



ISSN 2414-4738

Научный журнал

Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

ЭКОСИСТЕМЫ



Флора и фауна
Биоценология
Биология и экология
видов
Охрана природы

38

2024

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

2024

Выпуск 38

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

V. I. VERNADSKY CRIMEAN FEDERAL UNIVERSITY

EKOSISTEMY

2024

ISSUE 38

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

ISSN 2414-4738

Свидетельство о регистрации СМИ – ПИ № ФС 77 - 83395 от 15.06.2022 г. Выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций

Учредитель – ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского»

Печатается по решению Научно-технического совета Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского, протокол №

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

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

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

Оригинал-макет: С. В. Леонов

На обложке: Колония розовых фламинго (*Phoenicopterus roseus* L.) с птенцами в южной части Сиваша (Крым, 22.06.24, фото Г. А. Прокопова)

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

Синев С. Ю., д. б. н., Зоологический институт РАН

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

Стецюк А. П., Егоров В. Н. Концентрирование ртути взвешенным веществом поверхностной морской воды Азово-Черноморского бассейна.....	7
Бескаравайный М. М. Весенняя миграция птиц на юге Крыма	17
Клименко О. Е., Новицкая А. П., Якушева Н. Н., Струченко А. В., Федяхин И. А. Микроэлементы в агроценозе плодового сада груши при биологизации	35
Валюх И. Ф., Ковблюк Н. М. Дополнительные данные о пауках (Arachnida: Aranei) мыса Казантип (Крым).....	49
Исиков В. П., Трикоз Н. Н., Шармагий А. К. Фитосанитарная оценка Арборетума Никитского ботанического сада и прогноз развития патогенных организмов.....	58
Левкина Г. В., Святной Е. С. Экологическая оценка элементов экосистемы Паркового леса в городе Клинцы Брянской области.....	70
Ведерников К. Е. Экофизиологическое состояние ели сибирской в условиях поражения дендрофагами	79
Костин С. Ю. Орнитогеографическое районирование Крымского полуострова	90
Терентьев А. С. Биоценоз <i>Mya arenaria</i> (Linnaeus, 1758) в Керченском проливе (Азово-Черноморский бассейн).....	101
Лепешкина Л. А., Клевцова М. А. Эколого-ценотическая роль инвазионных древесных растений в лесостепных экосистемах	113
Гринцов В. А. Уточнение морфологии и экологии двух видов рода <i>Pectenogammarus</i> Reid, 1940 (Gammaridae, Amphipoda) из Черного и Азовского морей (Крым)	124
Шаповалов М. И., Бандурко И. А., Черчесова С. К. Биоресурсная коллекция груши (<i>Pyrus</i> L.) Майкопской опытной станции ВИР: история формирования и использование в селекции.....	140
Сизенцов А. Н., Сальникова Е. В. Бактериальная ремедиация и перспективы ее использования (обзор).....	150
Шиков Е. В., Ноговицын П. Р., Габышев П. Д. <i>Fruticicola transbaicalia transbaicalia</i> (Schileyko, 1978) (Mollusca, Pulmonata) в Саха (Якутии).....	166
Гринченко А. Б., Прокопов Г. А. Первый факт успешного гнездования обыкновенного фламинго <i>Phoenicopterus roseus</i> Pallas, 1811 (Aves, Phoenicopteriformes) в Крыму.....	171
Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии <i>Orchis mascula</i> (L.) L. (Orchidaceae) в Крыму: видовой состав опылителей, морфологическая совместимость цветков и опылителей, уровень опыления и система привлечения опылителей.....	187

CONTENT

Stetsiuk A. P., Egorov V. N. Concentration of mercury in suspended matter in surface seawater of Azov-Black Sea basin	7
Beskaravayny M. M. Spring migration of birds in the south of Crimea.....	17
Klimenko O. E., Novitskaya A. P., Iakusheva N. N., Struchenko A. V., Fedyakhin I. A. Trace elements in the agrocenosis of a pear orchard during biologization.....	35
Valyukh I. F., Kovblyuk M. M. Additional data about the spiders (Arachnida: Aranei) of the Cape Kazantip (Crimea)	49
Isikov V. P., Trikoz N. N., Sharmagiy A. K. Phytopathological Assessment of the Nikita Botanical Garden Arboretum and Prediction of the Development of Pathogenic Organisms.....	58
Levkina G. V., Svyatnoy E. S. Ecological assessment of Park Forest ecosystem elements in Klinty, Bryansk region	70
Vedernikov K. E. The ecophysiological response of Siberian spruce to dendrophage damage.....	79
Kostin S. Yu. Ornithogeographic zoning of the Crimean Peninsula	90
Terentev A. S. Biocoenosis of <i>Mya arenaria</i> (Linnaeus, 1758) in the Kerch Strait (Azov and Black Sea Basin).....	101
Lepeshkina L. A., Klevtsova M. A. Ecological and Cenotic Role of Invasive Woody Plants in Forest-Steppe Ecosystems	113
Grintsov V. A. Clarification of Morphology and Ecology of Two Species of the Genus <i>Pectenogammarus</i> Reid, 1940 (Gammaridae, Amphipoda) from the Black and Azov Seas (Crimea).....	124
Shapovalov M. I., Bandurko I. A., Cherchesova S. K. The Bioresource Collection of Pear (<i>Pyrus</i> l.) at the Maikop Experimental Station of the Federal Research Center of N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources: History of Formation and Use in Breeding	140
Sizentsov A. N., Salnikova E. V. Bacterial Remediation and Prospects for its Utilization (Review)	150
Schikov E. V., Nogovitsyn P. R., Gabyshev P. D. <i>Fruticicola transbaicalia transbaicalia</i> (Schileyko, 1978) (Mollusca, Pulmonata) in Sakha (Yakutia).....	150
Grinchenko A. B., Prokopov G. A. The First Evidence of Successful Nesting of the Greater Flamingo (<i>Phoenicopterus roseus</i> Pallas, 1811 (Aves, Phoenicopteriformes) in Crimea.....	171
Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of Anthecology of <i>Orchis mascula</i> (L.) L. (Orchidaceae) in Crimea: Species Composition of Pollinates, Morphological Compatibility of Flowers and Pollinates, Pollination Level, and Pollinator Attraction System	187

Концентрирование ртути взвешенным веществом поверхностной морской воды Азово-Черноморского бассейна

Стецюк А. П., Егоров В. Н.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
alex-ra-777@mail.ru, egorov.ibss@yandex.ru

Исследовано содержание ртути в воде и во взвешенном веществе Чёрного и Азовского морей. Получено, что в 2020 году концентрация общей формы ртути в воде не превышала предельно допустимых значений ($100 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$) и в Чёрном море изменялась в пределах от 12 до $65 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$, а в Азовском от 22 до $59 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$. Варьирование коэффициентов накопления ртути взвесями составило от $14,5\times 10^3$ до $1666,7\times 10^3$ единиц в Чёрном море и от $14,5\times 10^3$ до $272,7\times 10^3$ в Азовском море. Концентрирующая способность взвесей была максимальной в Чёрном море, на выходе из Керченского пролива, что может свидетельствовать о повышенной антропогенной нагрузке на данную акваторию в изученный период времени. Определена тенденция насыщения взвесей ртутью в Чёрном море с повышением её концентрации в водной среде, и тренд снижения содержания ртути во взвесах Азовского моря по мере возрастания ртутного загрязнения вод. Установлено, что в условиях кардинального различия тенденций изменения концентрации ртути во взвесах Чёрного и Азовского морей, параметры аппроксимирующих экспоненциальных зависимостей между коэффициентами накопления и концентрацией ртути в воде для Чёрного и Азовского морей статистически достоверно не отличались, а объединённая выборка данных по обоим морям удовлетворительно описывалась как экспоненциальной, так и степенной функциями. Полученные результаты в целом свидетельствовали о снижении концентрирующей способности взвесей при увеличении концентрации ртути в воде. Пул ртути на взвешенном веществе варьировал от 3 до 29 % для Чёрного моря и от 6 до 55 % – для Азовского.

Ключевые слова: ртуть, взвешенное вещество, коэффициенты накопления, Чёрное море, Азовское море.

ВВЕДЕНИЕ

Важным параметром концентрирования загрязняющих веществ является взвешенное вещество, состоящее как из природных, так и антропогенных компонентов, имеющих различное происхождение: биогенное, терригенное, хемогенное, вулканогенное, космогенное. Основная масса взвешенного вещества образуется автохтонно за счёт первичной продукции фитопланктона, синтезирующейся в верхнем фотическом водном слое (Витюк, 1983). В приповерхностных горизонтах водной толщи Чёрного моря – в зоне максимального фотосинтеза, происходит заметное концентрирование ртути организмами планктонного сообщества, что характеризуется повышением скорости поглощения ^{203}Hg как мелкими ($0,4\text{--}1,2 \text{ мкм}$), так и более крупными (более $1,2 \text{ мкм}$) фракциями взвешенного вещества (Костова и др., 2000). Интенсивное связывание ртути с твердыми взвешенными частицами приводит к тому, что фактор концентрирования составляет величину порядка $1,3\text{--}1,8\times 10^5$, то есть доля ртути, связанной с взвешенными частицами (размером менее $0,45 \text{ мкм}$), в 10 тыс. раз больше, чем растворенная доля (Нильсон, 1998). Чрезвычайное обогащение взвеси ртутью может свидетельствовать об очень сильном загрязнении акватории. Поэтому выявление особенностей концентрирования ртути взвешенным веществом представляет интерес для оценки экологического состояния различных акваторий.

Цель настоящей работы – исследовать распределение и способность взвесей концентрировать ртуть в поверхностных водах Чёрного и Азовского морей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспедиционные исследования были выполнены в 2020 году. Пробы были отобраны как в прибрежной, так и в глубоководной акваториях Чёрного и Азовского морей в ходе рейсов 113 и 114 НИС «Профессор Водяницкий». Карта отбора проб выполнена с помощью программы «Гидролог» (Belokopytov, 1998) и представлена на рисунке 1.

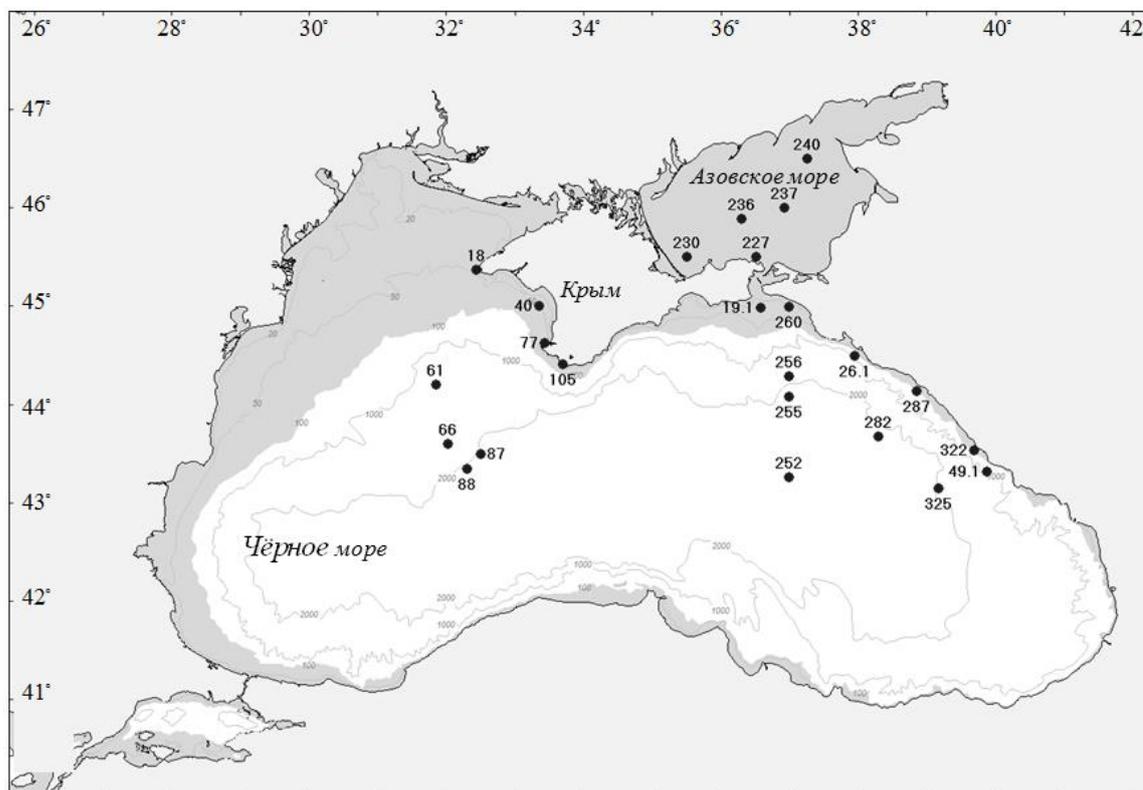


Рис. 1. Карта отбора проб с указанием расположения станций

Воду для исследования отбирали с поверхностного горизонта Чёрного и Азовского морей. Пробы объёмом 1 литр фильтровали через предварительно взвешенный ядерный фильтр с размером пор 0,45 мкм. Растворённую форму ртути определяли в фильтрате, а во взвеси на фильтре – взвешенную. После предварительной подготовки по методике (Стецюк, Поповичев, 2022), проводили измерения концентрации ртути на анализаторе Hiranuma-1 методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии. Калибровали прибор с помощью стандартных образцов раствора ионов ртути (II) ГСО 7879–2001. После проведения «холостой калибровки» без добавления ртути, была проведена калибровка с использованием серии растворов с различной концентрацией ртути. Также проводился эксперимент для оценки влияния матрицы с использованием метода стандартных добавок при разных диапазонах концентраций ртути. В результате была получена относительная погрешность измерений 6,8 % с пределом обнаружения, рассчитанным по градуировочному графику – $2,7 \text{ нг} \times \text{л}^{-1}$. Средняя относительная ошибка для концентрации взвешенной формы ртути ($\text{нг} \times \text{г}^{-1}$) с учетом относительных погрешностей концентраций ртути и взвешенного вещества составила 24 %. Процент извлечения относительно аттестованного значения в референсном образце СДПС-1 составил 23 %. Концентрация растворённой формы ртути в морской воде определялась на литр, а во взвесах – на грамм сухой массы. За окончательный результат принято среднеарифметическое значение результатов двух параллельных определений.

Для расчёта коэффициента накопления ртути взвешенным веществом (K_n) применяли формулу (Поликарпов, Егоров, 1986):

$$K_n = 1000 C_{sed}/C_w \quad (1)$$

где: C_{sed} – удельная концентрация ртути во взвешенном веществе, $нг \times г^{-1}$ сухой массы;
 C_w – концентрация растворенной формы ртути в воде, $нг \times л^{-1}$.

Ряды наблюдений аппроксимировались стандартными линейной, экспоненциальной и степенной функциями. Статистическая значимость их параметров оценивалась коэффициентом детерминации R^2 .

Пул ртути во взвеси (Π_{sed} , %) – процент извлечения взвесью из морской среды, рассчитывали по формуле (Поликарпов, 1964; Егоров, 2012):

$$\Pi_{sed}(\%) = \frac{m_{уд} K_n}{(m_{уд} K_n + 1)} \times 100 \quad (2)$$

где $m_{уд}$ – удельная масса сухого взвешенного вещества морской воды в частях на 1 млн (например, $г \times м^{-3}$ или $мг \times л^{-1}$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений и расчетные данные способности взвесей Чёрного и Азовского морей концентрировать ртуть представлены в таблице 1.

Таблица 1

Координаты районов и глубин станций, концентрация ртути в воде
(C_w – растворённая форма), во взвешенном веществе (C_{sed} – взвешенная форма),
коэффициенты накопления и пул Hg на взвесах в морской воде

№ рейса	№ станции	Дата отбора	Координаты		Глубина станции, м	C_w , $нг \times л^{-1}$	$m_{уд}$, $мг \times л^{-1}$	C_{sed} , $нг \times г^{-1}$ сухой массы	$K_n \times 10^3$	Пул Hg на взвеси, Π_{sed} (%)
			с. ш.	в. д.						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
113	18	26.06.2020	45°22.205	32°26.273	45	40	8,6	581	14,5	11
	40	27.06.2020	45°00.178	33°20.763	30	20	1,8	1667	83,3	13
	61	24.06.2020	44°12.377	31°50.473	1301	30	2,8	1429	47,6	12
	77	27.06.2020	44°37.839	33°25.671	75	30	1,6	1875	62,5	9
	87	05.06.2020	43°30.027	32°29.959	2070	30	1,9	1579	52,6	9
	105	06.06.2020	44°24.524	33°41.979	51	40	0,7	5714	142,9	9
	19.1	15.06.2020	44°58.889	36°34.465	30	15	0,2	25000	1666,7	25
	252	19.06.2020	43°15.399	36°58.998	2147	25	2,1	952	38,1	7
	256	19.06.2020	44°17.230	36°59.700	1950	10	0,8	5000	500,0	29

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
113	260	19.06.2020	44°59.555	36°59.515	25	25	3,1	968	38,7	11
	26.1	20.06.2020	44°29.924	37°56.477	727	30	0,6	1667	55,6	3
	282	21.06.2020	43°40.396	38°17.420	2100	45	0,3	6667	148,1	4
	227*	18.06.2020	45°30.131	36°30.715	12	50	2,6	1154	23,1	6
	230*	17.06.2020	45°29.960	35°30.464	10	45	2,7	1481	32,9	8
	236*	17.06.2020	45°53.286	36°17.896	12	30	2,2	1364	45,5	9
	240*	17.06.2020	46°30.064	37°15.030	10,5	55	5,0	800	14,5	7
114	19.1	24.09.2020	44°58.214	36°33.390	30	60	0,5	10000	166,7	8
	26.1	30.09.2020	44°30.094	37°56.304	660	35	0,7	7143	204,1	13
	322	02.10.2020	43°31.747	39°41.214	77	40	0,8	3750	93,8	7
	325	03.10.2020	43°08.698	39°09.740	1950	20	0,7	5714	285,7	17
	40	08.10.2020	45°00.235	33°20.701	30	20	1,0	2000	100,0	9
	49.1	02.10.2020	43°18.820	39°52.629	1020	15	1,3	2308	153,8	17
	66	16.09.2020	43°36.023	32°01.405	1945	25	2,2	2273	90,9	17
	77	07.10.2020	44°38.097	33°25.895	70	30	1,5	2000	66,7	9
	88	17.09.2020	43°20.658	32°18.322	2050	20	1,8	2778	138,9	20
	105	19.09.2020	44°24.623	33°41.886	49	10	1,1	1818	181,8	17
	227*	27.09.2020	45°30.035	36°30.667	10	30	4,2	1667	55,6	19
	230*	27.09.2020	45°29.924	35°30.35	9	20	2,6	3846	192,3	33
	237*	27.09.2020	46°00.135	36°54.975	10	10	4,4	2727	272,7	55
	240*	28.09.2020	46°30.093	37°15.006	10	26	2,7	1481	57,0	13
	255	04.10.2020	44°04.800	36°59.452	2090	30	1,2	2500	83,3	9
	260	29.09.2020	44°59.644	36°59.957	24	20	1,0	5000	250,0	20
	282	03.10.2020	43°40.414	38°17.340	1870	10	1,1	3636	363,6	29
287	01.10.2020	44°08.300	38°50.733	117	15	1,1	5455	363,6	29	
Средние значения для Черного моря						26,5	1,6	4210,5	207,4	14,0
Средние значения для Азовского моря						33,3	3,3	1815	86,7	18,8

Примечание к таблице. Номера станций в Азовском море отмечены звездочкой (*).

В целом, представленные в таблице 1 результаты наблюдений и расчётов характеристик концентрирующей способности взвешенного вещества в отношении ртути показали следующее. За исследуемый период времени, удельная масса взвешенного вещества в морской воде ($m_{уд}$) варьировала в пределах 0,2–8,6 мг×л⁻¹, концентрация ртути во взвеси морской воды (C_{sed}) изменялась от 581 до 25000 нг×г⁻¹ сухой массы. Среднее значение $m_{уд}$ в Чёрном море составило 1,6 мг×л⁻¹, в Азовском море – 3,3 мг×л⁻¹. Средняя концентрация взвешенной ртути в нг×л⁻¹ также была ниже в Чёрном море, чем в Азовском. Следует отметить, что максимальная концентрация ртути во взвеси (25000 нг×г⁻¹) была определена на станции 19.1, находящейся в Черноморской зоне Керченского пролива. Очевидно, что на

концентрационные характеристики взвеси в этом районе влияли воды как Чёрного, так и Азовского моря. Поэтому при анализе концентрационных характеристик взвесей отдельно Чёрного и Азовского морей полученные на ст. 19.1 данные не учитывались. Коэффициенты накопления варьировали в пределах от $14,5 \times 10^3$ до $1666,7 \times 10^3$, а средние значения коэффициентов накопления ртути в Чёрном море имели значение $207,4 \times 10^3$, а в Азовском море $86,7 \times 10^3$ (табл. 1).

Согласно проведённым ранее исследованиям (Стецюк, 2020; Стецюк, 2022), в период 2011–2019 годов, среднегодовая максимальная концентрация ртути была обнаружена в 2017 году и была равна $123,9 \text{ нг} \times \text{л}^{-1}$, что незначительно превышало ПДК. В течение 2017–2020 годов концентрация ртути в Чёрном море постепенно снижалась. По литературным данным, среднее значение ртути в Азовском море за период 1986–2010 годов составляло $0,26 \text{ мкг} \times \text{л}^{-1}$ (2,6 ПДК) (Буфетова, 2015). Распределение ртути в Азовском море было более варибельным, чем других тяжелых металлов в период с 1991 по 2015 год (Матишов и др., 2017), и часто превышало ПДК. В 2002 году превышение нормы для ртути в водной среде наблюдалось практически на всей исследуемой акватории, и в это время был зафиксирован абсолютный максимум – 2,1 ПДК (Петренко и др., 2015).

