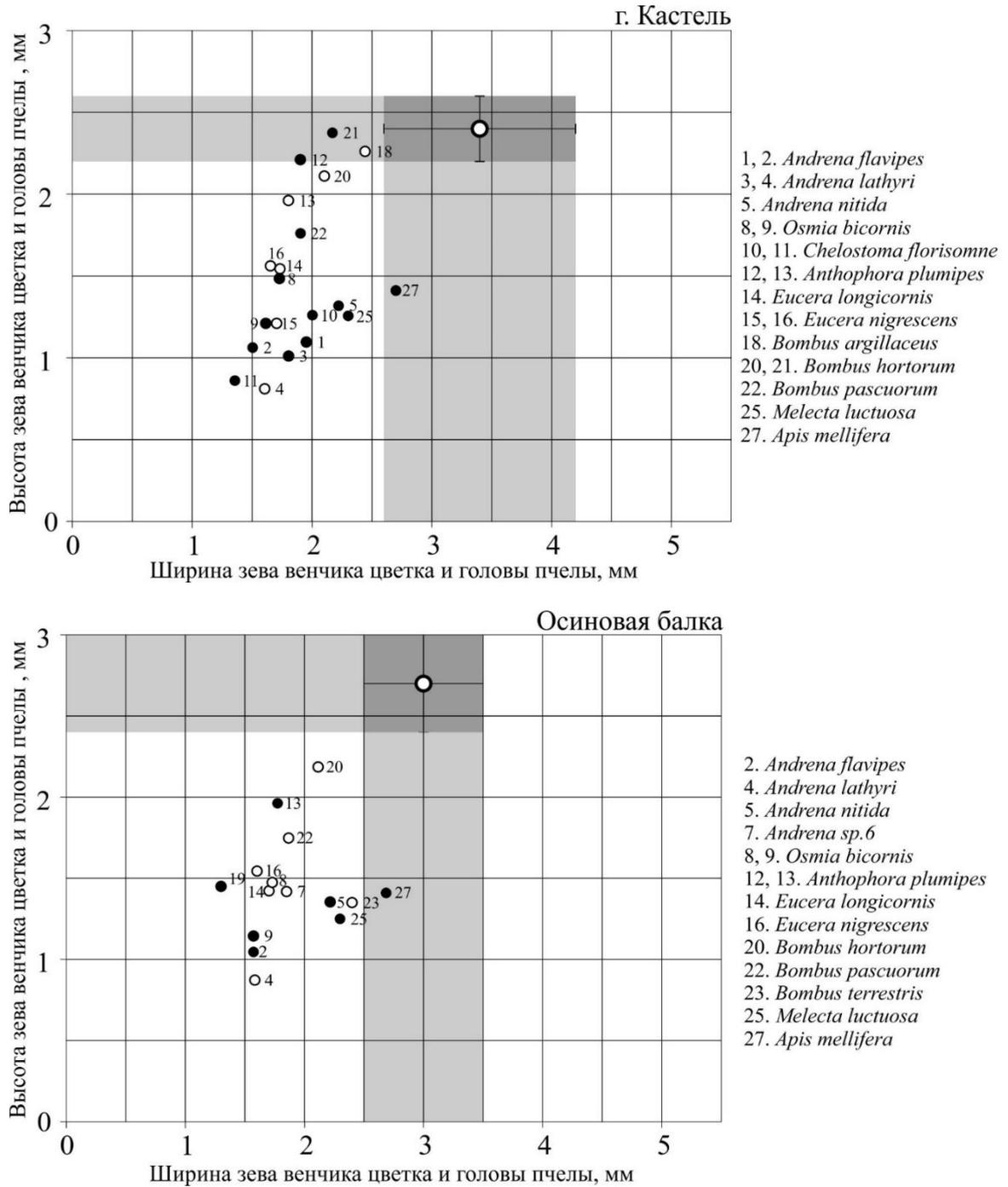


Рис. 8. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

соотношение цветков в 2013 году имеет такой же вид, как соотношение цветков, выявленное нами в этот же год для орхидеи *O. mascula* (Сволынский и др., 2023а), определенное сходство можно отметить, сравнивая соотношение цветков разного состояния этих орхидей и в другие сезоны. Это подтверждает высказанное нами предположение, что своеобразие характера