На рисунке 2 представлены концентрации общей формы ртути (сумма растворённой и взвешенной) в акватории Чёрного и Азовского морей.



Рис. 2. Концентрация ртути в поверхностной акватории: Чёрного (а) и Азовского морей (b)

ПДК – предельно-допустимая концентрация.

Представленные на рисунке 2 данные показали, что ни на одной станции предельно-допустимая концентрация ртути (ПДК) не была превышена. В Чёрном море на всех станциях, превалировала растворённая форма ртути (рис. 2а). В Азовском море лишь на одной станции, концентрация взвешенной формы ртути незначительно преобладала над растворённой (рис. 2б).

Концентрационные характеристики взвесей в отношении ртути показаны на рисунке 3.

По результатам аппроксимации представленного рисунке 3а ряда наблюдений линейными функциями получено следующее. Для Чёрного моря зависимость между C_{sed} и C_w при $R^2=0,159$ имела вид:

$$C_{\text{sed}} = 1254,08 + 78,70 C_w \quad (3)$$

Для Азовского моря при $R^2=0,565$:

$$C_{\text{sed}} = 3413,12 - 48,06 C_w \quad (4)$$

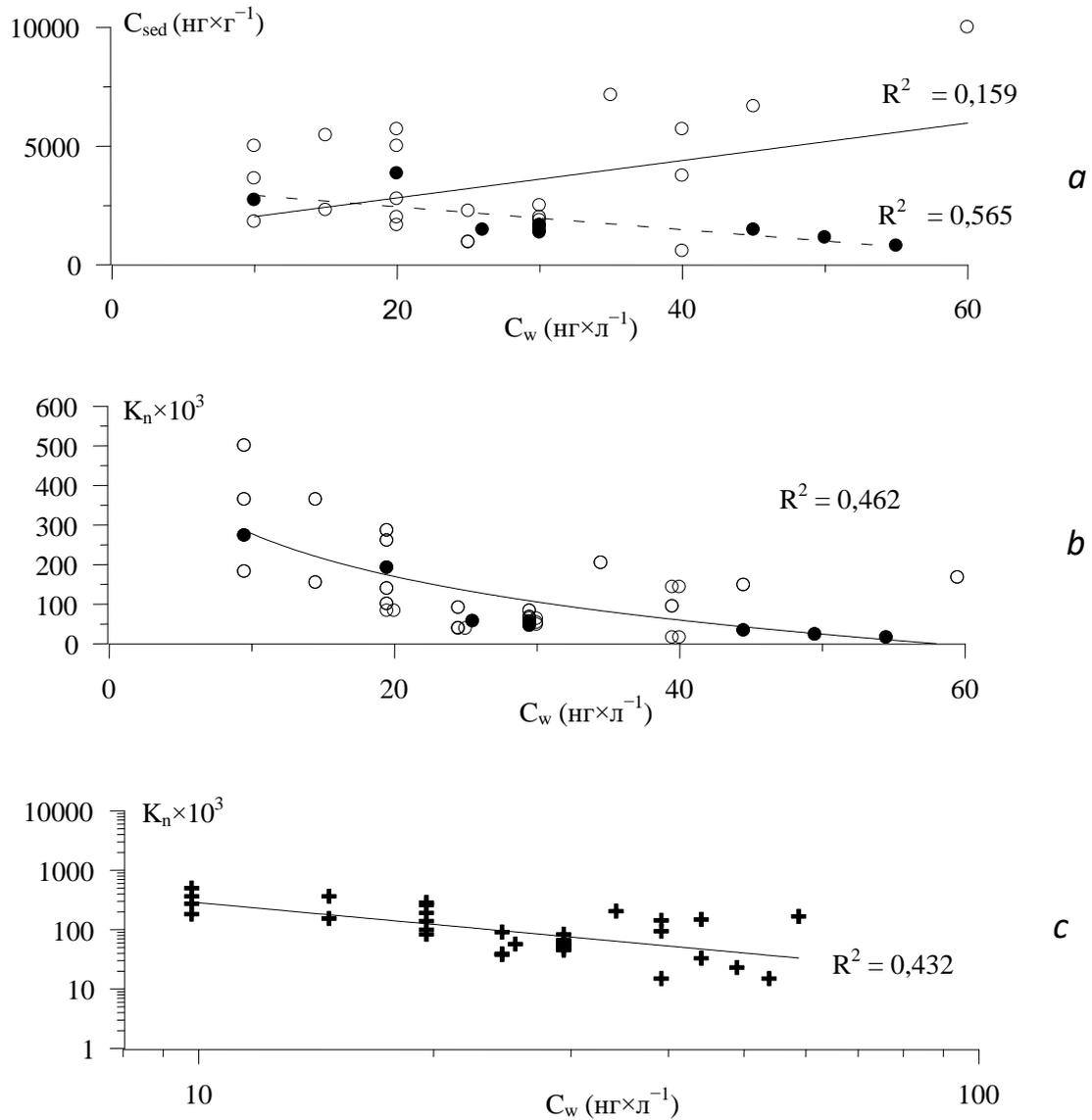


Рис. 3. Концентрационные характеристики взвесей в отношении ртути
a – изменение концентрации ртути во взвесьях C_{sed} от концентрации ртути в воде (C_w) Черного (o) и Азовского (•) морей; *b* – изменение коэффициентов накопления (K_n) ртути взвесьями Черного (o) и Азовского (•) морей; *c* – объединенная выборка изменения коэффициентов накопления (K_n) ртути от C_w в логарифмическом масштабе (+).

Сравнение соотношений (3) и (4) показало, что зависимости изменения содержания ртути во взвесьях в Чёрном и в Азовском морях кардинально различались. В Чёрном море наблюдалась тенденция насыщения ртутью взвесей при повышении её концентрации в водной среде, а в Азовском море – снижение. В соответствии с этим, отличались и тренды изменения экотоксикологической опасности в регионах.

Аппроксимация результатов, представленных на рисунке 3*b* наблюдений экспоненциальными функциями, позволила установить, что для Чёрного моря зависимость между K_n и C_w при $R^2=0,374$ имела вид:

$$K_n = 651,21 - 156,96 \times \log(C_w) \quad (5)$$

Для Азовского при $R^2=0,565$:

$$K_n = 615,51 - 156,18 \times \log(C_w) \quad (6)$$

Сравнение расчетных данных показало, что различие параметров уравнений (5) и (6) составляет менее 0,5 и 5,8 %. В целом, сравнение графических материалов (рис. 3b) и расчётных данных показало, что с учетом погрешности измерений эти зависимости практически не различались. Это позволило со статистической обеспеченностью, характеризуемой коэффициентом дискриминации $R^2=0,462$, получить обобщённую зависимость изменения коэффициента накопления ртути взвесями от изменения её концентрации в воде Чёрного и Азовского морей, представленную на рисунке 3b:

$$K_n = 658,00 - 161,51 \times \log(C_w) \quad (7)$$

Следует отметить, что учтённый через коэффициенты накопления фактор концентрирующей способности взвесей, а также донных отложений, широко используется для оценки и прогноза потоков биогеохимического самоочищения морской воды. В этих работах связи между C_{sed} , K_n и C_w исследуются в виде уравнений Ленгмюра и Фрейндлиха, которые сводятся к степенным функциям (Егоров и др., 2018; Стецюк, Егоров, 2018; Egorov, 2021; Егоров и др., 2023). Представленный на рисунке 3c график показал, что выраженные через K_n ряды наблюдений с коэффициентом дискриминации ($R^2=0,432$) аппроксимируются степенной функцией вида:

$$K_n = 4708 C_w^{-1,21} \quad (8)$$

Сравнение показало, что в пределах природной вариабельности распределения выборок из генеральных рядов распределения ртути в воде и взвесях, использование зависимостей (7) при ($R^2=0,565$) и (8) при ($R^2=0,432$) практически инвариантно.

Таким образом, на примере Чёрного и Азовского морей проявилась закономерность, заключающаяся в том, что исследование зависимостей изменения концентраций ртути во взвесях и водной среде может отражать экотоксикологические тренды акваторий. Те же данные, выраженные в коэффициентах накопления, могут одновременно использоваться для оценки предельно допустимого загрязнения взвесей $C_{пдк}=K_n$ (ПДК), для прогнозирования изменения их концентрирующей функции с изменением ртутного загрязнения вод, а также для изучения влияния взвешенного вещества в самоочищении морской среды.

Расчеты пулов представлены в последней графе таблицы 1. Они показали, что пул ртути во взвесях Чёрного моря варьировал в пределах 3–29 % и в среднем составлял 14,0 %, а Азовского, соответственно 6–55 % и 18,8 %.

Анализ литературных данных показал, что за период 2012–2017 годов зависимость изменения пула ртути во взвесях (P_{sed}) от изменения ртутного загрязнения вод (C_w) имела слабо выраженный спадающий тренд ($R^2=0,183$) для весеннего сезона в акватории шельфа (Стецюк, Егоров, 2018).

По результатам наблюдений 2011–2017 годов было выявлено, что зависимость P_{sed} от C_w для разных сезонов и акваторий в основном имела слабо выраженные спадающие тренды, за исключением весеннего периода в глубоководной зоне ($R^2=0,85$) (Стецюк, 2020). В тот же сезон, в период 2018–2019 годов, зависимость изменения пула ртути во взвесях мелководной акватории шельфа от концентрации растворённой ртути в воде имела достаточно достоверно выраженный тренд уменьшения процентного пула ртути во взвесях с увеличением концентрации ртути в воде с $R^2=0,85$, а в глубоководной акватории аналогичный тренд имел менее выраженную зависимость ($R^2=0,24$) (Стецюк, Поповичев, 2022). В летний период 2011–2017 годов, R^2 составил 0,01 для прибрежной акватории и 0,61 – для глубоководной. Осенью, для прибрежной акватории $R^2=0,57$ и 0,47 – для глубоководной (Стецюк, 2020). В период 2018–2019 годов, зависимости изменения P_{sed} от C_w в летнее-осенний период имели слабо выраженные тренды, составившие $R^2=0,17$ для прибрежной акватории и $R^2=0,09$ для

глубоководной акватории летом; $R^2=0,25$ для прибрежной акватории и $R^2=0,17$ для глубоководной акватории осенью. В 2020 году, зависимость изменения пула ртути на взвесьях с увеличением концентрации ртути в воде имеет более выраженный тренд для Азовского моря ($R^2=0,889$) и менее выраженный для Чёрного моря ($R^2=0,571$) в летне-осенний период (рис. 4).

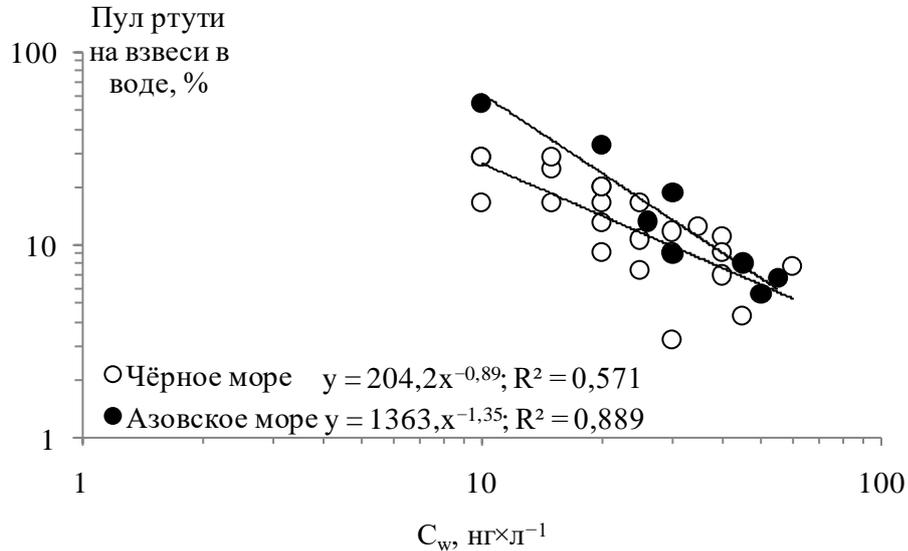


Рис. 4. Зависимость изменения пула ртути во взвесьях от изменения концентрации ртути в воде

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Удельное содержание ртути в воде Чёрного моря варьировало в диапазоне $10\text{--}60 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$, а в воде Азовского $10\text{--}55 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$ со средними значениями, соответственно $26,5$ и $33,3 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$. Концентрация ртути во взвесьях Чёрного моря лежала в пределах $1,0\text{--}6,0 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$ со средним значением $3,6 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$, а Азовского моря, соответственно $3,0\text{--}12,0 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$ и в среднем $5,9 \text{ нг}\times\text{л}^{-1}$. Тенденции изменения концентрации ртути во взвесьях Чёрного и Азовского морей кардинально различались. В Чёрном море наблюдался процесс насыщения взвесей ртутью, а в Азовском – тренд снижения концентрации ртути во взвесьях.

Коэффициенты накопления ртути взвесьями Чёрного моря изменялись в пределах от $14,5\times 10^3$ до $1666,7\times 10^3$ (в среднем $207,4\times 10^3$), а Азовского – от $14,5\times 10^3$ до $272,7\times 10^3$ единиц (в среднем $86,7\times 10^3$). Параметры аппроксимирующих экспоненциальных зависимостей между K_n и C_w для Чёрного и Азовского морей статистически достоверно не отличались, а объединенная выборка данных по обоим морям с достаточно значимой степенью статистической значимости ($R^2=0,432$) описывалась также степенной функцией. В период 2018–2019 годов зависимости изменения Π_{sed} от C_w в летне-осенний период имели слабо выраженные тренды, составившие $R^2=0,17$ для прибрежной акватории и $R^2=0,09$ для глубоководной акватории летом; $R^2=0,25$ для прибрежной акватории и $R^2=0,17$ для глубоководной акватории осенью. Пул ртути во взвесьях Чёрного моря варьировал в пределах $3\text{--}29 \%$ и в среднем составлял $14,0 \%$, а Азовского, соответственно $6\text{--}55 \%$ и $18,8 \%$.

Работа выполнена по теме государственного задания «Изучение биогеохимических закономерностей радиозекологических и хемозекологических процессов в экосистемах водоемов Азово-Черноморского бассейна в сравнении с другими акваториями Мирового океана и отдельными водными экосистемами их водосборных бассейнов для обеспечения устойчивого развития на южных морях России» (проект 124030100127-7).

Проведенные исследования были выполнены 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

- Буфетова М. В. Загрязнение вод Азовского моря тяжелыми металлами // Юг России: экология, развитие. – 2015. – Т. 10, № 3. – С. 112–120.
- Витюк Д. М. Взвешенное вещество и его биогенные компоненты. – Киев: Наук. думка, 1983. – 212 с.
- Егоров В. Н. Биогеохимические механизмы реализации компенсационного гомеостаза в черноморских экосистемах // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 4. – С. 5–17.
- Егоров В. Н., Гулин С. Б., Малахова Л. В., Мирзоева Н. Ю., Поповичев В. Н., Терещенко Н. Н., Лазоренко Г. Е., Плотичина О. В., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю., Сидоров И. Г., Стецюк А. П., Гулина Л. В. Нормирование качества вод севавтопольской бухты по потокам депонирования ^{90}Sr , ^{137}Cs , $^{239,240}\text{Pu}$, ^{210}Po , Hg, ПХБ и ДДТ в донные отложения // Водные ресурсы. – 2018. – Т. 45, № 2. – С. 188–195.
- Егоров В. Н., Мирзоева Н. Ю., Артёмов Ю. Г., Проскурнин В. Ю., Стецюк А. П., Марченко Ю. Г., Евтушенко Д. Б., Мосейченко И. Н., Чужикова-Проскурнина О. Д. Возможность реализации концепции устойчивого развития рекреационного побережья города Ялта в отношении биогенных элементов, радионуклидов, тяжёлых металлов и хлорорганических соединений (Крым, Чёрное море) // Морской биологический журнал. – 2023. – Т. 8, № 3. – С. 12–32. DOI: 10.21072/mbj.2023.08.3.02
- Костова С. К., Егоров В. Н., Поповичев В. Н. Экологические аспекты изучения загрязнения Черного моря ртутью // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. – 2000. – С. 216–226.
- Матишов Г. Г., Буфетова М. В., Егоров В. Н. Нормирование потоков поступления тяжёлых металлов в Азовское море по оценкам интенсивности седиментационного самоочищения вод // Наука Юга России. – 2017. – Т. 13, № 1. – С. 44–58. DOI: 10.23885/2500-0640-2017-13-1-44-58
- Нильссон А. Загрязнение Арктики. Доклад о состоянии окружающей среды Арктики. – СПб.: Гидрометеоздат, 1998. – VII [5]. – 188 с.
- Петренко О. А., Жугайло С. С., Авдеева Т. М. Результаты многолетних исследований уровня загрязнения морской среды Азово-Черноморского рыбохозяйственного бассейна // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. – 2015. – Т. 53. – С. 4–18.
- Поликарпов Г. Г. Радиоэкология морских организмов. – М.: Атомиздат, 1964. – 295 с.
- Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. Морская динамическая радиохимическая экология. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 176 с.
- Стецюк А. П. Концентрирование ртути во взвешенном веществе пены и воды Чёрного моря // Морской биологический журнал. – 2020. – Т. 5, № 3. – С. 74–84. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.3.07>
- Стецюк А. П., Егоров В. Н. Способность морских взвесей концентрировать ртуть в зависимости от ее содержания в акваториях шельфа // Системы контроля окружающей среды. – 2018. – Вып. 13 (33). – С. 123–132. <https://doi.org/10.33075/2220-5861-2018-3-123-132>
- Стецюк А. П., Поповичев В. Н. Распределение ртути в поверхностной воде Черного моря и ее концентрирование во взвешенном веществе // Химия в интересах устойчивого развития. – 2022. – Т. 30, № 2. – С. 192–201. <https://doi.org/10.15372/KhUR2022373>
- Belokopytov V. N. «Oceanographer»: Applied software for oceanographic surveys // International Symposium on Information Technology in Oceanography (Goa, India, 12–16 October 1998). – Goa, India, 1998. – P. 79.
- Egorov V. N. Theory of Radioisotopic and Chemical Homeostasis of Marine Ecosystems. – Cham, Switzerland: Springer, 2021. – 320 p. DOI: 10.1007/978-3-030-80579-1

Stetsiuk A. P., Egorov V. N. Concentration of mercury in suspended matter in surface seawater of Azov-Black Sea basin // *Ekosistemy*. 2024. Iss. 38. P. 7–16.

The content of mercury in water and suspended matter in the Black Sea and the Sea of Azov was studied. The research established that in 2020 the concentration of total form of mercury in water did not exceed the maximum permissible values ($100 \text{ ng}\times\text{l}^{-1}$). In the Black Sea it varied from 12 to $65 \text{ ng}\times\text{l}^{-1}$, and in the Azov Sea from 22 to $59 \text{ ng}\times\text{l}^{-1}$. The variation in the coefficients of mercury accumulation in suspended matter was $(14.5\text{--}1666.7)\times 10^3$ units in the Black Sea and $(14.5\text{--}272.7)\times 10^3$ in the Sea of Azov. The maximum concentrating ability of suspended matter was observed in the Black Sea, at the outlet from the Kerch Strait, which may indicate an increased anthropogenic impact on this water area during the study period. Two trends were determined: the saturation of suspended matter with mercury in the Black Sea along with an increase in its concentration in the aquatic environment, and the decrease in mercury content in suspended matter in the Sea of Azov as the pollution of water with mercury increases. It was found that, given the radical difference in trends of changes in mercury concentrations in suspended matter in Black and Azov Seas, the parameters of the approximating exponential relationships between accumulation coefficients and mercury concentration in water for the Black Sea and the Sea of Azov were not statistically significantly different, and the combined dataset sample for both seas was adequately described both by exponential and power functions. The results obtained generally indicated a decrease in the concentrating ability of suspensions with increasing concentration of mercury in water. The mercury pool on suspended matter varied from 3 to 29 % for the Black Sea and from 6 to 55 % for the Sea of Azov.

Key words: mercury, suspended matter, accumulation coefficients, Black Sea, Sea of Azov.

*Поступила в редакцию 26.03.24
Принята к печати 11.04.24*

Весенняя миграция птиц на юге Крыма

Бескаравайный М. М.

*Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Феодосия, Россия
karavay54@mail.ru*

Приводятся данные о таксономическом и экологическом составе, биотопическом распределении, численности и сроках пребывания весеннепролетных птиц на юге Крыма, внутрисезонной динамике и многолетних изменениях миграционного комплекса. Зарегистрировано 193 вида из 18 отрядов: лидируют воробьеобразные (67 видов) и ржанкообразные (48), значительные доли принадлежат гусеобразным, аистообразным, соколообразным и журавлеобразным (10–18). Установлено пребывание видов из четырех экологических групп: лимнофилов (103), дендрофилов (51), кампофилов (25) и склерофилов (14). Миграционный комплекс морской акватории и берега включает около 85 лимнофильных видов: многочисленны *Gavia arctica*, *Podiceps cristatus*, *Phalacrocorax carbo*, *Thalasseus sandvicensis*, некоторые чайки и утки. Значительные скопления утиных, пастушковых, цаплевых, куликов и некоторых воробьеобразных отмечаются на внутренних водоемах. С суходольными местообитаниями связаны 97 видов, преимущественно дендрофилы (49 видов), значительную часть миграционного комплекса открытых биотопов составляют кампофилы и склерофилы. Продолжительность миграционного периода – около 4 месяцев (середина февраля – начало июня), преобладающее направление пролета – северо-восточное, соответственно ориентации береговой линии. Обогащение авифауны Крыма во второй половине 20 – начале 21 века, как следствие обводнения региона и расширения ареалов некоторых видов, привело к появлению и (или) росту численности на весеннем пролете не менее 23 весенних мигрантов на юге полуострова.

Ключевые слова: весенняя миграция, южный Крым, видовой состав, биотопы, сроки миграции, направление миграции, многолетние изменения орнитокомплекса.

ВВЕДЕНИЕ

Небольшой по площади Крымский полуостров, через который проходит одна из ветвей Понтийского или Черноморского пролетного пути (Мензбир, 1934), является регионом массовой миграции птиц, а его территория и прибрежная акватория моря – местами формирования крупных миграционных скоплений. В составе авифауны Крымского полуострова группа весенних мигрантов составляет более половины зарегистрированных здесь видов.

Общие описания хода миграционного процесса в Крыму и южной его части содержатся в капитальных работах конца 19 – начала 20 века (Никольский, 1891; Pusanow, 1933); разрозненные данные, касающиеся главным образом отдельных видов и субрегионов, приводятся в ряде публикаций последних десятилетий (Костин Ю., 1983; Бескаравайный, 2008; Бескаравайный и др., 1999; Гирагосов, Бескаравайный, 2016 и др.). Однако в целом этот вопрос остается недостаточно изученным.

Целью настоящей работы является выяснение таких вопросов, как таксономический и экологический состав весеннемигрирующих птиц на юге Крыма, распределение по биотопам, численность, сроки и направление пролета, анализ внутрисезонной динамики весенней миграции и многолетних изменений в составе миграционного орнитокомплекса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований охватывает нижнюю часть южного макросклона Главной Гряды Крымских гор с прилегающей полосой побережья и прибрежной акватории Черного моря от Севастополя до Феодосии (около 200 км) (рис. 1). Обобщены литературные данные, а также собственные материалы, полученные в 1976–2023 годах.

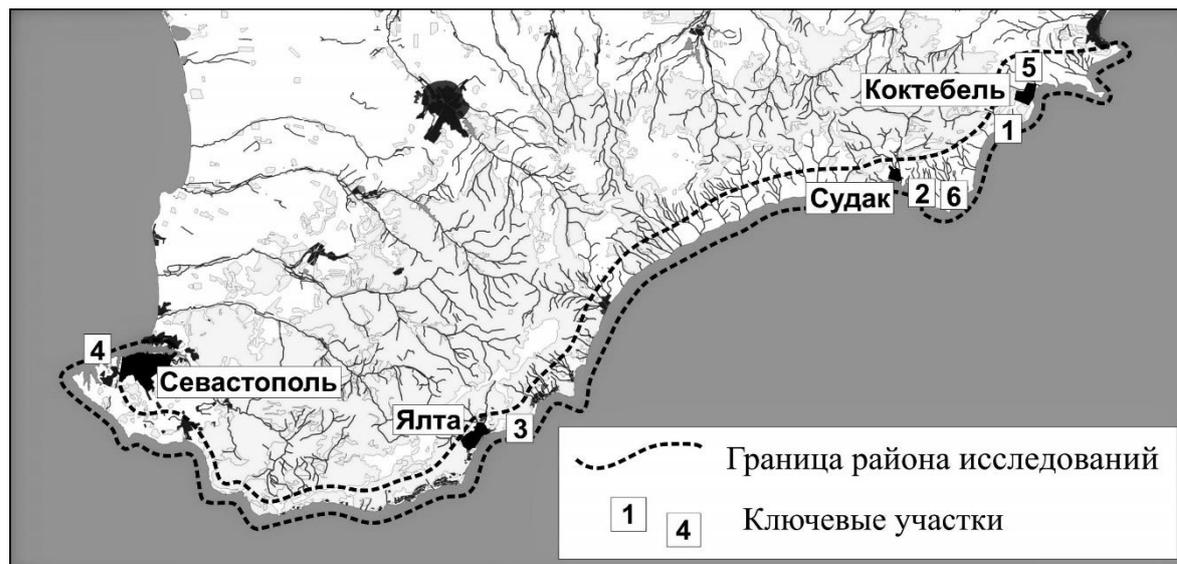


Рис. 1. Район исследований и расположение ключевых участков

Наблюдения велись ежегодно с февраля до июня. В их сфере находилась лишь визуально-доступная часть миграционного процесса: птицы регистрировались в основном в светлое время суток (за исключением некоторых видов, определяемых по голосу), на сравнительно небольшой высоте (1–1,5 км) и удаленности от береговой линии в сторону моря примерно на 1 км.

Определенные трудности в процессе установления видового состава весенних мигрантов вызваны одновременным присутствием в этот период года птиц одного вида – еще не отлетевших с мест зимовки, мигрирующих и прилетевших на места гнездования. О принадлежности птиц к мигрирующим судили по таким визуально фиксируемым явлениям, как направленное и регулярное их перемещение над сушей и морем, появление и (или) временные скопления в позднелетнее и весеннее время в негнездовых биотопах; для видов, одноименных с зимующими – также по заметному росту численности по сравнению с зимней.

Регистрировались первая и последующие даты встреч, биотоп, количество птиц в стаях и скоплениях, по возможности (в основном для крупных видов) – направление пролета. Для характеристики сроков миграции, наряду с собственными данными, использованы материалы из литературных источников последних четырех десятилетий (Костин Ю., 1983; Костин С., 1999, 2004; Цвелых, Аппак, 2012).

Наиболее полные данные о численности мигрирующих водных и околоводных птиц на местах кормежки и отдыха получены на следующих шести регулярно обследуемых ключевых участках (рис. 1).

1. 2,5-километровый прибрежный участок на востоке Южного берега Крыма у поселка Курортное (бухта Карадагская – мыс Крабий): включает две небольшие бухты (Карадагская и Актинометрическая) и прибрежную акваторию (2,5 кв. км).

2. Двухкилометровый участок берега с прилегающей морской акваторией в бухте Капсель восточнее города Судак (2 кв. км).

3. Двухкилометровый участок берега с прилегающей акваторией в центральной части Южного берега Крыма (заповедник «Мыс Мартъян») у Ялты (2 кв. км).

4. Акватория и береговая зона южной части бухты Круглая в Севастополе (0,4 кв. км).

5. Мелководное озеро Бараколь с прилегающими степными территориями в 4 км к северу от поселка Коктебель (100 га).

6. Водохранилище Бугаз с прилегающими степными территориями в 10 км восточнее города Судак (3 кв. км).

Полученные на этих участках данные дополнены материалами нерегулярных

наблюдений, фиксирующих миграционные скопления птиц в других районах прибрежной морской акватории и на внутренних водоемах исследуемого региона.

В сухоходльных биотопах численность некоторых фоновых видов оценивалась на маршрутах 1–7 км, проложенных на относительно хорошо просматриваемых участках суши (открытые биотопы, редколесья: 90 учетов).

Такие базовые характеристики миграции, как направление и интенсивность, оценивались посредством наблюдений за видами, пролет которых хорошо заметен (пролетающими вдоль берегов или высоко над сушей). При наличии направленной миграции вдоль морских берегов, учитывали количество птиц, пролетевших за определенный период времени (15 мин. – 1 час).

В связи с тем, что в миграционные периоды имеют место значительные колебания численности птиц, для количественных оценок использовались максимальные (в некоторых случаях также экстремальные) значения, полученные на обследуемых ключевых участках и маршрутах.

Номенклатура и порядок расположения отрядов и видов соответствуют списку птиц стран Северной Евразии (Коблик, Архипов, 2014). Принадлежность видов к экологическим группам дана по работам В. П. Белика (2000) с отдельными поправками для некоторых видов, учитывающими особенности их экологии в Крыму.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Южный Крым как регион временного обитания мигрирующих птиц

По своему ландшафтно-биотопическому облику, южная часть Крыма отличается от северной отсутствием таких высокопродуктивных кормовых стаций, как обширные мелководья, аккумулятивные острова и косы, а также слабым развитием тростниковых биотопов.

Регулярно используемой мигрирующими птицами стацией является прибрежная морская акватория, в меньшей степени – некоторые элементы рельефа береговой зоны (пляжи с прибойной зоной, скальные островки). Береговая линия на значительном протяжении ориентирована в субширотном направлении. Берега абразионного типа: наиболее мелководные участки морской акватории приурочены к бухтам, где 10-метровая изобата проходит на удалении до 1 км от берега (в бухте Коктебельская).

Пресноводные биотопы представлены водоемами антропогенного происхождения (поливные пруды, водохранилища): наиболее крупные – Изобильненское у Алушты, Бугаз у Судака, «Хрущевский Фонтан» у Коктебеля. Единственный крупный естественный водоем – мелководное озеро Бараколь на востоке региона.

Естественный растительный покров образуют редколесья и леса из дуба пушистого, грабинника, местами – можжевельника высокого. Широко представлены искусственные древесно-кустарниковые насаждения – парки, сады, виноградники. В восточной части региона значительные площади занимают степи.

Климатические особенности весеннего сезона следующие (Павлова, 1964; Климат и опасные..., 1982; Боков и др., 1989; Клюкин, Костенко, 1997). Характерен широкий диапазон температур (в апреле – от –5 до +27 °С). В марте иногда бывают метели, сильные ветры и снегопады, но к концу этого месяца морозы обычно прекращаются. В апреле и мае возрастает облачность, часты туманы, надвигающиеся с моря. Преобладают южные ветра.

Таксономический и экологический состав весенних мигрантов

Весеннемиграционный орнитокомплекс южного Крыма включает не менее 193 видов птиц из 18 отрядов (табл. 1). Основу этого списка составляют виды, отвечающие принятым здесь критериям принадлежности к весеннемигрирующим. Еще 6 видов, не отмеченных нами согласно этим критериям, включены в список на основании литературных и коллекционных данных: это черный аист – *Ciconia nigra* (Костин С., 2004), степной лунь – *Circus macrourus* (Пекло, 1997), хохлатая чернеть – *Aythya fuligula*, канюк – *Buteo buteo* и погоньш-крошка – *Porzana pusilla* (Костин Ю., 1983), серый сорокопуд – *Lanius excubitor* (Цвельх, Аппак, 2012).

Видовой состав и некоторые основные характеристики весеннемигрирующих птиц на юге Крыма

Вид	Экогруппа	Сроки пролета: месяц (декада)	Оценка численности	1	2	3	4
				<i>Circus macrourus</i>	К	4(1–2)	+
				<i>Circus pygargus</i>	К	4(3)–5(2)	+
				<i>Buteo buteo</i>	Д	3–4	+
				<i>Buteo lagopus</i>	К	2?–4(2)	+
1	2	3	4	<i>Anthropoides virgo</i>	К	3(3)–5(2)	+
<i>Coturnix coturnix</i>	К	3(2)–5	++	<i>Grus grus</i>	Л	2(2)–4(3)	+++
<i>Cygnus cygnus</i>	Л	3–4(3)	+	<i>Rallus aquaticus</i>	Л	2(3)–5(1)	+++?
<i>Anser albifrons</i>	Л	3(1?)–4(1)	++	<i>Crex crex</i>	К	3(3)–5(3)	++
<i>Anser anser</i>	Л	3(1–3)	+	<i>Porzana parva</i>	Л	4(1)–5(1)	++
<i>Tadorna ferruginea</i>	Л	3(1)–4(2)	+	<i>Porzana pusilla</i>	Л	4(2)	+?
<i>Tadorna tadorna</i>	Л	2(3)–4(2)	++	<i>Porzana porzana</i>	Л	4(3)	+++?
<i>Anas penelope</i>	Л	2?–5(1)	++	<i>Gallinula chloropus</i>	Л	3(2)–5(2)	++
<i>Anas strepera</i>	Л	3(1–3)	+	<i>Fulica atra</i>	Л	3(1)–5(2?)	++
<i>Anas crecca</i>	Л	2(3)–5(2)	++	<i>Otis tarda</i>	К	3(1–3)	+
<i>Anas platyrhynchos</i>	Л	2(3?)–4(?)	+++	<i>Burhinus oedicephalus</i>	К	3(3)–5(3)	++
<i>Anas acuta</i>	Л	3(1)–5(1)	++	<i>Haematopus ostralegus</i>	Л	3(2)–5(1)	++
<i>Anas querquedula</i>	Л	2(3)–5(?)	+++	<i>Himantopus himantopus</i>	Л	3(3)–5(3)	++
<i>Anas clypeata</i>	Л	3(1)–5(3)	++	<i>Recurvirostra avosetta</i>	Л	3(3)–6(1)	++
<i>Netta rufina</i>	Л	2(3)–3(3)	++	<i>Vanellus vanellus</i>	Л	2(3)–5(2?)	++
<i>Aythya ferina</i>	Л	2(3)–4(1?)	+++	<i>Vanellus leucurus</i>	Л	4(3)	+
<i>Aythya nyroca</i>	Л	2(3)–4?	+	<i>Pluvialis apricaria</i>	Л	2(3)	+
<i>Aythya fuligula</i>	Л	3(1?)–5(1?)	++	<i>Pluvialis squatarola</i>	Л	2(2)–5(1)	+
<i>Mergus serrator</i>	Л	3–5(1)	++	<i>Charadrius hiaticula</i>	Л	5(1–3)	+
<i>Mergus merganser</i>	Л	2(3)–4(2)	+	<i>Charadrius dubius</i>	Л	3(2)–5(1)	+++?
<i>Gavia stellata</i>	Л	4(1)–5(2)	+	<i>Charadrius alexandrinus</i>	Л	3(2)–5(2)	+
<i>Gavia arctica</i>	Л	2(3)–5(1?)	+++	<i>Eudromias morinellus</i>	К	4(2–3)	+
<i>Phalacrocorax pygmeus</i>	Л	3(2)–4(3)	+	<i>Scolopax rusticola</i>	Д	3?–4(3)	+++?
<i>Phalacrocorax carbo</i>	Л	2(2)–4(3?)	+++	<i>Lymnocyptes minimus</i>	Л	3(3)	+
<i>Botaurus stellaris</i>	Л	3(1)–4(3)	+	<i>Gallinago gallinago</i>	Л	2(3)–5(2)	++
<i>Ixobrychus minutus</i>	Л	3(3)–5(3)	++	<i>Gallinago media</i>	Л	5(2)	+
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Л	3(1)–5(3)	++	<i>Limosa limosa</i>	Л	3(3)–5(1)	++
<i>Ardeola ralloides</i>	Л	4(2)–6(1)	++	<i>Numenius phaeopus</i>	Л	4(3)	+
<i>Egretta garzetta</i>	Л	3(3)–6(1)	+++	<i>Numenius arquata</i>	Л	3(3)	+
<i>Casmerodius albus</i>	Л	2–5(3)	++	<i>Tringa erythropus</i>	Л	5(1)	+
<i>Ardea cinerea</i>	Л	2(3)–5(3?)	+++	<i>Tringa totanus</i>	Л	3(2)–5(1)	++
<i>Ardea purpurea</i>	Л	3(2)–6(1?)	++	<i>Tringa stagnatilis</i>	Л	4(2–3)	+
<i>Ciconia nigra</i>	Д	3(3)–5(1)	+	<i>Tringa nebularia</i>	Л	4(1)–6(1)	++
<i>Ciconia ciconia</i>	Д	4(1)–5(1)	+	<i>Tringa ochropus</i>	Л	3(1)–5?	++
<i>Plegadis falcinellus</i>	Л	3(2)–5(3)	++	<i>Tringa glareola</i>	Л	3(3)–5(3)	+++
<i>Platalea leucorodia</i>	Л	4(3)–5(2)	+	<i>Actitis hypoleucos</i>	Л	3(3)–6(1?)	+++
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	Л	3–4(2)	+	<i>Arenaria interpres</i>	Л	4(2)–5(3)	++
<i>Podiceps grisegena</i>	Л	2(3)–5(2)	++	<i>Calidris minuta</i>	Л	4(3)–6(1)	++
<i>Podiceps cristatus</i>	Л	2(2)–5(1?)	+++	<i>Calidris temminckii</i>	Л	5(1)	+
<i>Podiceps nigricollis</i>	Л	3–5(2)	++	<i>Calidris ferruginea</i>	Л	4(3)–5(3)	++
<i>Podiceps auritus</i>	Л	3(2)–5(1)	+	<i>Calidris alpina</i>	Л	2(3)–5(2)	++
<i>Falco tinnunculus</i>	С	3–4(3)	++	<i>Philomachus pugnax</i>	Л	2(3)–6(1)	+++
<i>Falco vespertinus</i>	Д	4(2)–5(3)	++	<i>Limicola falcinellus</i>	Л	5(1)	+
<i>Falco columbarius</i>	Д	3(2)–4(1)	+	<i>Glareola pratincola</i>	Л	5(3)	+
<i>Falco subbuteo</i>	Д	4(1)–6(1)	++	<i>Larus canus</i>	Л	2–4(3)	+++
<i>Pandion haliaetus</i>	Л	4(1–3)	+	<i>Larus fuscus</i>	Л	3(1)–5(3?)	++
<i>Pernis apivorus</i>	Д	4(2)?–5(3)	+++?	<i>Larus ichthyaetus</i>	Л	2(3)–3(1)	+
<i>Milvus migrans</i>	Д	4(2)–5(3?)	+	<i>Larus melanocephalus</i>	Л	2(3)–5(2)	+++
<i>Circus aeruginosus</i>	Л	3(1?)–5	++	<i>Larus ridibundus</i>	Л	2–5(2?)	+++
<i>Circus cyaneus</i>	К	3(1)–4(2)	++	<i>Larus genei</i>	Л	2(3)–5(1)	+++

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	1	2	3	4
<i>Larus minutus</i>	Л	3(1?)–5(2)	++	<i>Ficedula semitorquata</i>	Д	4(1)	+
<i>Gelochelidon nilotica</i>	Л	4(1)–5(3)	++	<i>Ficedula parva</i>	Д	4(3)–5(3)	+++
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	Л	3(1)–5(3)	+++	<i>Locustella luscinioides</i>	Л	4(1)–6(1)	++
<i>Sterna hirundo</i>	Л	4(2)–6(1)	++	<i>Locustella fluviatilis</i>	Л	5(1–3)	++
<i>Sterna albifrons</i>	Л	5(1)–6(1)	+	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Л	4(2)–5(1)	++
<i>Chlidonias hybrida</i>	Л	5(1–2)	+	<i>Acrocephalus palustris</i>	Л	5(2)	++?
<i>Chlidonias leucopterus</i>	Л	4(3)–5(2)	++	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Л	4(3)–6(3?)	+++
<i>Chlidonias niger</i>	Л	4(2)	+	<i>Hippolais icterina</i>	Д	4(3)–5(3)	+
<i>Columba oenas</i>	Д	3(3)–4(3)	+	<i>Phylloscopus trochilus</i>	Д	4(1)–6(2)	+++
<i>Columba palumbus</i>	Д	3(1)–4(2)	+++	<i>Phylloscopus collybita</i>	Д	3(1)–5(3)	+++
<i>Streptopelia turtur</i>	Д	4(2)–5(2)	++	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	Д	4(1)–5(2)	++
<i>Streptopelia decaocto</i>	Д	3(2)–5(1)	+	<i>Phylloscopus trochiloides</i>	Д	5(3)	+
<i>Cuculus canorus</i>	д/л	4(1)–5(3)	++	<i>Sylvia atricapilla</i>	Д	4(1)–5(3?)	+
<i>Asio otus</i>	Д	3(2)–4(1?)	+	<i>Sylvia borin</i>	Д	4(3)–5(3)	++?
<i>Asio flammeus</i>	К	3(2)	+	<i>Sylvia communis</i>	Д	4(2)–5(3)	++
<i>Caprimulgus europaeus</i>	Д	4(2)–6(1)	++	<i>Sylvia curruca</i>	Д	4(2)–5(3)	+
<i>Apus melba</i>	С	3(3)–6(1?)	+++	<i>Remiz pendulinus</i>	Л	3?–4(2?)	+
<i>Apus apus</i>	С	3(3)–6(1)	+++	<i>Lanius collurio</i>	Д	4(2)–5(2)	++?
<i>Coracias garrulus</i>	С	4(3)–6(1)	++	<i>Lanius minor</i>	Д	4(3)–6(1)	+++
<i>Alcedo atthis</i>	Л	3(3)–6(1)	++	<i>Lanius excubitor</i>	Д	4(3)–6(1)	+
<i>Merops apiaster</i>	С	4(3)–6(2?)	+++	<i>Lanius senator</i>	Д	4(3)–6(1?)	+
<i>Upupa epops</i>	С	3(1)–5(3)	++	<i>Oriolus oriolus</i>	Д	4(2)–6(1)	+++
<i>Jynx torquilla</i>	Д	3(3)–5(2)	++	<i>Corvus monedula</i>	С	2(2)–4(2)	++
<i>Melanocorypha calandra</i>	К	3(1)–4?	+	<i>Corvus frugilegus</i>	Д	2(2)–5(1)	+++
<i>Calandrella brachydactyla</i>	К	4(2)	+	<i>Pastor roseus</i>	С	5(1)–6(1)	++
<i>Alauda arvensis</i>	К	3(1)–4(2)	+++	<i>Sturnus vulgaris</i>	С	2(3)–4	+++
<i>Riparia riparia</i>	С	4(1)–6(1)	+++	<i>Passer hispaniolensis</i>	Д	4(3)	+
<i>Hirundo rustica</i>	С	3(3)–6(1)	+++	<i>Fringilla coelebs coelebs</i>	Д	3(1)–4(2)	+++
<i>Cecropis daurica</i>	С	4(2)–6(1)	+	<i>Spinus spinus</i>	Д	3?–5(1)	++
<i>Delichon urbicum</i>	С	3(3)–6(1)	+++	<i>Carpodacus erythrinus</i>	Д	4(3)–5(2)	+
<i>Anthus campestris</i>	К	4(2–3)	+	<i>Emberiza citrinella</i>	Д	3(1)–4(1)	++
<i>Anthus trivialis</i>	Д	3(3)–5(1)	+++	<i>Emberiza hortulana</i>	Д	4(1–3)	++
<i>Anthus cervinus</i>	К	4(1)–5(1)	+	<i>Granativora melanocephala</i>	К	5(1–2)	+
<i>Motacilla flava</i>	К	3(3)–5(2)	+++	<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	Л	3?–5(1)	++
<i>Motacilla feldegg</i>	К	4(1)–5(3)	+++				
<i>Motacilla werae</i>	Л	3(2)–4(3)	+				
<i>Motacilla cinerea</i>	Л	3?–5(1)	++				
<i>Motacilla alba</i>	Л	2(3)–5(1)	+++				
<i>Turdus pilaris</i>	Д	2(3?)–4(1)	+++				
<i>Turdus iliacus</i>	Д	2(3)–4(1)	+				
<i>Turdus philomelos</i>	Д	3(2)–5(1)	+++				
<i>Turdus viscivorus</i>	Д	3–4(2?)	++				
<i>Phoenicurus ph. phoenicurus</i>	Д	3(2)–5(1)	+++				
<i>Phoenicurus ochruros</i>	С	3(2)–4(3)	+++				
<i>Erithacus r. rubecula</i>	Д	3(2)–4(2)	+++				
<i>Luscinia luscinia</i>	Д	5(1–2)	+				
<i>Luscinia svecica</i>	Л	3(3)–4(3)	++				
<i>Saxicola rubetra</i>	К	3(2)–6(1)	+++				
<i>Saxicola rubicola</i>	К	3(1)–5(2)	+++				
<i>Oenanthe oenanthe</i>	К	3(2)–6(1)	+++				
<i>Oenanthe pleschanka</i>	К	4(1)–5(1?)	++				
<i>Oenanthe melanoleuca</i>	К	4(3)–5(2)	+				
<i>Oenanthe isabellina</i>	К	4(1–3)	+				
<i>Muscicapa striata</i>	Д	4(2)–6(1)	+++				
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Д	4(1)–5(1)	++				
<i>Ficedula albicollis</i>	Д	3(3)–5(2)	+++				

Примечание к таблице. Экогруппа: Л – лимнофилы, Д – дендрофилы, К – кампофилы, С – склерофилы. Сроки пролета: приводятся на основании наиболее ранних и поздних за весь период исследований дат регистраций. Оценка численности: +++ – вид наблюдался ежегодно, многочислен (в скоплениях до сотен, иногда тысяч особей); ++ – не ежегодно, численность умеренная (в скоплениях до нескольких десятков особей), иногда высокая; + – редок, наблюдался в некоторые годы и в незначительном количестве (менее 10 раз за сезон).