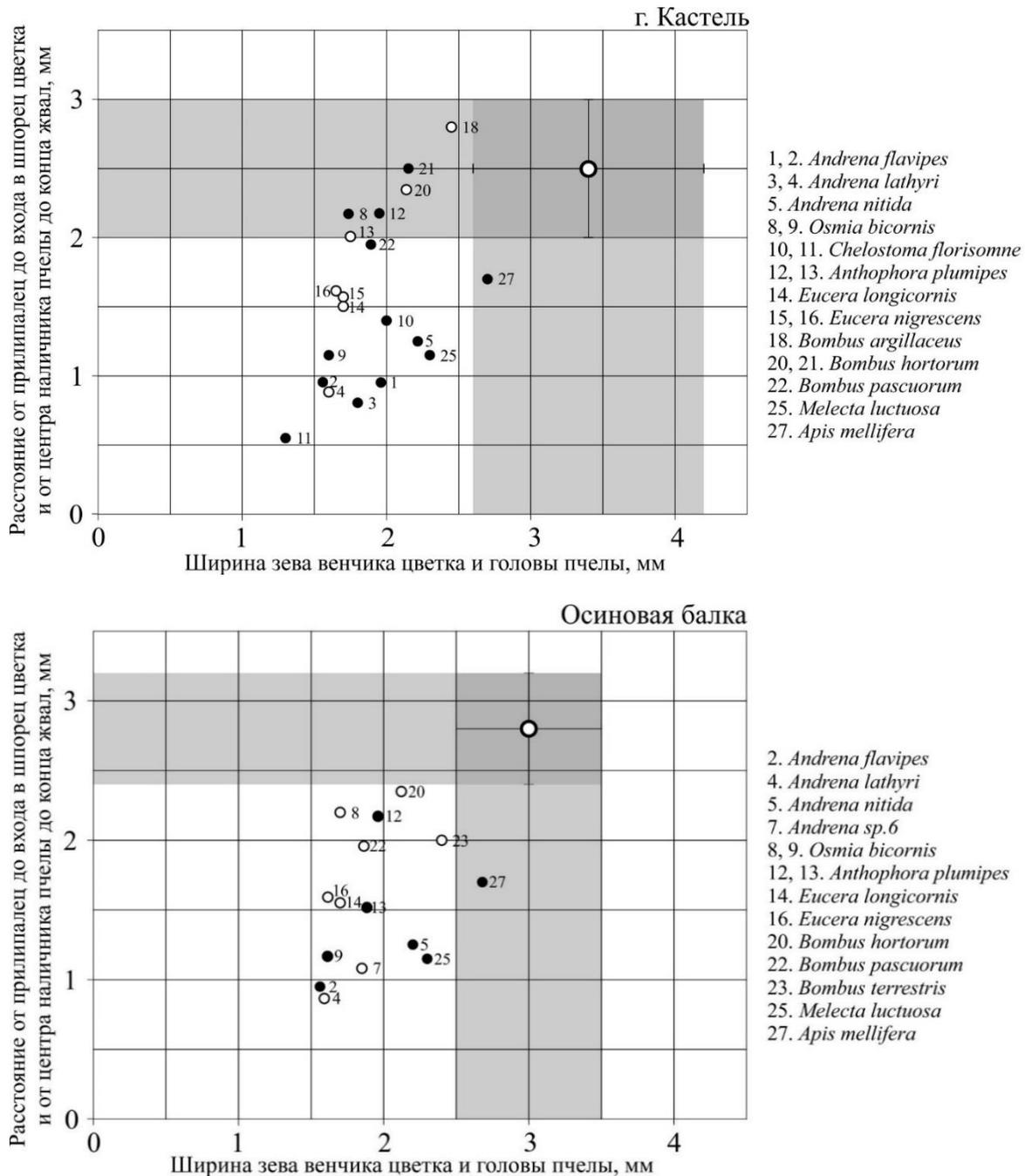


Рис. 9. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллинариями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинариев.

взаимоотношений пчел и цветков в 2013 году было вызвано особенностями погодных условий. Кроме сходной картины соотношения цветков разного состояния в этот год для *D. romana*, как и для *O. mascula* зарегистрировано максимальные значения плотности опылителей (Сволынский и др., 2023).