С большой вероятностью мигрирующими являются еще некоторые виды, отмеченные в апреле и мае в негнездовых биотопах и известные как весеннепролетные для других регионов Крыма (Костин Ю., 1983), но заметного возрастания численности которых, по сравнению с одноименными зимующими и (или) гнездящимися, не наблюдали. Это перепелятник – *Accipiter nisus*, лесной жаворонок – *Lullula arborea*, луговой конек – *Anthus pratensis*, крапивник – *Troglodytes troglodytes*, лесная завирушка – *Prunella modularis*, ястребиная славка – *Sylvia nisoria*, красноголовый королек – *Regulus ignicapilla*, юрок – *Fringilla montifringilla*, дубонос – *Coccothraustes coccothraustes*. Таким образом, реальный видовой состав весенних мигрантов на юге Крыма может включать более 200 видов.

Согласно приведенному списку (табл. 1), среди рассматриваемой группы видов доминируют воробьеобразные – Passeriformes (не менее 67 видов, или 34,7 % видового состава) и ржанкообразные – Charadriiformes (48 видов, 24,9 %). Далее со значительным отрывом следуют гусеобразные – Anseriformes (18 видов, 9,3 %), соколообразные – Falconiformes (13 видов, 6,7 %), аистообразные – Ciconiiformes (12 видов, 6,2 %), журавлеобразные – Gruiformes (10 видов, 5,2 %); на долю остальных отрядов приходится по 1–5 видов (0,5–2,6 %).

Степень ландшафтно-биотопической дифференциации региона является достаточной для временного пребывания здесь мигрирующих птиц из четырех экологических групп (табл. 1). Лидирующее положение (103 вида, или 53,4 %) принадлежит лимнофилам из отрядов гусеобразных, гагарообразных, пеликанообразных, аистообразных, поганкообразных, большинства журавлеобразных и ржанкообразных, некоторых соколообразных, ракшеобразных и воробьеобразных. Значительно меньшую долю занимают дендрофилы (51 вид, 26,4 %), кампофилы (25 видов, 13,0 %) и склерофилы (14 видов, 7,3 %).

Биотопическое распределение весенних мигрантов

По признаку биотопического предпочтения выделяются две основные группы мигрантов: связанные с водными и сухоходными биотопами.

Представление о численности некоторых обычных и регулярно мигрирующих видов, отмеченных в береговой зоне моря и на внутренних водоемах, дают результаты учетов на ключевых участках, дополненные нерегулярными локальными наблюдениями в других районах (табл. 2).

Лимнофильный весеннемиграционный комплекс морской акватории и прилегающей береговой зоны включает около 85 видов, более или менее регулярно в его составе присутствуют около 50. Количественную основу составляют чернозобая гагара – *Gavia arctica*, чомга – *Podiceps cristatus*, большой баклан – *Phalacrocorax carbo*, пестроногая крачка – *Thalasseus sandvicensis* – ихтиофаги, для которых данный кормовой биотоп является предпочитаемым или единственным на юге Крыма. Крупные кратковременные концентрации у морских берегов, особенно при ухудшении погодных условий, образуют чайки (сизая – *Larus canus*, черноголовая – *Larus melanocephalus* и озерная – *Larus ridibundus*) и некоторые утки (кряква – *Anas platyrhynchos*, чирок-трескунок – *Anas querquedula*) (табл. 2).

Для видов тростникового комплекса, а также добывающих корм на мелководьях и отмелях (большинство уток и пастушковых, цаплевые, кулики, некоторые воробьеобразные), отмечаются лишь непродолжительные остановки в береговой и прибрежной зонах одиночек и небольших мигрирующих групп; редко, при резком ухудшении погодных условий, формируются значительные скопления лысухи – *Fulica atra*. Регулярные и наиболее крупные миграционные концентрации этих видов (более 100, иногда до тысячи особей) существуют только на внутренних водоемах. Разнообразный и многочисленный миграционный комплекс складывается на озере Бараколь (не менее 60 видов), основу которого составляют 12: пеганка – *Tadorna tadorna*, кряква, чирок-трескунок, широконоска – *Anas clypeata*, красноголовый нырок – *Aythya ferina*, серая цапля – *Ardea cinerea*, лысуха, ходулочник – *Himantopus himantopus*, фифи – *Tringa glareola*, кулик-воробей – *Calidris minuta*, турухтан –

Таблица 2

Численность обычных и регулярно мигрирующих видов в береговой зоне и на внутренних водоемах по данным учетов на ключевых участках и в некоторых других районах южного Крыма

Вид	Численность на ключевых участках (max)						Данные нерегулярных учетов в других районах		
	1 М	2 М	3 М	4 Б	5 В	6 В	Место наблюдения	N птиц	Биотоп
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Anser albifrons</i>	1	–	–	–	39	–	Коктебель	70	о
<i>Anser anser</i>	1	–	–	–	21	–	Коктебель	1	в
<i>Tadorna tadorna</i>	2	–	–	–	~200	6	Севастополь Орджоникидзе	36 5	м м
<i>Anas penelope</i>	7	–	1	2	20	3	Ялта	2	м
<i>Anas crecca</i>	25	4	–	–	30	5	Ялта Коктебель	1 45	м м
<i>Anas platyrhynchos</i>	235	10	48	–	240	6	Коктебель Коктебель	80 50	в м
<i>Anas acuta</i>	4	–	–	1	115	7	Ялта	2	в
<i>Anas querquedula</i>	90	~300	16	1	~500 (1200)	40 (800)	Ялта Морское Коктебель	40 40 50	м м в
<i>Anas clypeata</i>	2	–	–	2	270	40	Коктебель	50	в
<i>Netta rufina</i>	59	–	–	–	10	–	Балаклава Коктебель	2 198	м м
<i>Aythya ferina</i>	20	–	11	–	~200	6	Ялта Судак Коктебель	4 60 95	б б в
<i>Mergus serrator</i>	13	–	6	–	–	–	Судак Бухта Лисья Коктебель	2 13 6	в м м
<i>Gavia arctica</i>	200 (430)	200	30	2	–	–	Партенит Судак	~200 2	м в
<i>Phalacrocorax carbo</i>	~350 (2000)	–	~200	1	–	14	Севастополь Судак Коктебель	>1000 22 29	м в в
<i>Nycticorax nycticorax</i>	5	5	11	2	–	7	Мыс Айя Коктебель	1 4	б в
<i>Ardeola ralloides</i>	12	1	15	–	5	5	Судак Бухта Лисья Коктебель	6 13 10	б б в
<i>Egretta garzetta</i>	10	41	5	2	27	10	Партенит Коктебель	2 13	б в
<i>Casmerodius albus</i>	8	2	–	–	16	2	Коктебель	3	в
<i>Ardea cinerea</i>	9	8	1	1	7	17 (156)	Севастополь Коктебель	11 42	б в
<i>Ardea purpurea</i>	3	18	–	–	3	12	Судак Коктебель	16 16	в в
<i>Podiceps grisegena</i>	21	5	5	–	8	2	Мыс Айя Судак Орджоникидзе	2 6 2	м м м
<i>Podiceps cristatus</i>	~600 (2000)	8 (920)	285 (640)	105	–	1	Севастополь Ялта Орджоникидзе	470 750 ~1000	м м м

Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Podiceps nigricollis</i>	20	25	10	19	30	3	Севастополь Коктебель	7 44	М М
<i>Grus grus</i>	12	–	–	–	18 (200)	–	Бухта Лисья Коктебель	1 30	о о
<i>Fulica atra</i>	100 (3000)	–	1	–	570	102	Партенит Коктебель Орджоникидзе	3 400 20	М В М
<i>Himantopus himantopus</i>	10	16	3	25	120	25	Алушта Коктебель	20 27	б б
<i>Tringa ochropus</i>	3	–	1	1	2	3	Севастополь Ялта Приветное	18 5 6	В В В
<i>Tringa glareola</i>	7	–	–	–	140	23	Судак Коктебель	11 17	В В
<i>Actitis hypoleucos</i>	19	13	20	2	7	8	Судак Орджоникидзе	8 4	В М
<i>Calidris minuta</i>	–	1	–	–	~50 (200)	10	Севастополь Приветное	2 1	В б
<i>Philomachus pugnax</i>	3	3	–	1	~200	12	Севастополь Ялта	7 2	В б
<i>Larus canus</i>	120	15	–	9	–	–	Балаклава Ялта	1 15	б М
<i>Larus fuscus</i>	6	–	15	1	2	–	Севастополь Ялта	Об Мн	М,б М
<i>Larus melanocephalus</i>	44 (200)	400	5	10	–	2	Севастополь Феодосия	Мн 20	М,б М
<i>Larus ridibundus</i>	~300 (800)	610	~300	460	50	~200	Коктебель Феодосия	20 100	М М
<i>Larus genei</i>	54	35	–	4	–	52	Ялта	9	М
<i>Larus minutus</i>	5	6	–	–	30	–	Ялта Коктебель	1 1	М М
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	190	100	10	5	–	–	Мыс Айя Коктебель	17 60	М М
<i>Chlidonias leucopterus</i>	1	~80	–	1	40	22	Ялта	3	М
<i>Alcedo atthis</i>	2	–	1	4	–	1	Морское Коктебель Орджоникидзе	2 1 1	б В б
<i>Motacilla flava</i>	20	–	1	1	25	85	Севастополь Коктебель	Мн 12	о о
<i>Motacilla feldegg</i>	15	2	–	1	5	4	Ялта Коктебель	8 20	В В
<i>Motacilla alba</i>	25	Об	2	7	17	10	Партенит Бухта Лисья	4 20	б б
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	–	–	–	–	Об	Об	Приветное Коктебель	1 Об	В В
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	3	–	–	–	Об	Об	Коктебель Орджоникидзе	Об 1	В В

Примечание к таблице. Ключевые участки – нумерация как в тексте и на рис. 1: М – открытая морская акватория, Б – закрытая бухта, В – внутренний водоем. Численность: приводится максимальное значение (для некоторых видов дополнительно в скобках – при кратковременном резком возрастании в отдельные дни); Об, Мн – обычный, многочисленный. Биотоп: м – морская акватория, б – морской берег, в – водоемы и водотоки, о – открытые прибрежные биотопы.

Philomachus pugnax, озерная чайка. Здесь же обычны виды тростниковых сообществ – дроздовидная камышевка – *Acrocephalus arundinaceus*, камышовая овсянка – *Schoeniclus schoeniclus*, возможно соловьиный сверчок – *Locustella luscinioides*. На прилегающих к берегам водоемов открытых участках суши регистрировали кратковременные скопления гусей белолобого – *Anser albifrons* и серого – *Anser anser*, а также серого журавля – *Grus grus* (табл. 2).

Регулярный характер имеет присутствие в околородных биотопах некоторых видов из других экогрупп, главным образом кампофильной и склерофильной. Так, на морском берегу отмечали перепела – *Coturnix coturnix* (до 3 ос./км), авдотку – *Burhinus oedipnemus*, козодоя – *Caprimulgus europaeus* (до 2 ос./км), удода – *Upupa epops* (до 2–3 ос./км, локально до 16 особей), трясогузок желтую – *Motacilla flava* и черноголовую – *Motacilla feldegg* (табл. 2), каменку – *Oenanthe oenanthe* (локально до 9 особей).

Топическая и трофическая связь с суходольными местообитаниями установлена для 97 видов из разных экогрупп, в том числе некоторых лимнофилов (волчок – *Ixobrychus minutus*, кваква – *Nycticorax nycticorax*, цапли серая и рыжая – *Ardea purpurea*, варакушка – *Luscinia svecica*, сверчки, камышевки, камышовая овсянка). Результаты маршрутных учетов некоторых обычных и регулярно встречающихся видов приводятся в таблице 3.

Таблица 3

Результаты маршрутных учетов некоторых обычных видов суходольных биотопов

Вид	Н, ос./км	В скоплениях
<i>Columba palumbus</i>	9	~4000
<i>Upupa epops</i>	2	30
<i>Alauda arvensis</i>	29	~600
<i>Motacilla alba</i>	6	25
<i>Lanius minor</i>	10	14
<i>Sturnus vulgaris</i>	~30	~1000
<i>Corvus frugilegus</i>	40	~1600
<i>Phylloscopus trochilus</i>	20*	–
<i>Phylloscopus collybita</i>	7*	–
<i>Saxicola rubetra</i>	3	18
<i>Oenanthe oenanthe</i>	20	30
<i>Muscicapa striata</i>	3	6
<i>Turdus pilaris</i>	59	~100
<i>Fringilla coelebs</i>	19	50

Примечание к таблице. * – учет по поющим самцам.

Доминирующее положение занимает здесь дендрофильная экогруппа (49 видов, 50,5 %), что обусловлено широким распространением в регионе и разнообразием типов древесно-кустарниковых сообществ. Количественную основу образуют вяхирь – *Columba palumbus*, лесной конек – *Anthus trivialis*, рябинник – *Turdus pilaris*, певчий дрозд – *Turdus philomelos*, горихвостка-лысушка – *Phoenicurus phoenicurus*, зарянка – *Erithacus rubecula*, мухоловки серая – *Muscicapa striata* и белошейка – *Ficedula albicollis*, пеночки весничка – *Phylloscopus trochilus* и теньковка – *Phylloscopus collybita*, чернолобый сорокопуд – *Lanius minor*, иволга – *Oriolus oriolus*, скворец – *Sturnus vulgaris*, зяблик – *Fringilla coelebs*.

Представители относительно небольших экогрупп кампофилов и склерофилов составляют значительную часть миграционного комплекса открытых местообитаний: его основу образуют перепел, полевой лунь – *Circus cyaneus*, угод, полевой жаворонок – *Alauda arvensis*, трясогузки желтая и черноголовая, горихвостка-чернушка – *Phoenicurus ochruros*, чеканы луговой – *Saxicola rubetra* и западный черноголовый – *Saxicola rubicola*, каменка, грач – *Corvus frugilegus*.

Внутрисезонная динамика весенней миграции

Общая продолжительность весеннемиграционного периода составляет около 4 месяцев – приблизительно с середины (возможно с 1 декады) февраля до начала, иногда до третьей декады июня.

В таблице 4 конкретизированы основные временные параметры весеннего пролета некоторых регулярно мигрирующих видов, для которых была возможной точная фиксация его сроков (появление при отсутствии на зимовке, или хорошо заметное начало подъема численности в конце зимы и весной).

Таблица 4

Даты начала и продолжительность весеннего пролета некоторых обычных и регулярно мигрирующих птиц

Вид	N наблюдений	Даты начала пролета		Продолжительность (max), сут.
		Средняя	Lim	
1	2	3	4	5
<i>Coturnix coturnix</i>	14	06.04±3,5	11.03–26.04	78
<i>Anas querquedula</i>	27	16.03±1,5	28.02–29.03	~80
<i>Nycticorax nycticorax</i>	25	31.03±1,7	03.03–09.04	86
<i>Ardeola ralloides</i>	23	26.04±1,3	13.04–04.05	37
<i>Egretta garzetta</i>	16	12.04±1,6	30.03–20.04	52
<i>Ardea cinerea</i>	25	14.03±1,9	23.02–31.03	78
<i>Ardea purpurea</i>	20	04.04±1,8	20.03–15.04	49
<i>Falco subbuteo</i>	15	30.04±3,3	05.04–15.05	~48
<i>Grus grus</i>	39	09.03±1,4	20.02–28.03	60
<i>Actitis hypoleucos</i>	27	11.04±1,9	10.03–20.04	54
<i>Larus fuscus</i>	16	31.03±2,5	09.03–12.04	71
<i>Larus melanocephalus</i>	32	14.03±2,0	21.02–01.04	70
<i>Larus genei</i>	26	16.03±1,7	25.02–01.04	54
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	24	30.03±3,2	24.02–20.04	67
<i>Sterna hirundo</i>	13	01.05±2,7	16.04–14.05	47
<i>Streptopelia turtur</i>	32	25.04±1,0	14.04–07.05	27
<i>Cuculus canorus</i>	33	19.04±1,5	02.04–05.05	~38
<i>Caprimulgus europaeus</i>	11	23.04±2,2	11.04–05.05	56
<i>Apus apus</i>	25	15.04±1,2	01.04–24.04	70
<i>Apus melba</i>	36	10.04±1,0	28.03–20.04	57
<i>Alcedo atthis</i>	32	11.04±1,1	28.03–20.04	62
<i>Merops apiaster</i>	44	06.05±1,0	21.04–21.05	50
<i>Upupa epops</i>	43	25.03±1,1	10.03–07.04	63
<i>Jynx torquilla</i>	24	12.04±1,0	31.03–20.04	37
<i>Riparia riparia</i>	18	27.04±2,6	07.04–12.05	48
<i>Hirundo rustica</i>	34	07.04±1,0	25.03–19.04	54
<i>Delichon urbicum</i>	29	07.04±1,6	25.03–28.04	50
<i>Anthus trivialis</i>	17	06.04±1,8	19.03–17.04	~21
<i>Motacilla flava</i>	22	14.04±2,1	30.03–28.04	48
<i>Motacilla feldegg</i>	15	08.04±2,1	24.03–22.04	43
<i>Motacilla alba</i>	39	10.03±1,1	27.02–20.03	63
<i>Turdus philomelos</i>	20	20.03±1,8	03.03–30.03	60
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	20	30.03±1,2	18.03–05.04	≥35
<i>Phoenicurus ochruros</i>	26	17.03±1,5	03.03–05.04	40
<i>Luscinia svecica</i>	12	03.04±1,9	24.03–12.04	29
<i>Saxicola rubetra</i>	20	17.04±2,6	19.03–28.04	32
<i>Saxicola rubicola</i>	25	17.03±1,8	04.03–29.03	22
<i>Oenanthe oenanthe</i>	34	31.03±1,0	20.03–17.04	61
<i>Muscicapa striata</i>	21	01.05±1,2	18.04–10.05	42

Таблица 4 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Ficedula hypoleuca</i>	15	16.04±1,7	04.04–26.04	28
<i>Ficedula albicollis</i>	30	16.04±1,7	31.03–03.05	30
<i>Ficedula parva</i>	24	02.05±1,0	22.04–09.05	20
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	19	02.05±1,0	26.04–09.05	45
<i>Phylloscopus trochilus</i>	45	15.04±1,0	03.04–28.04	70
<i>Phylloscopus collybita</i>	43	24.03±1,2	06.03–09.04	58
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	18	14.04±2,0	01.04–28.04	32
<i>Lanius minor</i>	36	03.05±0,7	22.04–10.05	35
<i>Oriolus oriolus</i>	42	05.05±1,1	17.04–18.05	42
<i>Corvus frugilegus</i>	35	01.03±1,2	17.02–14.03	67
<i>Sturnus roseus</i>	27	21.05±1,3	08.05–31.05	19

Анализ сроков и продолжительности периодов миграции главным образом обычных и регулярно пролетающих видов позволяет дать общую характеристику внутрисезонной последовательности весеннемиграционного процесса.

Вторая половина февраля. Признаки пролета некоторых видов становятся заметными в середине этого месяца, на фоне еще существующих полночленных зимних орнитокомплексов. Во второй декаде активизируются вдольбереговые перемещения лимнофильных птиц, на морской акватории растет численность и формируются миграционные скопления большого баклана и чомги, к концу месяца – чернозобой гагары, чакк черноголовой и озерной, у берегов и на водоемах – красноногого нырка – *Netta rufina*. В некоторые годы во второй половине февраля регистрировали начало пролета чирка-трескунка, чибиса – *Vanellus vanellus* (22.02.1990¹), бекаса – *Gallinago gallinago* (17.02.2006), турухтана (22.02.1978), морского голубка – *Larus genei*, над территорией и береговой зоной – серого журавля и галки – *Corvus monedula* (18.02.2014). В сухоходольных биотопах, вследствие подлета мигрантов, растет численность белой трясогузки – *Motacilla alba*, рябинника и грача. К концу февраля количество мигрирующих видов достигает 35 (рис. 2).

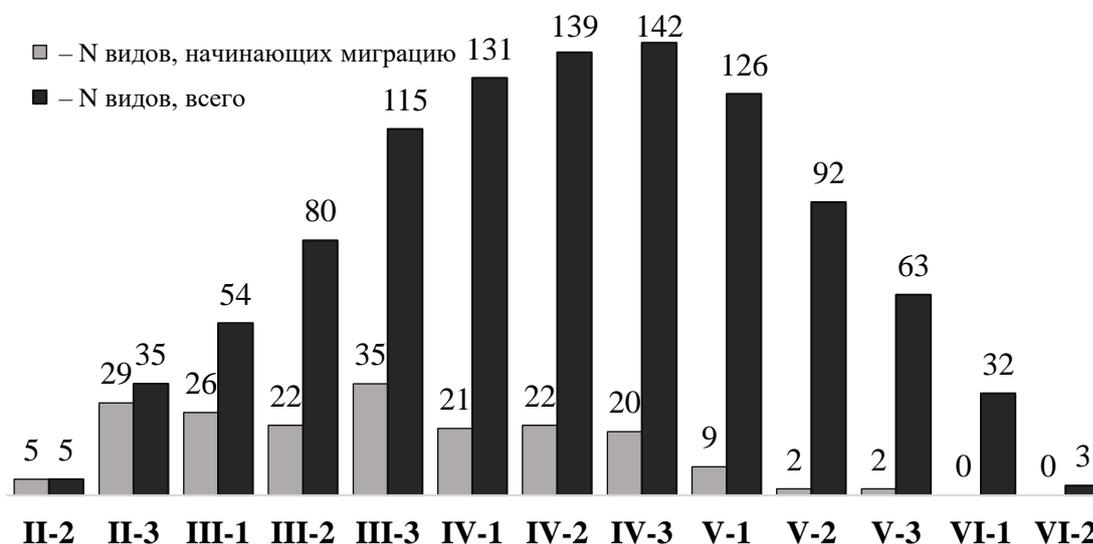


Рис. 2. Подекадное распределение количества видов, начинающих миграцию (по датам первых регистраций) и общего количества мигрирующих видов (римская цифра – месяц, арабская – декада)

¹ В скобках – даты самых ранних регистраций: приводятся для тех видов, которые не указаны в таблице 4.

Март. Начинается интенсивный рост видового разнообразия мигрантов, со второй декады марта количество видов возрастает более, чем вдвое (рис. 2). Всего в этом месяце мигрирует не менее 116 видов.

На водоемах становятся обычными кряква и красноголовый нырок; заметно увеличивается численность пеганки, свиязи – *Anas penelope*, чирка-свистунка – *Anas crecca*, шилохвости – *Anas acuta*, широконоски, цапель большой белой – *Casmerodius albus* и серой. На море обычны чернозобая гагара, черношейная поганка – *Podiceps nigricollis*, вышеуказанные виды чаек; достигает максимума численность большого баклана, чомги, озерной чайки, в отдельные годы при ухудшении погоды наблюдаются значительные скопления лысухи (табл. 2). В начале месяца начинается активная миграция чирка-трескунка, у морских берегов – клуши – *Larus fuscus*, морского голубка и пестроносы крачки; на вторую декаду приходятся самые ранние регистрации рыжей цапли, каравайки – *Plegadis falcinellus* (13.03.2002) и травника – *Tringa totanus* (12.03.2011), на третью – волчка (21.03.1979), малой белой цапли – *Egretta garzetta*, авдотки (23.03.1965) (Костин Ю., 1983), ходулочника, перевозчика – *Actitis hypoleucos*, зимородка – *Alcedo atthis*; за редким исключением, в этой декаде начинается миграция кваквы.

В суходольных биотопах увеличивается, по сравнению с зимней, численность полевого луны, вяхиря, полевого жаворонка, горихвостки-чернушки, зарянки, грача, скворца, зяблика. В первой декаде регулярной становится миграция белой трясогузки, появляются угод, западный черноголовый чекан, в отдельные годы – пеночка-теньковка; во второй декаде – горихвостка-лысушка и луговой чекан, редко – каменка; в третьей – варакушка (24.03.1985), редко – вертишейка – *Jynx torquilla*, желтая трясогузка, мухоловка-белошейка. В некоторые годы в конце месяца появляются стрижи белобрюхий – *Apus melba* и черный – *Apus apus*, ласточки деревенская – *Hirundo rustica* и воронка – *Delichon urbicum*. Над территорией и береговой зоной в первой половине марта идет пролет белолобого гуся, на середину и вторую его половину приходится активный пролет серого журавля.

Апрель. Рост видового разнообразия мигрантов в этом месяце замедляется, а к третьей декаде их количество достигает максимума (рис. 2). Общее число пролетающих в продолжение апреля составляет не менее 190 видов.

К лимнофилам в первой декаде апреля добавляются малый погоньш – *Porzana parva* (10.04.1978), соловьиный сверчок (05.04.2012), во второй декаде – желтая цапля – *Ardeola ralloides* и речная крачка – *Sterna hirundo* (16.04.2005), в третьей – белокрылая крачка – *Chlidonias leucopterus* (25.04.2000), дроздовидная камышевка, иногда кулик-воробей (27.04.2008) и краснозобик – *Calidris ferruginea* (30.04.1978). Обычными становятся малая белая цапля, каравайка, фифи, перевозчик и зимородок, достигает максимума численность пестроносы крачки. Во второй половине апреля падает численность большого баклана, чомги, кряквы, красноголового нырка, заканчивается пролет сизой чайки – *Larus canus* (самая поздняя дата 22.04.1996).

В суходольных биотопах на первую декаду месяца приходятся первые регистрации чеглока – *Falco subbuteo* (05.04.1992), кукушки – *Cuculus canorus*, береговушки – *Riparia riparia*, черноголовой трясогузки (01.04.2001), мухоловки-пеструшки – *Ficedula hypoleuca* (04.04.2011), пеночки-веснички, садовой овсянки – *Emberiza hortulana* (01.04.1992); регулярность приобретает миграция белобрюхого и черного стрижей, ласточек деревенской и воронка, желтой трясогузки и мухоловки-белошейки. Во второй декаде появляются кобчик – *Falco vespertinus* (15.04.1985), горлица – *Streptopelia turtur* (16.04.1995), козодой (11.04.1989), серая мухоловка, серая славка – *Sylvia communis* (18.04.2003), иволга, обычным становится перепел. В третьей декаде начинается пролет сизоворонки – *Coracias garrulus* (25.04.1988), золотистой щурки – *Merops apiaster*, малой мухоловки – *Ficedula parva*, садовой славки – *Sylvia borin* (29.04.2003), чернолобого сорокопута. На вторую и третью декады этого месяца приходятся последние встречи полевого луны (последняя дата – 16.04.1996), горихвостки-чернушки (27.04.2007) и галки (14.04.2000).

Май. С первой декады происходит обеднение видового состава. Общее количество видов составляет в этом месяце не менее 129, а к его концу падает, по сравнению с

позднеапрельским, более чем вдвое (рис. 2). Более 90 видов заканчивают пролет.

В околоводных биотопах только на май приходится редкие наблюдения 6 лимнофильных видов: малой крачки – *Sterna albifrons*, белохвостого песочника – *Calidris temminckii*, луговой тиркушки – *Glareola pratincola* и других. Обычными остаются чирок-трескун, кваква, цапли серая и рыжая, каравайка, турухтан, пестроносая крачка, возрастает численность волчка, цапель желтой и малой белой, ходулочника, фифи, перевозчика, кулика-воробья, краснозобика, крачек речной и белокрылой. В первой декаде месяца регистрировались последние связи (последняя дата – 04.05.1997) и шилохвосты (01.05.1996), в третьей – большая белая цапля (25.05.1994).

В суходольных биотопах исключительно в мае отмечены 7 видов: появляются, в частности, обыкновенный соловей – *Luscinia luscinia* (06.05.1997), речной сверчок – *Locustella fluviatilis* (10.05.1996), розовый скворец – *Pastor roseus*, черноголовая овсянка – *Granativora melanocephala* (04.05.2001). Пика миграционной активности достигают чеглок, кобчик, коростель – *Crex crex*, луговой чекан, серая и малая мухоловки, дроздовидная камышевка, пеночка-весничка, чернолобый сорокопуд, иволга; до середины месяца обычен перепел. Над сушей продолжается массовый пролет стрижей, золотистой шурки и ласточек.

Июнь. Регулярная вдольбереговая миграция лимнофильных птиц заканчивается. В первой половине месяца относительно обычной остается пестроносая крачка, резко снижается численность чернозобой гагары, серой цапли, перевозчика, зимородка. В отдельные годы до третьей декады регистрируются возможно уже летнекочующие кваква, цапли желтая, малая белая и рыжая.

В суходольных местообитаниях до первой декады месяца еще относительно регулярно встречается иволга; заканчивается миграция белобрюхого и черного стрижей, золотистой шурки, ласточек, зафиксированы самые поздние даты встреч сизоворонки (последняя дата – 08.06.1983), серой мухоловки (01.06.2012), соловьиного сверчка (02.06.1999), дроздовидной камышевки (27.06.1991), пеночки-веснички (14.06.1996), чернолобого сорокопуда (10.06.1999).

Направление и интенсивность миграции

Согласно визуальным наблюдениям, значительная часть мигрирующих птиц на юге Крыма пролетает в восточном и северо-восточном направлениях, что соответствует ориентации береговой линии Черного моря в изучаемом регионе. Преимущественно этого направления придерживается большинство лимнофилов (чернозобая гагара, поганки, большой баклан, аистообразные, гусеобразные, кулики и чайки); чаще отклоняются от него виды, трофически не связанные с морскими кормовыми станциями – серый журавль, золотистая шурка, стрижи, ласточки, грач. Соотношения направлений пролета некоторых регулярно мигрирующих видов показаны для восточной части региона, где береговая линия ориентирована в направлении с юго-запада на северо-восток (рис. 3). Таким образом, для значительной части мигрантов береговая зона представляет собой экологический барьер, а для некоторых лимнофилов – также комплекс кормовых биотопов, выполняя функцию экологического коридора.

Периоды интенсивной миграции часто совпадают по времени с похолоданиями и туманом и могут продолжаться до нескольких дней. Длительность таких «волн» достигает 3–4 дней у большого баклана и золотистой шурки, 5–6 дней у ласточек деревенской и воронка, 7 дней у пестроносой крачки. Установлены следующие максимальные значения интенсивности вдольбереговой миграции для некоторых регулярно мигрирующих видов (особей в час): чирка-трескунка – 70, чернозобой гагары – около 100, большого баклана – 238, серого журавля – 453, черноголовой чайки – 110, озерной чайки – 231, сизой чайки – около 800, пестроносой крачки – около 200, полевого жаворонка – 100, грача – 914, ласточек деревенской и воронка – несколько сотен.

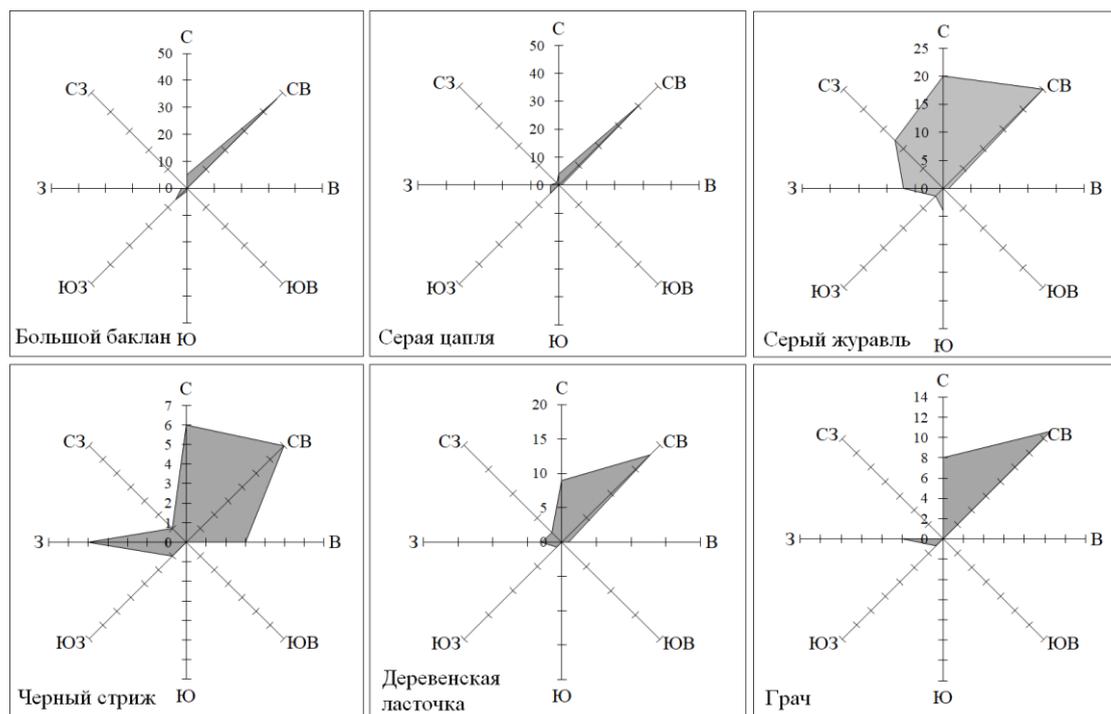


Рис. 3. Соотношение направлений пролета некоторых фоновых мигрирующих видов птиц по наблюдениям в восточной части южного Крыма

Многолетние изменения в составе весеннемиграционных орнитокомплексов

В последние десятилетия 20 века и первые десятилетия 21 века авифауна Крыма претерпела существенные изменения, выразившиеся в появлении новых и росте численности некоторых ранее обитавших здесь видов. Эти тенденции отразились на видовом составе и численности весеннемигрирующих птиц в южных районах полуострова.

Изменения в составе лимнофильного миграционного комплекса. Обводнение Северного Крыма в 60–70-х годах 20 века, как результат ввода в эксплуатацию Северо-Крымского канала, привело к значительному обогащению лимнофильного комплекса Крымского полуострова. Не менее 20 новых для региона видов появилось на гнездовании (Костин Ю., 1983; Бузун, Гринченко, 1991; Гармаш, 1998; Гринченко, 2004, 2009 и др.), для некоторых установлено возрастание численности в миграционные периоды. Эти изменения можно рассматривать, как вероятную причину появления или роста численности некоторых видов на юге Крыма во время весенней миграции (табл. 5).

Изменения в составе миграционного комплекса суходольных биотопов. Расширение границ ареалов некоторых «сухопутных» видов птиц во второй половине 20 века и первых десятилетиях 21 века стало причиной появления на гнездовании в Крыму не менее 15 новых видов (Костин Ю., 1983; Абакумов и др., 1995; Бескаравайный и др., 2001; Кинда и др., 2003; Петрович и др., 2015 и др.). Для некоторых гнездящихся в Крыму, например, черноголовой овсянки (Кинда, Гринченко, 2002), отмечен существенный рост гнездовой численности. В последние десятилетия (приблизительно с начала 1980-х годов) не менее 7 из этих видов стали встречаться, или увеличили свою численность во время весеннего пролета на юге полуострова.

Рыжепоясничная ласточка. До начала 1970-х годов весной на юге Крыма наблюдалась дважды – в 1957 и 1972 годах (Костин Ю., 1983). Остается редкой и в настоящее время, но регистрации весеннепролетных птиц участились, что можно объяснить расширением ареала в Европе и появлением на гнездовании в Крыму в конце 20 века (Дулицкий, 2000; Кинда и др., 2003; Прокопенко и др., 2012). С 2002 до 2021 года во время весеннего пролета в южных районах полуострова встречена нами 6 раз.

Таблица 5

Изменение статуса или численности в Крыму некоторых лимнофильных видов и первые регистрации на весеннем пролете в южных районах

Вид	Изменение статуса или численности	Год (источник информации)	Первые регистрации на весеннем пролете на юге Крыма, год
<i>Netta rufina</i>	Появление на гнездовании	1974 (Костин Ю., 1983)	1982
<i>Aythya ferina</i>	То же	1973–1974 (Костин Ю., 1983)	1978
<i>Phalacrocorax pygmeus</i>	То же	Конец 1970-х гг. (Бузун, Гринченко, 1991)	2006
<i>Botaurus stellaris</i>	То же	1973 (Костин Ю., 1983)	1987
<i>Casmerodius albus</i>	То же	1970 (Костин Ю., 1983)	Регулярно с начала 1980-х гг.
<i>Plegadis falcinellus</i>	То же	1967 (Костин Ю., 1983)	Регулярно с 1982
<i>Platalea leucorodia</i>	То же	1976 (Костин Ю., 1983)	1997
<i>Himantopus himantopus</i>	Рост гнездовой численности	Конец 1970 – начало 1980-х гг. (Сиюхин и др., 1988; Кинда, 1998)	1965 (Костин Ю., 1983); регулярно с середины 1980-х гг.
<i>Vanellochettusia leucura</i>	Появление на гнездовании	1997 (Гармаш, 1998)	1997
<i>Numenius arquata</i>	То же	1987 (Андрющенко и др., 1991)	1991
<i>Tringa stagnatiis</i>	Рост численности на пролете	«С приходом... днепровской воды» (Костин Ю., 1983)	2007
<i>Calidris ferruginea</i>	То же	«С обводнением северного Крыма» (Костин Ю., 19983)	1976
<i>Larus melanocephalus</i>	Появление на гнездовании	1973 (Костин Ю., 1983)	1977
<i>Sterna hirundo</i>	Рост гнездовой численности	Конец 1980 – начало 1990-х гг. (Сиюхин и др., 2000)	1992
<i>Chlidonias hybrida</i>	Появление на гнездовании	1989 (Кинда, Потапов, 1998)	1994
<i>Remiz pendulinus</i>	То же	1992 (Кинда и др., 2003)	Начало 2000-х гг. (?)

Горихвостка-чернушка. Расселение вида на территории европейской части России идет с конца 1960-х годов (Мосолова, Табачишин, 2016), в Крыму отмечается на гнездовании с 2001 года (Бескаравайный и др., 2001). По данным Ю. В. Костина (1983), в 1960–1970-х годах была редкой на пролете в Крыму и наблюдалась только в равнинной его части. С начала 1980-х годов на юге полуострова встречи весеннепролетных птиц участились, а с середины 1990-х годов одиночки и группы до 8–10 особей регистрируются ежегодно.

Западный черноголовый чекан. Во второй половине 20 века встречался на весеннем пролете почти исключительно в равнинной части Крыма и был охарактеризован, как редкий вид (Костин Ю., 1983). В последние десятилетия происходит расширение его ареала на Украине и в России (Банник, 2006), первая достоверная регистрация на гнездовании в Крыму датируется 1989 годом (Абакумов и др., 1995). На юге полуострова с 1981 года преимущественно одиночные птицы стали встречаться на весеннем пролете, а с начала 2000-х годов – регулярно, группами до 5 (в отдельных случаях до 15) особей.

Каменка-плясунья. Впервые на гнездовании в Крыму (Присивашье) обнаружена в 1973 году (Костин Ю., 1983), а в середине 1980-х – начале 2000-х годов стала обычной в ряде районов равнинной и предгорной частей Крыма (Кинда и др., 2003). С 2003 года одиночные особи отмечаются во время весеннего пролета в южных районах полуострова.

Красноголовый сорокопут. Две встречи этого вида в равнинном Крыму были известны в

1950-х годах (Кинда и др., 2003), первая – в 1952 году (Аверин, Вшивков, 1955). С конца 1980-х годов наблюдения весеннепролетных птиц (большинство – в равнинном Крыму) участились, а во второй половине 1990-х годов получены данные, свидетельствующие о гнездовании (Кинда и др., 2003). С 1980 до 2002 года вид регистрировался на юге Крыма в период весенней миграции 8 раз.

Черногрудый воробей. Впервые в Крыму (Керченский полуостров) отмечен в 2013 году, гнездование установлено в 2015 году (Петрович и др., 2015). Первое и пока единственное наблюдение в горной части Крыма (Севастополь) сделано во время весеннего пролета 24.04.2022 (Бескаравайный, Гиригосов, 2023).

Черноголовая овсянка. Начало роста гнездовой численности на Керченском полуострове зафиксировано в первой половине 1970-х годов; в последующие годы стала встречаться в других районах равнинного Крыма (Кинда, Гринченко, 2002) и предгорьях. В восточной части южного Крыма одиночки и группы до 3 особей не ежегодно наблюдаются во время весенней миграции с 1981 года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Весеннепролетные птицы составляют наиболее разнообразную и многочисленную часть авифауны южного Крыма (не менее 75 % видового состава). Высокое разнообразие весенних мигрантов обусловлено расположением региона на одном из основных миграционных путей Евразии и достаточно широким диапазоном присутствующих здесь кормовых биотопов. Основу миграционного компонента авифауны образуют виды лимнофильной и дендрофильной экологических групп.

Продолжительность весеннего миграционного периода составляет около 4 месяцев (середина февраля – начало июня), пик миграционной активности приходится на вторую половину апреля. Преобладающее направление миграции значительного числа видов – восточное и северо-восточное, что соответствует ориентации береговой линии, играющей роль экологического барьера и одновременно экологического коридора. Чаше отклоняются от этого направления виды, трофически не связанные с морскими кормовыми станциями.