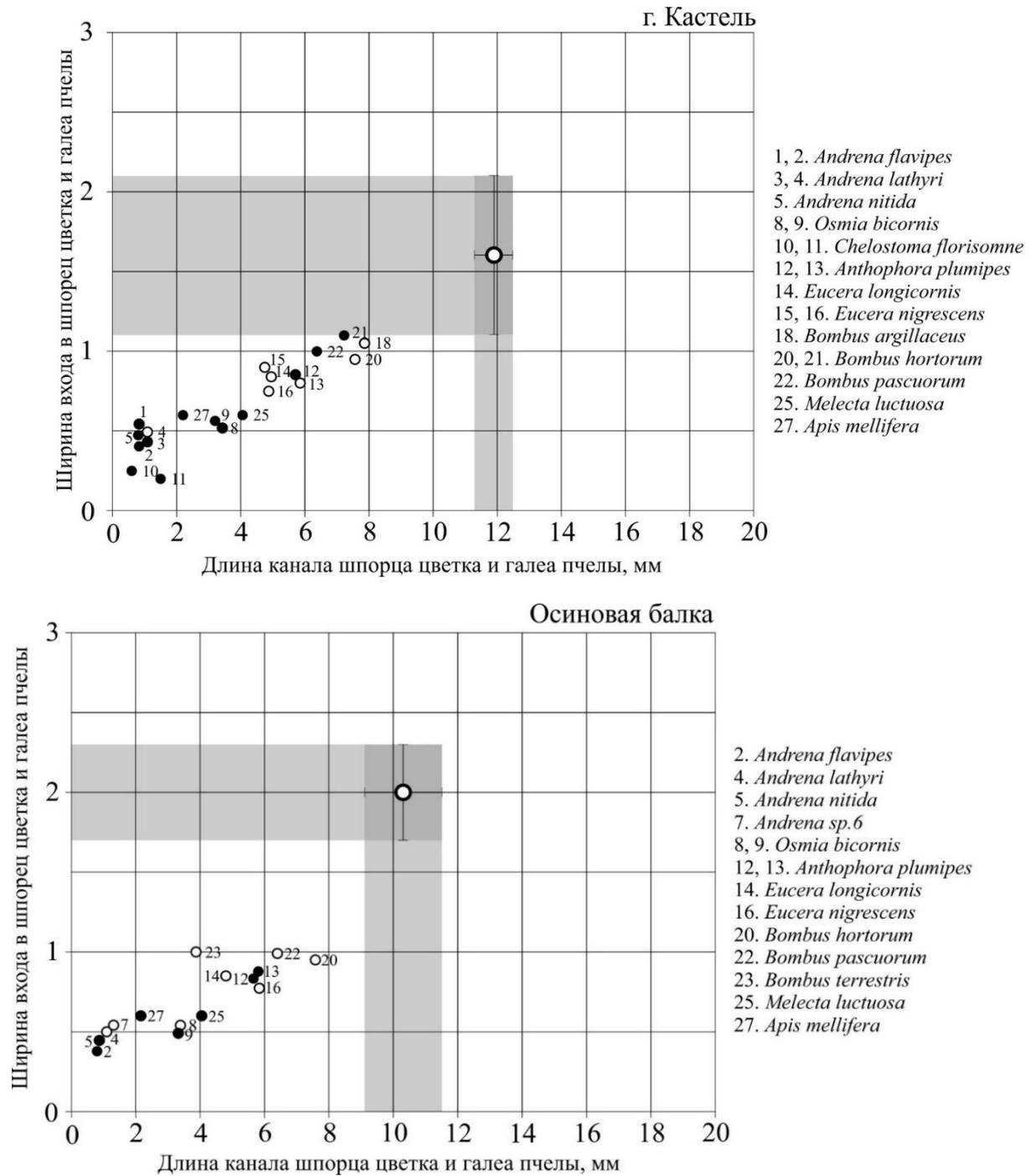


Рис. 10. Соответствие параметров цветка *Dactylorhiza romana* и головы пчел

○ – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с поллиниями; ● – виды, особи которых отловлены без поллинириев.

Соотношение цветков разного состояния имело большое сходство между пунктами по отдельным сезонам, но в некоторых случаях сильно отличалась по основным показателям. Существенный разброс между минимальными и максимальными значениями отмечены по всем показателям: по плотности пчел-опылителей (от 25 до 48 %), по проценту опыления (от 21 до 37 %), по повторности посещения цветков (от 1,4 до 2,5).