Обогащение гнездовой авифауны Крыма и увеличение численности на полуострове некоторых видов во второй половине 20 – начале 21 века стали вероятной причиной появления и (или) роста численности на весеннем пролете в южных районах не менее 16 лимнофильных видов и не менее 7, населяющих суходольные местообитания.

Работа подготовлена по теме госзадания КНС–ПЗ РАН – филиал ФИЦ ИнБЮМ «Изучение биотических и абиотических компонентов наземных экосистем, особенности их структурно-временной организации в различных климатических условиях среды», № 124030100098-0.

Список литературы

Андрющенко Ю. А., Гринченко А. Б., Винтер С. В. О численности журавля-красавки, дрофы, стрепета и большого кроншнепа на Керченском полуострове // Материалы Всесоюзного научно-методического совещания зоологов педвузов. Ч. 2. – Махачкала, 1991. – С. 5–7.

Абакумов В. Г., Бескаравайный М. М., Кинда В. В., Костин С. Ю., Стадниченко И. С., Цвельх А. Н. Современное состояние черноголового чекана (*Saxicola torquata*) в Крыму // Русский орнитологический журнал. – 1995. – Т. 4, вып. 3/4. – С. 143–144.

Аверин Ю. В., Вшивков Ф. Н. Залет красноголового сорокопута (*Lanius senator senator* L.) в Крым // Труды Крымского филиала АН СССР. – 1955. – Т. 9, вып. 3. – С. 155.

Банник М. В. Расширение ареала черноголового чекана на Украине и в соседних регионах: этапы экспансии и ее возможные причины // Орнитология. – 2006. – Вып. 33. – С. 1–22.

Белик В. П. Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГПУ, 2000. – 376 с.

Бескаравайный М. М. Птицы морских берегов Южного Крыма. – Симферополь: Сонат, 2008. – 160 с.

Бескаравайный М. М., Гиригосов В. Е. Птицы Севастополя. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2023. – 180 с.

- Бескаравайный М. М., Костин С. Ю., Аппак Б. А. Пролет серого журавля на юге Крыма // Журавли Украины. – Мелитополь, 1999. – С. 54–57.
- Бескаравайный М. М., Костин С. Ю., Спиваков О. Б., Розенберг О. Г. Новые данные о некоторых редких и малоизученных птицах Крыма // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2001. – Вып. 4. – С. 123–124.
- Боков В. А., Будашкин Ю. И., Костенко Н. С. Климат // Природа Карадага. – Киев: Наукова Думка, 1989. – С. 29–40.
- Бузун В. А., Гринченко А. Б. О гнездящихся птицах Ойсульских плавней, малом баклане, огаре и пеганке в Крыму // Редкие птицы Причерноморья. – Киев – Одесса: Лыбидь, 1991. – С. 182–193.
- Гармаш Б. А. Гнездование белохвостой пигалицы (*Vanellochetusia leucura* L.) в Крыму // Вестник зоологии. – 1998. – № 4. – С. 120.
- Гиригазов В. Е., Бескаравайный М. М. Сезонная динамика гидрофильного орнитокомплекса бухты Круглая (Севастополь) // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 4. – С. 12–21.
- Гринченко А. Б. История и динамика колониальных поселений аистообразных птиц в восточных районах Крыма в связи с антропогенной сукцессией Восточного Сиваша и Присивашья // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2004. – Вып. 7. – С. 61–81.
- Гринченко А. Б. Изменения гнездовой фауны гусеобразных Крыма, связанные с антропогенной сукцессией Сиваша и степной части полуострова // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2009. – Вып. 12. – С. 59–69.
- Дулицкий А. И. Рыжепоясничная ласточка (*Cecropis daurica* L.) в Крыму: Красная книга Крыма 2000 // Природа. – 2000. – № 2. – С. 13.
- Кинда В. В. Современное состояние гнездящихся куликов семейства ржанковых в Крыму и Присивашье // Гнездящиеся кулики восточной Европы – 2000. Том 1. – М., 1998. – С. 115–120.
- Кинда В. В., Гринченко А. Б. Черноголовая овсянка в Крыму: современный ареал, численность и черты биологии // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2002. – Вып. 5. – С. 7–13.
- Кинда В. В., Бескаравайный М. М., Дядичева Е. А., Костин С. Ю., Попенко В. М. Ревизия редких, малоизученных и залетных видов воробьинообразных (Passeriformes) птиц в Крыму // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2003. – Вып. 6. – С. 25–58.
- Кинда В. В., Потапов О. В. Белошекая крачка в Украине: история расселения, численность и размещение // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 1998. – Вып. 1. – С. 37–51.
- Климат и опасные гидрометеорологические явления Крыма / [Ред. К. Т. Логвинова, М. Б. Барабаш]. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 319 с.
- Клюкин А. А., Костенко Н. С. Курортологические ресурсы // Курорт Коктебель. – Киев: Наукова думка, 1997. – С. 69–75.
- Коблик Е. А., Архипов В. Ю. Фауна птиц стран Северной Европы в границах бывшего СССР. Списки видов // Зоологические исследования. 2014. № 14. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 171 с.
- Костин С. Ю. Журавль-красавка на Южном берегу Крыма // Журавли Украины. – Мелитополь, 1999. – С. 95–96.
- Костин С. Ю. Черный аист (*Ciconia nigra*) в Крыму // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2004. – Вып. 7. – С. 208–214.
- Костин Ю. В. Птицы Крыма. – М.: Наука, 1983. – 240 с.
- Мензбир М. А. Миграции птиц с зоогеографической точки зрения. – М.-Л.: Биомедгиз, 1934. – 112 с.
- Мосолова Е. Ю., Табачишин В. Г. Динамика и темпы расселения горихвостки-чернушки (*Phoenicurus ochruros*) в европейской части России // Байкальский зоологический журнал. – 2016. – № 1(18). – С. 33–37.
- Никольский А. М. Позвоночные животные Крыма // Записки императорской Академии наук: Приложение № 4 к 68-му тому. – СПб, 1891/1892. – 484 с.
- Павлова Н. Н. Физическая география Крыма. – Изд-во Ленинградского университета, 1964. – 106 с.
- Пекло А. М. Каталог коллекций зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Вып. 1. Неворобьиные Non-Passeriformes (Пингвинообразные Sphenisciformes – Журавлеобразные Gruiformes). – Киев: Зоомузей ННПМ НАН Украины, 1997. – 156 с.
- Петрович З. О., Гринченко О. Б., Щеголев И. В. Гніздування чорногрудого горобця (*Passer hispaniolensis*) на Кримському півострові // Птахи Азово-Чорноморського регіону. Матеріали 34 наради Азово-Чорноморської орнітологічної робочої групи 16–18 жовтня 2015 р., м. Одеса. – Одеса, 2015. – С. 64–67.
- Прокопенко С. П., Бескаравайный М. М., Кучеренко В. Н. О гнездовании рыжепоясничной ласточки (*Hirundo daurica*) в Крыму // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2012. – Вып. 15. – С. 163–165.
- Сиюхин В. Д., Черничко И. И., Андрющенко Ю. А. и др. Численность и размещение гнездящихся околоводных птиц в водно-болотных угодьях Азово-Черноморского побережья Украины. – Бранта: Мелитополь – Киев, 2000. – 476 с.
- Сиюхин В. Д., Черничко И. И., Ардамацкая Т. Б. и др. Колониальные гидрофильные птицы юга Украины: Ржанкообразные. – Киев: Наукова думка, 1988. – 176 с.
- Цвельх А. Н., Аппак Б. А., 2012. Миграции сорокопудов в Горном Крыму. Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – Вып. 15. – С. 134–139.

Pusanow J. Versuch einer Revision der Taurischen Ornis // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологии. – 1933. – Т. 42, № 1. – С. 3–41.

Beskaravayny M. M. Spring migration of birds in the south of Crimea // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 17–34.

Data on the taxonomic and ecological composition, biotopic distribution, number and duration of stay of spring-migratory birds in the south of Crimea, intra-seasonal dynamics and long-term changes in the migration complex are presented. 193 species of birds from 18 orders were registered: Passeriformes (67 species) and Charadriiformes (48) are in the lead, significant proportions belong to Anseriformes, Ciconiiformes, Falconiformes and Gruiformes (10–18). The presence of species from four ecological groups are established: limnophiles (103), dendrophiles (51), campophiles (25) and sclerophiles (14). The marine and coastal migration complex includes about 85 limnophilic species: *Gavia arctica*, *Podiceps cristatus*, *Phalacrocorax carbo*, *Thalasseus sandvicensis*, some gulls and ducks are numerous. Significant accumulations of Anatidae, Rallidae, Ardeidae, Charadrii and some Passeriformes are noted in inland reservoirs. 97 species are associated with terrestrial habitats, mainly dendrophiles (49 species), a considerable part of the migration complex of open habitats are campophiles and sclerophiles. The duration of the migration period is about 4 months (mid–February – early June), the predominant direction of flight is north–east, according to the orientation of the coastline. The increase in the diversity of avifauna in Crimea during the second half of the 20th and early 21st centuries, as a consequence of increased water availability in the region and the expansion of some species' ranges, resulted in the emergence and/or increase in numbers of at least 23 species of spring migrants in the southern part of the peninsula.

Key words: spring migration, southern Crimea, species composition, biotopes, timing of migration, direction of migration, long-term changes in the ornithocomplex.

Поступила в редакцию 24.03.24

Принята к печати 01.04.24

Микроэлементы в агроценозе плодового сада груши при биологизации

Клименко О. Е.¹, Новицкая А. П.¹, Якушева Н. Н.², Струченко А. В.¹,
Федяхин И. А.¹

¹ Никитский ботанический сад – национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия

² Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма
Симферополь, Республика Крым, Россия
olga.gnbs@mail.ru, ninaklymenko@yandex.ru

Приведены данные полевого двухфакторного эксперимента по изучению содержания и взаимного влияния микроэлементов в почве, сеgetальной растительности, сеяных травах и растениях груши при биологизации агроценоза. Опыт заложен в долине реки Салгир в центральном Крыму (Симферопольский район) на луговых аллювиальных карбонатных почвах в саду груши (*Pyrus communis* L.) сорта Таврическая на подвое айва ВА 29. В опыте изучали влияние фактора задернения: 1) естественное задернение почвы сеgetальной растительностью (ЕЗ) – контроль; 2) смесью трав: *Lolium multiflorum* Lam. + *Medicago sativa* L. (СТ2); 3) смесью трав: *L. multiflorum* + *M. sativa* + *Festuca pratensis* Huds. + *Trifolium pratense* L. + *Bromus inermis* Leys (СТ4) и фактора «микробные препараты» (МП): 1) контроль – без МП; 2) Азотобактерин 07-Агро (АБ) – азотфиксатор, стимулятор роста; 3) Микробиоком-Агро (МБК) – комплексный препарат, обладающий азотфиксирующими, ростостимулирующими, фосфатмобилизующими и биопротекторными свойствами. В почве определяли подвижные (доступные) формы Fe, Mn, Cu, Zn и Co, в травах и листьях груши – валовые формы тех же элементов атомно-абсорбционным методом. Установлено, что концентрация Fe, Mn и Co в почве была ниже регионального фона и по Mn и Co была на уровне низкой обеспеченности для плодовых культур. Содержание Cu и Zn в почве было высоким, но не превышало ПДК и расположилось в следующий ряд: Mn > Zn > Fe > Cu > Co. Биологизация вызвала увеличение подвижности микроэлементов (МЭ). Применение МБК на фоне СТ4 способствовало некоторому относительно большему накоплению Zn по отношению к Mn в почве, что может вызвать недостаток Mn в растении груши. Содержание валовых форм МЭ в травах было в основном оптимальным и высоким, Mn – низким. По содержанию в травах МЭ расположились в ряд Fe > Cu ≥ Zn > Mn > Co. Недостаток Mn в травах связан с дефицитом этого элемента в почве. МП способствовали накоплению МЭ в биомассе сеяных трав (за исключением Mn), что может быть использовано для фиторемедиации загрязненных медью и цинком почв. Содержание Mn в травах снижалось под действием МБК. Концентрация валовых форм МЭ (кроме Mn) в листьях груши была оптимальной и высокой, Mn – низкой. Ряд соотношения элементов был аналогичным, полученному для трав, но Zn в листьях было больше, чем Cu. Применяемые приемы биологизации увеличивали содержание Fe, Zn и Co в листьях и снижали концентрацию Mn до уровня ниже оптимального для груши. Травы конкурировали с плодовым растением в поглощении МЭ, особенно при увеличении их биоразнообразия и в сочетании с МП. При биологизации значительно увеличивалось поглощение грушей Co и снижалось поглощение Mn, что вызывает недостаток последнего в питании груши, как из-за его низкого содержания в почве, так и антагонизма с Fe, Zn, Cu и Co в самом растении. Это проявилось во внешних симптомах недостаточности: слабый хлороз и некроз молодых листьев груши. В целом более оптимальным сочетанием задернения и МП (из изученных) по влиянию на свойства почвы и питание растений груши является применение АБ на фоне смеси трав СТ2. Для улучшения питания груши Mn при низком содержании его подвижных форм в карбонатных почвах и при биологизации следует провести исследование по разработке оптимальных доз марганцевых удобрений, внесенных по листу, для конкретных экологических условий.

Ключевые слова: агроценоз груши (*Pyrus communis*), микроэлементы, биологизация, сеgetальная растительность, смеси сеяных трав, микробные препараты, почва, питание растений.

ВВЕДЕНИЕ

Микроэлементы (МЭ) играют важную роль в жизни растений. Они участвуют в процессах фотосинтеза, дыхания, окислительно-восстановительных реакциях, а также входят в состав ферментов. Многие МЭ обеспечивают устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды. Обеспеченность сельскохозяйственных растений микроэлементами в том или ином агроценозе зависит от их содержания в почве в доступном для растений состоянии

(Вернигорова и др., 2015), индивидуальных особенностей растения по поглощению и концентрации элемента в тканях, а также агротехники выращивания (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Карпухин, Бушуев, 2007; Кондаков и др., 2009). Однако многие МЭ являются и тяжелыми металлами и при определенных концентрациях в почве могут токсично воздействовать на сельскохозяйственные растения (Ильин, Сысо, 2001).

Применяемые приемы биологизации агроценоза плодового сада – введение дерново-перегнойной системы содержания почвы, а также биоудобрений на основе активных штаммов микроорганизмов могут значительно повлиять на содержание и доступность микроэлементов для плодовых культур. Нами ранее показано, что как задернение почвы различными травами, так и удобрение биопрепаратами, а также совместное их применение влияют на состояние, продуктивность и минеральное питание некоторых плодовых и декоративных растений (Клименко и др., 2019, 2020, 2024; Vystavna et al., 2020). Однако различные плодовые растения могут иметь разную потребность в МЭ и по-разному реагировать на введение того или иного приема биологизации (Трунов, Трунова, 2013; Sabir, 2013). Что касается агроценоза груши, то таких исследований нами в литературе не встречено.

Целью работы было изучить влияние приемов биологизации – задернения почвы различными злаково-бобовыми смесями трав и на их фоне применения биоудобрений – микробных препаратов различного спектра действия на содержание МЭ – Fe, Mn, Cu, Zn и Co в почве (подвижные формы), травах, используемых для задернения и листьях груши (валовые формы), их поглощение растениями и взаимное влияние.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2023 году в ходе двухфакторного полевого опыта, заложенного в 2021 году в саду груши, расположенном в долине реки Салгир (с. Маленькое, Симферопольский р-он, Республика Крым). Сорт груши Таврическая на подвое айва ВА 29, схема посадки 3,5×1,5 м, формировка – стройное веретено. Закладка и проведение опыта осуществлялось согласно методике полевого опыта (Доспехов, 1985). Повторность опыта трехкратная. Размещение вариантов рендомизированное. Площадь элементарной делянки – 37 м². Число деревьев на делянке – 5–7.

Факторами опыта были: задернение почвы сада многолетними травами и биоудобрения – микробные препараты (МП). Варианты опыта в факторе «задернение»:

- 1) естественное задернение (ЕЗ) сеgetальной растительностью – контроль (рис. 1а);
- 2) задернение смесью трав: *Lolium multiflorum* Lam. и *Medicago sativa* L. (СТ2) в соотношении 1:1;
- 3) задернение смесью трав: *L. multiflorum* + *M. sativa* + *Festuca pratensis* Huds. + *Trifolium pratense* L. + *Bromus inermis* Leys в соотношении 1:0,8:0,8:1:0,6 соответственно.

Травы высевали ручной сеялкой ListokLIE 09005. Норма посева семян 18–21 кг/га. Для создания дернового покрытия травы скашивали по мере отрастания на 30–40 см 3–4 раза за сезон и оставлением растительных остатков на месте в виде мульчи.

Фактор «МП» включал следующие варианты:

- 1) контроль – без МП;
- 2) биопрепарат Азотобактерин 07-Агро (АБ) – азотфиксатор, стимулятор роста;
- 3) Микробиоком-Агро (МБК) – комплексный препарат, обладающий азотфиксирующими, ростостимулирующими, фосфатмобилизующими и биопротекторными свойствами.

Препараты были предоставлены отделом сельскохозяйственной микробиологии НИИ сельского хозяйства Крыма (<https://ckp-rf.ru/catalog/usu/507484/>). МП вносили ежегодно весной после цветения груши.

Почва опытного участка – аллювиальная луговая карбонатная тяжелосуглинистая на современном глинистом аллювии. Перед закладкой опыта почва имела в метровом слое



Рис. 1. Задернение сада груши (вариант – естественное задернение) (а) и признаки недостатка Mn у груши сорта Таврическая – слабый хлороз и некроз молодых листьев (б) (Крым, Симферопольский район, 2023 г.) (фото О. Е. Клименко)

следующие показатели: рН_{Н₂О} 7,1–8,0, общих карбонатов – 7–12 %, гумуса 3,3–4,4 %, нитратного азота – 20–28 мг/кг, подвижного фосфора – 25–45 мг/кг и обменного калия – 310–406 мг/кг (Плугатарь и др., 2019). В целом почва была достаточно обеспечена элементами питания.

Образцы надземной биомассы трав отбирали перед кошением в апреле в трехкратной повторности методом пробных площадок (Казеев и др., 2016). Листья груши для анализа отбирали со средней части однолетних побегов из середины кроны по периметру дерева в фазу окончания интенсивного роста побегов (начало августа) в трехкратной повторности по 100 листьев. Подготовку образцов к анализу проводили согласно (Методические указания..., 1993).

Отбор образцов почвы для анализа проводили ежегодно в конце июля по 20-ти сантиметровым слоям до глубины 60 см в области ризосферы растений в трехкратной повторности. МЭ: Fe, Mn, Cu, Zn и Co экстрагировали из почвы ацетатно-аммонийным буфером с рН 4,8 при соотношении почва–раствор 1:10 согласно ДСТУ 4770:2007. Для подготовки к определению валовых форм МЭ образцы трав и листьев груши озоляли смесью H₂SO₄ и H₂O₂ (Соловьев, 1973). Определение содержания МЭ в вытяжках из почв и подготовленных растительных образцах проводили атомно-абсорбционным методом на анализаторе Квант-2МТ.

Статистическую обработку результатов выполняли методами дисперсионного и корреляционного анализов (Доспехов, 1985), используя пакет программ Statistica 07. Приведены средние значения (M), значения наименьшей существенной разницы (НСР) и коэффициенты парной корреляции (r) при 95 % доверительном уровне (t≤0,05).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание подвижных форм МЭ, которые непосредственно доступны растениям, в 60-ти см слое почвы под садом было невысоким по Fe, Mn и Co, что было ниже регионального фона и по последним двум элементам соответствовало низкой обеспеченности почвы для культур повышенного выноса МЭ, к которым относятся и плодовые растения (Методические указания..., 1993; Скляр и др., 2021). Это во многом связано с карбонатностью почв и щелочной реакцией почвенного раствора (рис. 2, табл. 1).

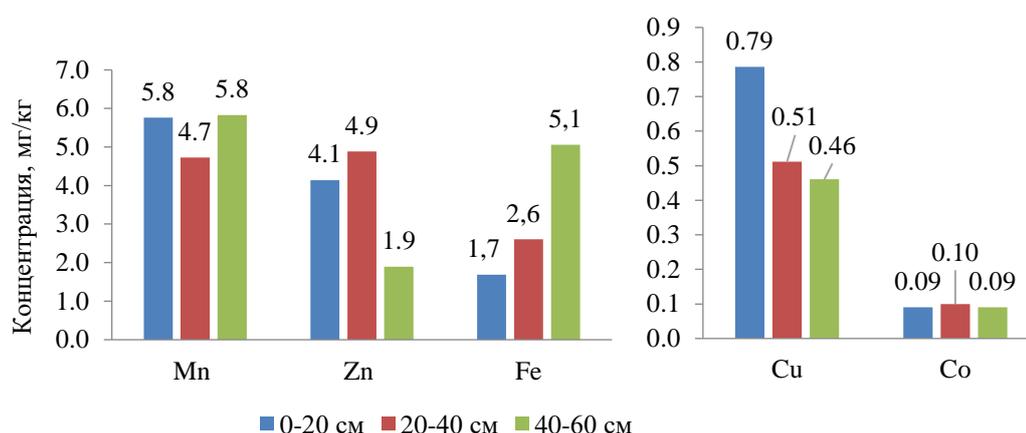


Рис. 2. Распределение подвижных форм микроэлементов в гумусовом горизонте луговой аллювиальной почвы (2023 год, цветом выделены слои разного уровня залегания)

Содержание Cu и Zn в почве было повышенным относительно фонового, особенно в верхнем слое почвы (рис. 2, табл. 1), что соответствовало средней и высокой обеспеченности почвы этими элементами, однако было ниже ПДК (табл. 1).

Таблица 1

Фоновое содержание и уровень обеспеченности почв Крыма МЭ (подвижные формы)
(по Ильин, Сысо, 2001 и Скляр и др., 2021)

Элемент	Фоновое содержание	Уровень обеспеченности для культур повышенного выноса МЭ			ПДК
		низкий	средний	высокий	
Mn	23	<10	10–20	>20	140
Zn	0,45	<2	2–5	>5	23
Cu	0,39	<0,2	0,2–0,5	>0,5	3
Co	0,22	<0,15	0,15–0,30	>0,30	5

Повышенное содержание Cu и Zn в почве может быть обусловлено многолетним использованием почв долины реки Салгир под сады и поступлением этих МЭ с пестицидами и минеральными удобрениями (Иванова, 2002; Лисецкий, Зеленская, 2023). Согласно уровню загрязнения почвы ТМ содержание этих элементов в почве контроля находилось на уровне фонового, установленного в результате длительного мониторинга содержания МЭ в почвах Крыма (Скляр и др., 2021).

В верхнем 60-ти см слое почвы МЭ распределяются не одинаково (рис. 2). Так, содержание Mn и Co не имело значительных колебаний в пределах этого слоя, тогда как Zn незначительно накапливался в слое 20–40 см. На глубине 40–60 см его содержание резко снижалось (в 2,6 раза) по сравнению с поверхностным слоем. Концентрация подвижных форм Cu была максимальной в слое 0–20 см и уменьшалась в слое 20–60 см в 1,5–1,7 раза, что связано с совмещенным механическим, сорбционным, карбонатным и геохимическим

барьером, каковым является почва (Горбов, Безуглова, 2020). Содержание подвижного Fe, наоборот, постепенно возрастало с глубиной, что определяется высоким его содержанием в почвообразующей породе и значительным потреблением этого элемента растительностью из верхних слоев почвы.

Применяемые приемы биологизации агроценоза груши влияли на содержание подвижных форм МЭ в почве. Исследования показывают, что содержание подвижного Fe в верхнем 60-ти см слое почвы было низким, как в контроле, так и по вариантам опыта (табл. 2) и было ниже регионального фона – 7–15 мг/кг (Акчурин, Костенко, 2008).

Таблица 2

Влияние биологизации на содержание микроэлементов в почве (подвижные формы (мг/кг), среднее в слое 0–60 см, сад груши, 2023 г.)

Вариант	Контроль	АБ	МБК	Среднее по фактору «задернение»
Fe				
ЕЗ	3,11	2,31	2,09	2,51
СТ2	2,09	2,88	3,49	2,82
СТ4	2,08	4,40	5,33	3,94*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,50; НСР ₀₅ ч.с. = 0,86	2,43	3,20*	3,64*	
Mn				
ЕЗ	5,44	4,91	5,27	5,21
СТ2	5,80	5,51	6,65	5,99*
СТ4	7,20	6,78	6,48	6,82*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,61; НСР ₀₅ ч.с. = 1,05	6,15	5,73	6,13	
Zn				
ЕЗ	3,64	5,04	4,03	4,23
СТ2	6,23	8,70	8,43	7,78*
СТ4	8,08	11,01	11,64	10,24*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 2,25; НСР ₀₅ ч.с. = 3,90	5,98	8,25*	8,03	
Cu				
ЕЗ	0,59	0,73	0,56	0,62
СТ2	0,77	1,17	0,99	0,97*
СТ4	0,78	1,37	1,38	1,18*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,35; НСР ₀₅ ч.с. = 0,61	0,71	1,09*	0,98	
Co				
ЕЗ	0,092	0,090	0,096	0,093
СТ2	0,103	0,110	0,120	0,111*
СТ4	0,126	0,131	0,125	0,127*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,012; НСР ₀₅ ч.с. = 0,021	0,107	0,110	0,114	

Примечание к таблице. Здесь и далее в таблицах НСР₀₅ – для фактора «задернение» и «МП», НСР₀₅ч.с. – для частных средних; * – различия с контролем и ЕЗ по соответствующему фактору значимы (p<0,05). АБ – азатбактерии; МБК – Микробиоком-Агро.

Влияние задернения сеянными травами и МП по отдельности снижало его концентрацию в почве по сравнению с контролем по ЕЗ, а вот совместное влияние СТ4 с АБ и МБК приводило к существенному увеличению его содержания на 1,29 и 2,22 мг/кг или 41 и 71 % соответственно. Что касается влияния факторов, то задернение СТ4 достоверно увеличивало содержание Fe в 60-ти см слое почвы, доля влияния фактора составила 28 % общей дисперсии. По фактору МП оба препарата увеличивали содержание железа в почве, в большей мере МБК, доля влияния фактора составила 19 %, совместное влияние факторов оказалось наибольшим – 41 % общей дисперсии. Однако содержание подвижного Fe в почве оставалось низким.

Концентрация подвижного Mn в гумусовом горизонте луговой аллювиальной карбонатной почвы также была на уровне фоновой и находилась в пределах низкой

обеспеченности для плодовых культур (табл. 1). Из применяемых приемов только задернение как фактор увеличивало содержание подвижного Mn на 0,78–1,61 мг/кг, максимально СТ4 (табл. 2). Доля влияния фактора составила 54 % в общей дисперсии. Внесение в почву микробных препаратов на фоне ЕЗ создавало тенденцию к снижению содержания Mn в почве. Это связано с окисляющей ролью бактерий, а также потреблением Mn самими микроорганизмами (Стойлов, 1967).

Применение МП по фону смеси трав, наоборот, увеличивало содержание подвижного Mn в почве, существенно на вариантах СТ2 с МБК и СТ4 с АБ на 1,21–1,34 мг/кг (22–25 %) от контроля по ЕЗ. Вероятно, корневые экссудаты сеяных трав не только удовлетворяют потребность бактерий в Mn, но и способствуют переводу валового Mn почвы в подвижное состояние.

Концентрация подвижных форм Zn в гумусовом слое контрольного варианта по ЕЗ была на порядок выше фоновой и находилась на среднем уровне обеспеченности плодовых культур (табл. 1, 2). Применяемые приемы как факторы способствовали увеличению подвижности Zn, особенно фактор «здернение», при воздействии которого содержание Zn в почве увеличивалось в 1,8–2,4 раза, максимально под действием СТ4 (табл. 2). Доля влияния фактора в общей дисперсии составила 56 %. МП как фактор в меньшей мере влияли на этот показатель и только АБ достоверно увеличивал содержание Zn на 2,27 мг/кг или на 38 % от контроля. Что касается совместного влияния приемов, то все они существенно повышали его концентрацию в почве на 5–8 мг/кг, максимально – сочетание СТ4 с МБК, при котором содержание подвижного Zn в почве оказывалось на уровне умеренного загрязнения – 10,1–15,0 мг/кг (Ильин, Сысо, 2001) в среднем для слоя 0–60 см, а в слое 20–40 см достигало 15–16 мг/кг, что в 35 раз превышало региональный фоновый уровень, хотя и было намного ниже ПДК (табл. 1). Это, вероятно, связано с антропогенным накоплением Zn с фунгицидами (La Rega et al., 2008) и с переводом его в подвижное состояние в результате действия трав и МП.

Содержание подвижной Cu в почве было на уровне фона и на высоком уровне обеспеченности растений этим элементом в контроле по ЕЗ. Оба изучаемых фактора и их сочетания способствовали увеличению подвижности Cu в гумусовом горизонте. Доля влияния фактора «здернение» составила 30 %, «МП» – 14 % общей дисперсии. Из частных средних оба МП на фоне СТ4 максимально и в равной мере увеличивали содержание подвижной Cu в почве в 2,3 раза по сравнению с контролем по ЕЗ (табл. 1).

Концентрация подвижного Co в почве была низкой и на порядок ниже регионального фона. Применяемое «здернение» как фактор достоверно увеличивало его содержание, хотя оно оставалось на низком уровне обеспеченности груши этим элементом. Из факторов только «здернение» способствовало существенному увеличению содержания доступного Co в почве, в большей мере СТ4. Доля влияния этого фактора составила 63 % общей дисперсии. Из частных средних наибольшему увеличению концентрации Co в почве способствовал АБ на фоне СТ4 (табл. 2).

В целом содержание подвижных форм МЭ в почве контроля расположилось в следующий убывающий ряд: Mn > Zn > Fe > Cu > Co. Применяемые приемы биологизации, особенно применение МБК на фоне СТ4 способствовало некоторому относительно большему накоплению Zn по отношению к Mn.

Таким образом, применяемые приемы влияли положительно на подвижность и доступность растениям груши основных МЭ, которые в щелочных почвах малодоступны растению. При этом большее влияние на увеличение содержания МЭ в почвах оказывало «здернение» как фактор, который обеспечивал от 30 до 60 % общей дисперсии. Из трав СТ4 отличался большим воздействием на содержание всех МЭ в почве по сравнению с СТ2, что может свидетельствовать о положительном влиянии увеличения биоразнообразия трав при задернении. МП показывали некоторую специфичность в изменении содержания МЭ в почве. Так, на содержание Fe и Zn большее положительное влияние оказывал МБК в сочетании с СТ4, на Mn и Co – АБ, на содержание Cu в почве оба препарата влияли одинаково положительно на том же фоне трав. Некоторые опасения вызывает значительное увеличение

подвижности цинка в почве под действием биологизации, что может вызвать увеличение его в тканях плодового растения и нарушения в минеральном питании МЭ.

Содержание МЭ в травах, участвующих в задернении почвы во многом зависит от количества доступных форм элемента в почве, биологических особенностей вида, а также агротехники. Данные показывают, что содержание валового Fe в травах, как в контроле по ЕЗ, так и по вариантам «здернения» было высоким, что превышало содержание подвижных его соединений в почве в 40–60 раз (табл. 2 и 3) и находилось в пределах оптимального для большинства луговых трав (Церлинг, 1990). Это свидетельствует о доступности других форм Fe в почве для травянистой растительности. В биомассе сеяных злаково-бобовых трав оно было достоверно выше в среднем по фактору на 25–27 мг/кг по сравнению с ЕЗ за счет высокого содержания Fe в бобовых растениях. МП как фактор также положительно влияли на накопление Fe в травах, максимально АБ. Доля влияния фактора «МП» была более значительной (32 %), чем задернения (21 %). Доля совместного влияния факторов составила 47 %, что свидетельствует о синергическом эффекте задернения и МП.

Таблица 3

Влияние биологизации на валовое содержание микроэлементов (мг/кг) в травах, задерняющих почву в агроценозе груши (2023 г.)

Вариант	Контроль	АБ	МБК	Среднее по фактору «здернение»
Fe				
ЕЗ	137	201	130	156
СТ2	152	188	204	181*
СТ4	169	176	203	183*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 1; НСР ₀₅ ч.с. = 2	152	188*	179*	
Mn				
ЕЗ	5,02	4,68	4,53	4,74
СТ2	5,52	7,58	5,40	6,17*
СТ4	5,30	5,68	4,98	5,32*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,19; НСР ₀₅ ч.с. = 0,33	5,28	5,98*	4,97	
Zn				
ЕЗ	34,4	44,0	50,8	43,1
СТ2	73,6	60,0	50,1	61,2*
СТ4	31,7	48,7	42,7	41,1*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,01; НСР ₀₅ ч.с. = 0,02	46,6	50,9*	47,9*	
Cu				
ЕЗ	17,2	11,3	11,5	13,3
СТ2	41,8	31,0	40,0	37,6*
СТ4	28,3	67,6	52,1	49,3*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,22; НСР ₀₅ ч.с. = 0,38	29,1	36,6*	34,5*	
Co				
ЕЗ	0,87	1,16	0,86	0,96
СТ2	1,24	3,63	2,57	2,48*
СТ4	1,79	2,54	2,47	2,27*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,02; НСР ₀₅ ч.с. = 0,03	1,30	2,44*	1,97*	

Пояснение к таблице. АБ – азотобактерии; МБК – Микробиоком-Агро.

Корреляционный анализ данных показал, что содержание Fe в травах в условиях биологизации достоверно связано с концентрацией его в почве ($r=0,46$, $p<0,05$), а также с содержанием подвижных форм Zn и Cu в почве (табл. 4). Это может способствовать значительному улучшению питания растений железом при низкой его концентрации в почве

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между содержанием МЭ в почве (подвижные формы) и их концентрацией в травах и листьях груши (n=27)

Элемент (почва)	Травы					Листья груши				
	Zn	Cu	Fe	Mn	Co	Zn	Cu	Fe	Mn	Co
Zn	0,02	0,72	0,55	0,31	0,66	0,27	-0,16	0,40	-0,26	0,77
Cu	0,08	0,62	0,49	0,30	0,60	0,28	-0,23	0,25	-0,30	0,82
Fe	-0,17	0,67	0,46	0,04	0,47	-0,13	-0,46	-0,03	-0,59	0,86
Mn	-0,22	0,57	0,24	0,04	0,35	0,07	0,10	0,56	0,02	0,49
Co	-0,10	0,68	0,36	0,22	0,55	0,24	0,04	0,57	-0,09	0,48

Примечание к таблице. Коэффициенты корреляции более /0,46/ значимы ($p < 0,05$).

и увеличению биомассы трав в агроценозе плодового сада (Клименко и др., 2024). Однако, высокое содержание Fe (150–250 мг/кг), в то же время, может вызвать снижение потребления Mn и нарушение соотношения Fe/Mn (Alvarez-Tinaut et al., 1980).

Содержание Mn в травах было низким, близким к содержанию его подвижных форм в почве, и связано положительно с изменениями его концентрации в почве при биологизации – достоверно увеличивалось под действием фактора задержания и под влиянием АБ (табл. 1 и 2). Доля влияния фактора «задержание» на содержание Mn в травах составила 23 %, МП – 14 %, совместное влияние факторов было значительным – 54 % общей дисперсии. Тенденция к снижению содержания Mn в травах под действием МБК может быть связана с дополнительным поглощением этого элемента микроорганизмами, входящими в комплекс. При низком содержании Mn в почве это может вызвать его недостаток в травах, а также в растениях груши.

Концентрация Zn и Cu в скошенной биомассе трав в контроле в 10–11 раз превосходила таковую в почве, что свидетельствует о значительной потребности растений в этих элементах для биосинтеза (табл. 2, 3), и была на уровне оптимальной (Zn) и высокой (Cu) для трав (Церлинг, 1990). Содержание Zn в травах под действием задержания СТ2 увеличивалось в 1,4 раза относительно ЕЗ, по фону СТ4, наоборот, существенно снизилось на 2 мг/кг. Доля влияния фактора составила 57 % общей дисперсии. Оба МП способствовали достоверному увеличению концентрации Zn в травах, в большей мере АБ. Из частных средних Zn максимально накапливался в травах при сочетании СТ2 с АБ в 1,7 раза относительно контроля, что может иметь важное значение при фиторемедиации антропогеннозагрязненных почв этим элементом. В целом, содержание Zn в травах не зависело от его количества в почве (табл. 4).

Задержание и МП как факторы способствовали накоплению Cu в травах. Доля влияния «задержания» была максимальной и составила 70 % общей дисперсии. Наибольшее накопление этого элемента отмечено на смеси СТ4, что в 4 раза превышало его содержание в травах по ЕЗ. Это также может быть использовано при ремедиации почв при повышенном содержании Cu в почве. Установлена положительная достоверная корреляционная зависимость между содержанием Cu в травах и концентрацией ее подвижных форм в почве ($r=0,62$), кроме того, она положительно связана с содержанием всех исследованных МЭ в почве при биологизации (табл. 4).

Установлено высокое содержание Co в травах в контроле по ЕЗ, несмотря на низкое содержание подвижного Co в почве (табл. 2 и 3). Применяемые приемы биологизации и их сочетания способствовали увеличению содержания Co в травах, причем доля влияния фактора «задержание» была более значительной (55 %) по сравнению МП (27 %). В большей степени положительно на содержание этого элемента повлияло сочетание СТ2 и АБ – увеличивало в 4,2 раза относительно контроля по ЕЗ. Содержание Co в травах положительно достоверно коррелировало с концентрацией его подвижных форм в почве, а также с содержанием Fe, Zn и Cu в самих травах при биологизации (табл. 4).

Полученные результаты свидетельствуют, что травы вовлекают в биологический круговорот больше Fe, Cu, Zn и Co, и меньше Mn по сравнению с их содержанием в почве. Относительный убывающий ряд содержания МЭ в травах имеет вид: Fe > Zn ≥ Cu > Mn > Co. Накопление большого количества железа связано с участием этого элемента в синтетических процессах, содержание Mn в травах низкое, что отражает малую доступность его в щелочных почвах, а также антагонизм элементов в самом растении. Значительное накопление Zn и Cu в исследованных травах при их сочетании с МП может быть использовано для целей фиторемедиации загрязненных почв.

Исследование содержания МЭ в листьях груши сорта Таврическая показало, что на контроле было меньше Fe и Mn, чем в травах, причем содержание Fe, Cu и Zn в листьях находилось на уровне оптимума, Mn – было низким (Церлинг, 1990), а Co – высоким (табл. 5).

Таблица 5

Влияние биологизации на содержание МЭ (мг/кг) в листьях груши сорта Таврическая на подвое айва ВА 29 (2023 г.) (по Церлинг, 1990)

Вариант	Контроль	АБ	МБК	Среднее по фактору «задернение»
Fe				
ЕЗ	86	93	93	90
СТ2	105	108	96	103*
СТ4	136	134	92	121*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 1; НСР _{05ч.с.} = 1	109	112*	94*	
Mn				
ЕЗ	2,09	1,98	2,15	2,07
СТ2	1,86	2,29	1,90	2,02*
СТ4	2,52	1,82	1,71	2,02*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,01; НСР _{05ч.с.} = 0,02	2,16	2,03*	1,92*	
Zn				
ЕЗ	32,1	72,2	57,2	53,8
СТ2	59,1	109,4	72,8	80,4*
СТ4	70,7	91,8	36,9	66,5*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 1,9; НСР _{05ч.с.} = 3,3	54,0	91,1*	55,7	
Cu				
ЕЗ	16,4	14,0	39,5	23,3
СТ2	23,2	28,5	30,4	27,3*
СТ4	32,4	17,1	16,1	21,8*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,10; НСР _{05ч.с.} = 0,17	24,0	19,9*	28,7*	
Co				
ЕЗ	0,86	0,67	0,82	0,79
СТ2	0,89	1,15	1,18	1,07*
СТ4	0,86	1,20	1,46	1,17*
Среднее по фактору «МП»; НСР ₀₅ = 0,11; НСР _{05ч.с.} = 0,19	0,87	1,00*	1,15*	

Пояснение к таблице. АБ – азотобактерии; МБК – Микробиоком-Агро.

Применяемые приемы биологизации увеличивали содержание Fe, Zn и Co в листьях, причем на накопление Fe большее влияние оказывало задернение СТ4 – увеличивало на 31 мг/кг, при этом содержание элемента оставалось в пределах оптимума – 50–150 мг/кг (табл. 5).

Различные варианты опыта неоднозначно влияли на содержание Cu в листьях. При задернении почвы СТ2 и применении МБК как факторов содержание ее в листьях достоверно увеличивалось на 4 мг/кг, на вариантах СТ4 и АБ – снижалось на 1,5 и 4 мг/кг соответственно, однако ее содержание в листьях оставалось в пределах оптимального – 5–20 мг/кг (Церлинг,

1990). Все это происходило на фоне увеличения содержания доступной Cu в почве на этих вариантах и связано, скорее всего, со значительным накоплением Cu в травах на этих вариантах, что может защитить плодовое растение от избыточного накопления Cu при загрязнении почвы этим элементом.

Что касается Zn и Co, то их содержание в листьях груши увеличивалось значительно при совместном влиянии задернения и МП, особенно первого под действием сочетания СТ2 с АБ на 77 мг/кг, что может вызвать избыток этих элементов в растении и конкуренцию с Mn. Содержание Co в большей мере увеличивалось под действием сочетания СТ4 с МБК на 0,60 мг/кг или на 70 % от контроля по ЕЗ (табл. 5).

Значительное увеличение содержания Zn и Co в листьях груши вызывает существенное и достоверное снижение и так низкого содержания Mn в листьях, что связано с антагонизмом элементов в самом растении (табл. 5).

Связь между концентрацией Co и Mn в листьях при биологизации отрицательная сильная достоверная ($r=-0,75$). Визуальными признаками недостатка Mn для груши является наблюдаемый нами слабый хлороз, а также некроз молодых листьев.

Кроме того, часть элементов, имеющих низкое содержание в почве (Fe, Mn, Co) поглощается травами, что также может вызвать недостаток элементов в листьях. Так, применение МБК в среднем по фактору МП снижало содержание подвижного Mn в почве на 0,42 мг/кг по сравнению с контролем. В травах на этом же варианте произошло уменьшение содержания Mn на 0,31 мг/кг. В листьях груши в аналогичных условиях наблюдалось сокращение валового Mn на 0,24 мг/кг.

Установлено, что элементы по их концентрации в листьях груши расположились в следующий убывающий ряд: Fe > Zn > Cu > Mn > Co, что повторяет ряд, полученный для трав, но абсолютные величины были несколько иными.

Таким образом, на питание груши МЭ при биологизации могут влиять как содержание и изменение их концентрации в почве, поглощение травами, а также взаимосвязь элементов в самом плодовом растении. Избыточное накопление в почве Zn и Cu, а также Co в растении может вызвать недостаток Mn у плодового дерева при низком его содержании в карбонатных почвах с высоким содержанием органического вещества.