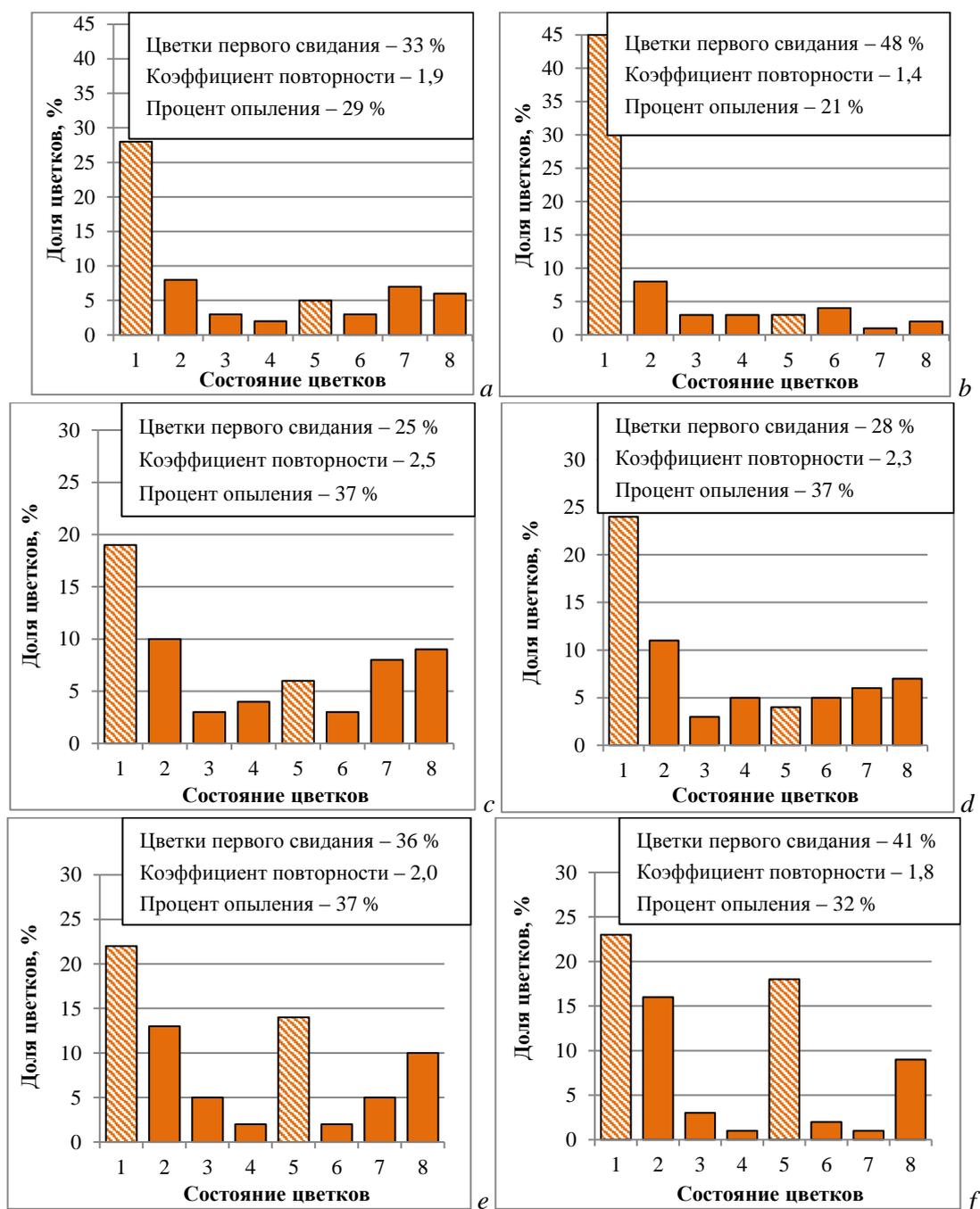


Рис. 11. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Dactylorhiza romana* в разные сезоны

a, c, e – г. Кастель; *b, d, f* – Осиновая балка. *a* и *b* – 2013 год; *c* и *d* – 2014 год; *e* и *f* – 2015 год;  – цветки первого свидания;  – опыленные цветки; подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 2.

Своеобразие картинки 2013 года по сравнению с 2014 и 2015 годами отмечено и прокомментировано выше. Сравнение общей картины соотношения цветков разного состояния в сезон 2014 года и сезон 2015 года, указывает на то, что при возросшей плотности пчел в обоих пунктах в 2015 году существенно возросла доля пчел, проявивших особую

осторожность (нерешительность) при первом посещении цветка (пятое состояние). Несколько меньше в 2015 году оказалась и повторность посещения цветков.

Система привлечения опылителей. *D. romana* относится к безнектарным орхидеям, не предоставляющих опылителям вознаграждение за работу опыления. Исходя из этого, можно предположить, что *D. romana* привлекает опылителей обманным путем. Как отмечалось выше цветки *D. romana* в горно-лесной зоне Крыма и на Южном берегу Крыма в основном желто-бледно-желтые. Желтая окраска цветков и разные ее оттенки встречается среди растений, цветущих одновременно с *D. romana* как в горно-лесном поясе Крыма, так и на Южном берегу Крыма (рис. 12 и 13). Тем не менее растения с такой окраской цветков не являются доминирующими (рис. 13).

На Южном берегу Крыма встречается две формы первоцвета бесстебельного – желая и пурпурная (рис. 6). Соответственно этому здесь встречается две основных формы *D. romana* – бело-бледно-желтая и пурпурная. Однако пурпурная форма первоцвета встречается редко и даже не попала в учет цветущих растений вокруг ценопопуляции. Похожая ситуация и в горном Крыму, когда один из аспективно цветущих видов – хохлатка Маршала (*Corydalis cava* subsp. *marschalliana*) так же не оказался в ближайшем окружении ценопопуляции *D. romana*.

На горе Кабель на некоторых пчелах-опылителях нами были обнаружены поллинии *D. romana* окрашенные в красный цвет (рис. 14). Это дает основания предположить, что для этих пчел основным кормовым растением является *Lamium purpureum* (рис. 12e), в то же время, видимо, соцветия *D. romana* оказались достаточно привлекательны для этих видов опылителей. На цветках *Lathyrus rotundifolius* так же были пойманы пчелы, несущие на себе поллинии *D. romana*. Поскольку цветки этих видов окрашены в пурпурные тона, эти виды нельзя считать модельными, однако среди пчел, их посещающих могут быть и другие виды – опылители *D. romana*. Таких пчел орхидея привлекает яркостью соцветия.

Как отмечалось выше, почти все соцветия *D. romana*, произрастающих в Осиновой балке имеют бело-желтоватую окраску. Такой цвет лепестков в этом фитоценозе имеет небольшое число других растений (рис. 13б) – чина золотистая, примула бесстебельная, гусиный лук желтый, первоцвет крупночашечковый. Нами отмечен факт перелета пчел-опылителей с цветков чины золотистой на цветки *D. romana*. Не оказавшийся в пределах учетных площадок вид – хохлатка Маршала (*Corydalis cava* subsp. *marschalliana*), также заслуживает внимание как модельное растение. Тем более, что этот вид относится к одному из основных комоных растений пчел, в окружении Осиновой балки в период цветения *D. romana* (рис. 7 б, в).

Таким образом, можно предположить, что *D. romana* привлекает опылителей двумя способами. Первый способ – привлечение опылителей яркостью соцветий, пользуясь их неопытностью или попытками найти новые кормовые растения. К таким опылителям в первом случае относятся молодые пчелы, впервые вылетевшие из гнезд или из укрытий, в которых они зимовали (например, шмели), и совершающие свои первые вылеты в поисках нектароносных видов растений. Второй способ обмана пчел-опылителей – подражание соцветиям нектароносных растений, так называемым модельным видам.

Список литературы

- Ена А. В. Природная флора Крымского полуострова. – Симферополь: Ю.Оріанда, 2012. – 232 с.
 Иванов С. П., Холодов В. В. Анализ характера опыления безнектарных орхидей (Orchidaceae) в зависимости от их пространственного размещения // Вопросы развития Крыма. Вып 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. – 2003. – С. 57–65.
 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. Сер. Биология, химия. – 2009. – Т. 22, № 1. – С. 24–34.
 Определитель высших растений Украины / [Отв. ред. Ю. Н. Прокудин]. – К.: Наукова думка, 1987. – 548 с.
 Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Первая часть / [Под ред. Г. С. Медведева]. – Л.: Наука, 1978. – 584 с.
 Осичнюк Г. З. Фауна України. Т. 12. Вип. 5. Пчелы-андрениды. – К.: Наук. думка, 1977. – 328 с.



Рис. 12. Цветение мелиттофильных растений, цветущих одновременно с орхидеей *Dactylorhiza romana* в месте ее произрастания в Крыму
а – примула бесстебельная (*Primula acaulis*), б – зубянка пятилистная (*Cardamine quinquefolia*), в – хохлатка Пачоского (*Corydalis paczoskii*), г – гусиный лук жёлтый (*Gagea lutea*), д – чина золотистая (*Lathyrus aureus*), е – яснотка пурпурная (*Lamium purpureum*) (фото С. Майорова), ж – первоцвет крупночашечковый (*Primula macrocalyx*).

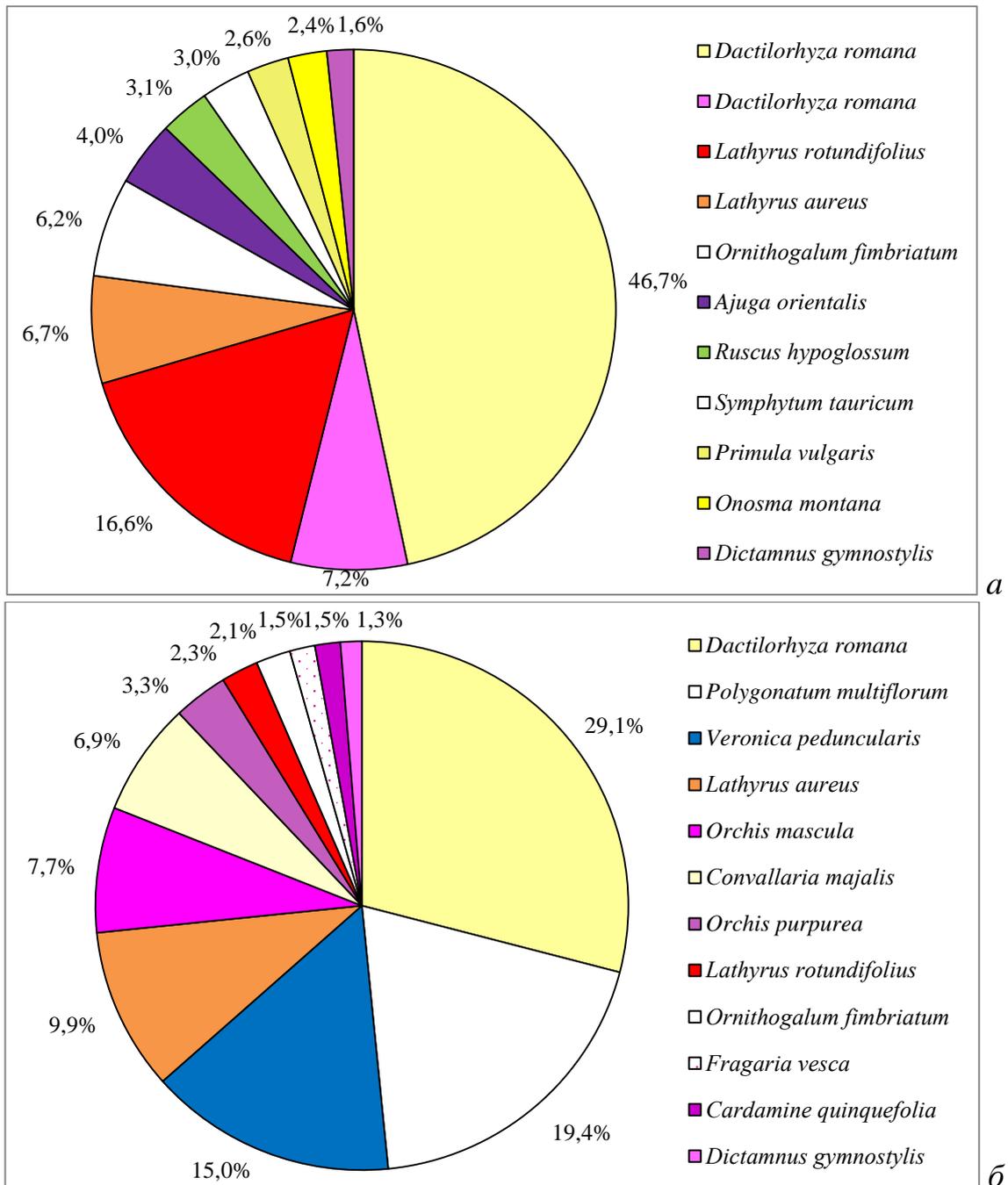


Рис. 13. Соотношение числа цветков разных видов мелитофильных растений, цветущих в ближайшем окружении ценопопуляций *Dactylorhiza romana* на горе Каstellь (а) и в Осиновой балке (б)

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии *Dactylorhiza romana* (Orchidaceae) в Крыму: распространение, фенология, пространственное размещение и морфометрия цветущих растений. – Экосистемы. – 2023. – 33. – 119–133.

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии *Orchis mascula* (L.) L. в Крыму // Бюллетень Никитского ботанического сада. – 2023а. В печати.

Сволынский А. Д., Иванов С. П., Фатерьга А. В. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: фенология, пространственное распределение, морфометрия цветков и соцветий // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 68–76.



Рис. 14. Пчелы – опылители *Dactylorhiza romana* в Крыму с поллинариями орхидеи
a – *Anthophora plumipes* (самец); *б* – *Andrena nitida* (самка); *в* – *Bombus pascuorum* (самка); *г* – *Bombus hortorum* (самка).

Фегри К., Пэйл Л. Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982. – 381 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. – Vol. XX. – P. 1–30.

Claessens J., Kleyen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. – Voerendaal, 2011. – 439 p.

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

Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of orchid anthecology of *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó (Orchidaceae) in Crimea: pollinators, system of their attraction, pollination level // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 162–180.

The species composition of pollinators of *Dactylorhiza romana* orchid in two Crimean localities: on Kastel Mountain (Southern Coast of Crimea) and on the western slope of Northern Demerdzhi Mountain range in Osinovaya Balka (Mountainous Crimea) was identified. Fourteen bee species were recorded as pollinators: *Andrena flavipes*, *A. lathyri*, *A. nitida*, *A. sp.*, *Osmia bicornis*, *Anthophora plumipes*, *Eucera nigra*, *E. nigrescens*, *Bombus argillaceus*, *B. hortorum*, *B. pascuorum*, *B. terrestris*, *Melecta luctuosa*, *Apis mellifera*. Nine bee species were involved in the pollination of the *D. romana* cenopopulation on Mt. Kastel, whereas 13 bee species were involved in Osinovaya Balka. Moreover, 7 species were common for both two locations. The ratio of pollinator species was different. On the Southern Coast of Crimea there were more *Anthophora* and *Eucera* bees, while *Andrena* and *Bombus* bees dominated in Mountainous Crimea. Male bees are twice as active in visiting and pollinating orchid flowers as female bees. The density of pollinating bees evaluated by the special indicator "proportion of flowers of the first date" was higher in Mountainous Crimea (39 %) than in the Southern Coast of Crimea (31 %). At the same time, pollinator activity estimated by the indicator "repeat flower visits" was higher in the Southern Coast of Crimea (2.1) compared to Mountainous Crimea (1.8). According to the monitoring data during 3 seasons the share of pollinated flowers in the Southern Coast of Crimea varied from 29 to 37 % (on the average 34), and in the Mountainous Crimea from 21 to 37 % (on the average 30 %). The higher proportion of pollinated flowers on the Southern Coast of Crimea (with a lower number of bees) resulted from the higher activity of pollinators. All bee species recorded as pollinators of *D. romana*, are well compatible (in terms of linear head and mouthparts) with the flower of *D. romana*. The system of attracting *D. romana* pollinators is based on attracting inexperienced pollinators and also on exploiting the similarity of the orchid's inflorescence with the inflorescence of rewarding plant species such as: *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*, *Lathyrus aureus*.

Key words: *Dactylorhiza romana*, Orchidaceae, pollinator species composition, pollinator attraction system, pollination level, Crimea.

Поступила в редакцию 10.04.23

Принята к печати 05.06.23