Расчеты накопления МЭ из почвы плодовым растением груши при биологизации агроценоза показывают, что все МЭ накапливались в листьях груши, кроме Mn, содержание которого в листьях было в 2–3 раза ниже, чем в почве (рис. 3). В контроле по ЕЗ Cu и Fe растением накапливаются в большом количестве, и степень этого увеличения возрастала в ряду ЕЗК < СТ2К < СТ4К (рис. 3). Поглощение Zn и Co было втрое ниже, чем первых двух элементов, однако содержание этих элементов в листьях было в 7–9 выше, чем в почве. Содержание Mn в листьях было ниже, чем в почве и практически не различалось по вариантам опыта (рис. 3).

МБК по ЕЗ способствовал значительному увеличению накопления грушей Cu (в 2,7 раза) и Fe (в 1,5 раза) по сравнению с контролем по ЕЗ. МП по фону ЕЗ увеличивали накопление Zn в 1,6–1,7 раза. Применение МП на фоне злаково-бобовых трав снижало накопление грушей Cu и Fe, особенно значительно на фоне СТ4 в 2,2–3,7 раза относительно СТ4К. При этом существенно увеличивалось поглощение Co в 1,8 раза, что, в свою очередь, снижало поглощение растением Mn (рис. 3).

В растении существует «взаимодействие» ионов – стимулирующее или ингибирующее действие увеличения концентрации одного иона на концентрацию другого (Эммерт, 1964; Фидлер, 1970). Ранее установлено, что ион Mn является антагонистом с ионами Fe, Zn, Cu и Co (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В нашем исследовании обнаружено увеличение последних ионов в листьях груши при биологизации, что может быть причиной низкого содержания Mn из-за снижения его поглощения растением в результате антагонизма с вышеперечисленными ионами. Для подтверждения данного явления мы рассчитали отношение Fe, Zn, Cu и Co (по отдельности) к Mn (рис. 4). Если это отношение увеличивается в вариантах с применением сеяных смесей трав и микробных препаратов, то можно считать причиной недостатка Mn в растении увеличение количества Fe, Zn, Cu и Co в листьях груши.

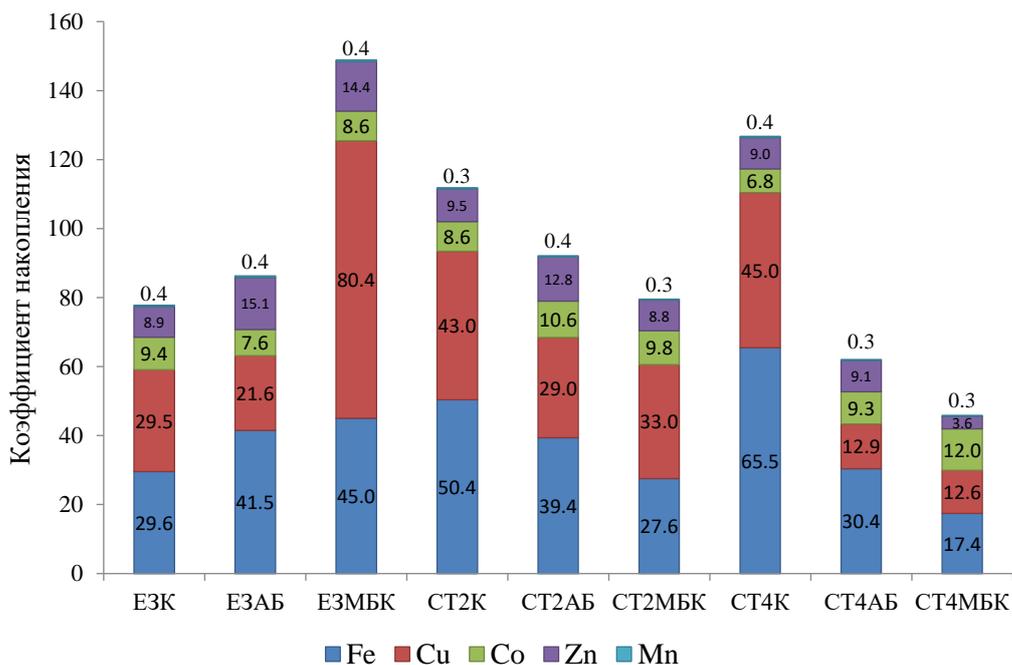


Рис. 3. Коэффициент накопления микроэлементов в листьях груши «Таврическая» при биологизации

Установлено, что отношение Zn и Mn было более чем втрое выше на вариантах с применением злаково-бобовых трав и АБ по сравнению с контролем по ЕЗ за счет значительного увеличения поглощения Zn. Отношение Fe/Mn было высоким во всех вариантах, но увеличение его по сравнению с контролем было самым большим на варианте СТ4 с АБ. Возможно, это связано со значительным повышением содержания доступного Fe для растения, обеспеченного активным штаммом-биоагентом этого препарата, что привело к увеличению отношения этих элементов в листьях груши.

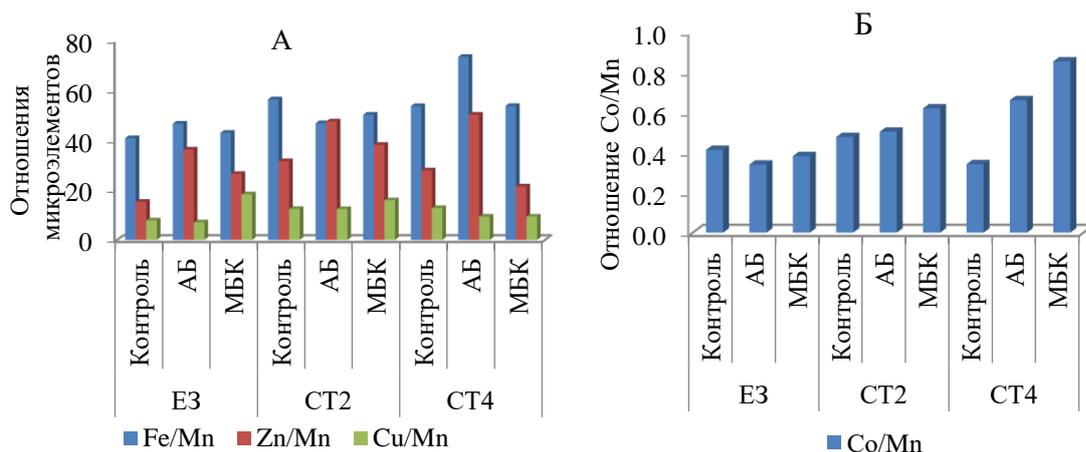


Рис. 4. Отношения микроэлементов в листьях груши сорта Таврическая при биологизации (2023 г.)

АБ – Азотобактерин 07-Агро; МБК – Микробиоком-Агро; ЕЗ – естественное задержание; СТ2 – смесь трав: *Lolium multiflorum* + *Medicago sativa*; СТ4 – смесь трав: *L. multiflorum* + *M. sativa* + *Festuca pratensis* + *Trifolium pratense* + *Bromus inermis*.

Что касается отношения Cu и Mn, то по фону ЕЗ и СТ2 оно значительно увеличивалось под влиянием МБК в 2,2 и 1,3 раза соответственно. По фону СТ4, наоборот, это соотношение снижалось под действием МП и было близким к контролю по ЕЗ (рис. 4 А). Отношение Co/Mn в листьях было меньше единицы и также увеличивалось под действием сочетаний сеяных трав с МП, максимально на варианте СТ4 с КМП (рис. 4 Б). Все это вызывает недостаток Mn в растении груши. Чтобы повысить содержание Mn в листьях до оптимального уровня (10–20 мг/кг) следует применять Mn-содержащие удобрения фолиарно (Минеев, 2006).

В целом биологизация агроценоза груши влияла на содержание МЭ в почве и растениях, а также поглощение и питание груши микроэлементами. В связи с установленным дефицитом доступного Mn в луговой карбонатной почве для груши, применение сочетания СТ2 с АБ создает более оптимальные условия для доступности растению МЭ, что не исключает удобрение груши Mn по листу для поддержания гомеостаза элемента в растении на оптимальном уровне.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что концентрация подвижных форм Fe, Mn и Co в почве была ниже регионального фона и по Mn и Co и была на уровне низкой обеспеченности для плодовых культур. Содержание подвижных Cu и Zn в почве было высоким, но не превышало ПДК и расположилось в следующий убывающий ряд: $Mn > Zn > Fe > Cu > Co$. Биологизация вызвала увеличение подвижности МЭ. Наибольшее влияние на содержание МЭ в почве оказывало задернение (доля влияния 30–60 % общей дисперсии), причем СТ4 был более эффективным из-за увеличения биоразнообразия трав при задернении. При этом МБК в сочетании с СТ4 максимально увеличивал содержание Fe и Zn, АБ – Mn и Co, содержание Cu увеличивали оба МП на том же фоне. Испытанные приемы биологизации, особенно МБК на фоне СТ4, способствовали некоторому относительно большему накоплению Zn по сравнению с Mn, что может вызвать недостаток Mn в растении груши.

2. Содержание валовых форм МЭ в травах было в основном оптимальным и высоким, Mn – низким. По содержанию в травах МЭ расположились в ряд $Fe > Cu \geq Zn > Mn > Co$. Недостаток Mn в травах также связан с дефицитом этого элемента в почве. В целом МП способствовали накоплению МЭ в биомассе сеяных трав за исключением Mn, содержание которого снижалось под действием МБК. Применение сеяных злаково-бобовых смесей трав с большой биомассой в сочетании с МП приводило к значительному накоплению Zn на сочетании СТ2 с АБ в 2 раза и Cu – СТ4 с АБ в 4 раза по сравнению с контролем по ЕЗ. Такое накопление ТМ в травах может быть использовано для целей фиторемидации загрязненных почв. В травах содержание Cu, Fe и Co зависело от содержания этих элементов в почве ($r=0,46-0,67$). Для Zn и Mn связи между концентрацией элементов в почве и листьях трав не обнаружено.

3. В листьях груши в контроле по ЕЗ содержание валовых форм МЭ было в основном оптимальным и высоким, Mn – низким. Ряд соотношения элементов был аналогичным, полученному для трав, но Zn в листьях было относительно больше, чем Cu. Применяемые приемы биологизации увеличивали содержание Fe, Zn и Co в листьях и снижали концентрацию Mn, содержание которого было значительно ниже оптимального для груши. Содержание Zn в варианте с задернением почвы СТ2 в сочетании с АБ увеличивалось втрое по сравнению с контролем по ЕЗ и становилось высоким, что может вызвать недостаток Mn и Fe в растении даже при достаточном их содержании в почве. Это проявилось во внешних симптомах недостаточности: слабый хлороз и некроз молодых листьев груши. Для улучшения питания груши Mn в условиях низкого содержания его подвижных форм в карбонатных почвах следует провести исследование по разработке оптимальных доз марганцевых удобрений, внесенных по листу для конкретных экологических условий.

4. Испытанные приемы влияли на биологическое поглощение МЭ растением груши, причем травы в большей степени стимулировали поглощение растением Fe и Cu. МП на фоне ЕЗ увеличивали поглощение Fe, МБК – Cu. На фоне злаково-бобовых трав МП, наоборот,

снижали поглощение грушей этих элементов, в большей степени на фоне СТ4, что может свидетельствовать о более значительном поглощении этих элементов сеянными травами, особенно при увеличении их биоразнообразия по сравнению с естественным травяным покровом, а также самими бактериями, входящими в биопрепараты. При этом значительно увеличивалось поглощение грушей Со и снижалось поглощение Мп, что вызывает недостаток последнего в питании груши, как из-за его низкого содержания в почве, так и антагонизма с Fe, Zn, Cu и Со в самом растении.

Работа выполнена в рамках государственного задания Никитского ботанического сада по теме FNNS-2022-0005.

Список литературы

- Акчурин А. Р., Костенко И. В. К оценке пригодности аллювиально-луговых почв Крыма под виноградники // Экологические проблемы садоводства и интродукции растений. Сборник научных трудов государственного Никитского ботанического сада. – 2008. – Т. 130. – С. 16–24.
- Вернигорова Н. А., Колесников С. И., Казеев К. Ш. Оценка устойчивости почв и наземных экосистем Крыма к химическому загрязнению. Монография. – Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета, 2015. – 126 с.
- Горбов С. Н., Безуглова О. С. Тяжелые металлы и радионуклиды в почвах Ростовской агломерации. Монография. – Ростов-на-Дону – Таганрог: Изд-во Южного федерального университета, 2020. – 124 с.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
- Иванова А. С. Микроэлементы в почвах под садами Крыма. – Ялта, 2002. – 36 с.
- Ильин В. Б., Сысо А. И. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2021. – 229 с.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
- Казеев К. Ш., Колесников С. И., Акименко Ю. В., Даденко Е. В. Методы биодиагностики наземных экосистем: монография / [Отв. ред. К. Ш. Казеев]. – Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федерального университета, 2016. – 356 с.
- Карпунин А. И., Бушуев Н. Н. Влияние применения удобрений на содержание тяжелых металлов в почвах длительных полевых опытов // Агрехимия. – 2007. – № 5. – С. 76–84.
- Клименко Н. И., Плугатарь Ю. В., Клименко О. Е. Создание полезных растительно-микробных взаимодействий в ризосфере декоративных растений. Монография. Симферополь: Ариал, 2019. – 110 с.
- Клименко О. Е., Клименко Н. И., Дунаевская Е. В., Новицкая А. П., Новицкий М. Л. Влияние биологизации садового агроценоза на плодородие почвы, состояние и продуктивность персика // Агрехимический вестник. – 2020 – № 4. – С. 67–76. DOI: 10.24411/1029-2551-2020-10058
- Клименко О. Е., Попов А. И. Биологизация интенсификационных процессов в агроценозе яблони (*Malus domestica* Borkh.) // Бюллетень государственного Никитского ботанического сада. – 2024. – Вып. 150. – С. 32–40. DOI:10.25684/0513-1634-2024-150-33-41
- Кондаков А. К., Трунов Ю. В., Грезнев О. А., Сироткина О. А., Трунов А. А. Современная система минерального питания и удобрения плодовых и ягодных растений // Достижения науки и техники АПК. – 2009. – № 2. – С. 22–23.
- Лисецкий Ф. Н., Зеленская Е. Я. Различия в содержании тяжелых металлов в почвах Южного берега Крыма (пространственно-временной анализ) // Экосистемы. – 2023. – Вып. 34. – С. 81–91.
- Методические указания по определению тяжелых металлов в кормах и растениях и их подвижных соединений в почвах. – М.: ЦИНАО, 1993. – 40 с.
- Минеев В. Г. Агрехимия. – М.: МГУ, Наука, 2006. – 720 с.
- Плугатарь Ю. В., Клименко О. Е., Клименко Н. И., Сотник А. И., Орёл Т. И., Новицкий М. Л. Состав, свойства и рациональное использование почв садовых агроценозов долины р. Салгир (на примере отделения Никитского ботанического сада «Крымская опытная станция садоводства») // Сборник научных трудов государственного Никитского ботанического сада. – 2019. – Т. 148. – С. 5–21.
- Скляр С. И., Валин Д. Н., Липиева Н. Н. Содержание подвижных форм микроэлементов в почвах республики Крым и его значение // Известия сельскохозяйственной науки Тавриды. – 2021. – № 25(188). – С. 5–18.
- Соловьев Г. А. О методах определения азота, фосфора, калия, натрия, кальция, магния, железа и алюминия из одной навески после мокрого озоления // Проблемы почвоведения, агрохимии и мелиорации. – 1973. – С. 134–139.
- Стойлов Г. П. Превращение форм соединений марганца при увлажнении и высыхании почв // Агрехимия. – 1967. – № 3. – С. – 92–97.
- Трунов Ю. В., Трунова Л. Б. Достижения и проблемы российской науки в области минерального питания садовых растений // Плодоводство и виноградарство юга России. – 2013. – Вып. 23(5). – С. 121–130.

Фидлер В. Листовой анализ в плодоводстве. Перевод с немецкого Попеско И.Г., под редакцией и с предисловием Язвицкого М.Н. – М: Колос, 1970. – 56 с.

Церлинг В. В. Диагностика питания сельскохозяйственных культур. Справочник. – М.: Агропромиздат, 1990. – 235 с.

Эммерт Ф. Влияние взаимодействия ионов на состав растительных тканей // Анализ растений и проблемы удобрения. Перевод с английского Чебановой Т.Л., предисловие и редакция Петербургского А.В. – М.: Колос, 1964. – С. 218-233.

Sabir A. Improvement of grafting efficiency in hard grafting grape *Berlandieri* hybrid rootstocks by plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) // *Scientia Horticulturae*. – 2013. – Vol. 164, N 17. – P. 24–29.

Alvares-Tinaut M.C., Leal F., Recalde-Martinez L. R. Iron-manganese interaction and its relation to boron levels in tomato plants. – *Plant and Soil*. – 1980. – Vol. 55. – P. 377–388.

La Pera L., Dugo G., Rando R., Bella G. D., Maisaho R., Salvo F. Statistical study of the influence fungicide treatments (mancozeb, zoxamide and copper oxychloride) on heavy metal concentrations in Sicilian red wine // *Food Additives and Contaminants. Part A Chemistry, Analysis, Control, Exposure and Risk Assessment*. – 2008. – Vol. 25, N 3. – P. 302–313.

Vystavna, Y., Schmidt S., Klimenko O., Plugatar Yu., Klimenko N. I., Klimenko N. N. Species-dependent effect of cover cropping on trace elements and nutrients in vineyard soil and *Vitis* // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2020. – N 100. – P. 885–890.

Klimenko O. E., Novitskaya A. P., Yakusheva N. N., Struchenko A. V., Fedyakhin I. A. Trace elements in the agroecocenosis of a pear orchard during biologization // *Ekosistemy*. 2024. Iss. 38. P. 35–48.

The data of a two-factor field experiment conducted to research the content and mutual influence of trace elements (TEs) in soil, segetal vegetation, cultivated grasses and pear plants during the biologization of agroecocenosis are presented. The experiment was carried out in the valley of the Salgir River in central Crimea (Simferopol region) on meadow alluvial carbonate soil in the orchard of pear (*Pyrus communis* L.) cv. Tavricheskaya on the rootstock VA 29. The experiment focused on the influence of the «sod» factor: 1) natural sod of the soil by segetal vegetation (SV) – control; 2) a mixture of herbs: *Lolium multiflorum* Lam. + *Medicago sativa* L. (HM2); 3) a mixture of herbs: *L. multiflorum* + *M. sativa* + *Festuca pratensis* Huds. + *Trifolium pratense* L. + *Bromus inermis* Leyss (HM4). Additionally, the effect of microbial preparations (MP) was investigated, which included: 1) a control group without MP, 2) Azotobacterin 07-Agro – the nitrogen-fixing and growth-stimulating agent; 3) Microbiocom-Agro (MBC) is a complex fertilizer with nitrogen-fixing, growth-promoting, phosphate-mobilizing, and biological protective properties. Mobile (available) forms of TEs: Fe, Mn, Cu, Zn and Co in soil, and total forms of the same elements in grasses and pear leaves were determined using the atomic absorption method. It was revealed that the concentrations of Fe, Mn and Co in the soil were below the regional background levels, while Mn and Co were at levels that were considered to be below for fruit crops. The content of Cu and Zn in the soil was high, but did not exceed the maximum permissible concentration and was located in the following order: Mn > Zn > Fe > Cu > Co. Biologization caused an increase in the mobility of TE. MBC, when applied in combination with CT4, contributed to some relatively greater accumulation of Zn relative to Mn in the soil. It may cause Mn deficiency in the pear plant. The content of total forms of ME in herbs was generally optimal or high, but Mn was low. According to their content in herbs, TEs are arranged in the order: Fe > Cu ≥ Zn > Mn > Co. The lack of Mn in grasses is associated with a deficiency of this element in the soil. MPs contributed to the accumulation of TEs in the biomass of sown grasses (except for Mn), which can be used for phytoremediation of soils contaminated with Co and Zn. The Mn content in herbs decreased under the influence of MBC. The concentration of total forms of TE (excluding Mn) in pear leaves was optimal and high, while Mn level was low. The series of element ratios was similar to that obtained for grasses, but Zn content in pear leaves was higher than Cu. The applied biologization methods increased the contents of Fe, Zn, and Co in leaves and decreased the concentration of Mn below the optimal level for pears. Herbs competed with the fruiting plants in the absorption of TEs, especially when their biodiversity increased and in combination with MPs. During the process of biologization the absorption of Co by the pear increased significantly and the absorption of Mn decreased, which caused a lack of the latter in the pear nutrition, both due to its low content in the soil and antagonism with Fe, Zn, Cu and Co in the plant. This manifested itself in external symptoms of deficiency, such as weak chlorosis and necrosis of young pear leaves. In general, the use of AB in conjunction with HM2 is the more optimal combination of sod and MP (from those studied) in terms of its effect on soil properties and nutrition of pear plants. A research should be conducted to determine optimal doses of manganese fertilizers for application through foliage for specific environmental conditions in order to improve the nutrition of pear by Mn at a low content of its mobile forms in carbonate soils and during biologization.

Key words: pear agroecocenosis (*Pyrus communis*), trace elements, biologization, segetal vegetation, mixtures of sown grasses, microbial preparations, soil, plant nutrition.

Поступила в редакцию 04.04.24
Принята к печати 14.04.24

УДК 595.44(477.75)

DOI: 10.29039/2413-1733-2024-38-49-57

Дополнительные данные о пауках (Arachnida: Aranei) мыса Казантип (Крым)

Валух И. Ф., Ковблюк Н. М.

Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
ivan.valukh1994.026@mail.ru, kovblyuk@mail.ru

На территории мыса Казантип впервые обнаружены 12 видов пауков (Gnaphosidae – *Gnaphosa dolosa*, *G. jucunda*, *G. lucifuga*, *Zelotes longipes*, *Z. orenburgensis*, *Z. prishutovae*, *Z. segrex*; Hahnidae – *Hahnina nava*; Lycosidae – *Trochosa robusta*; Theridiidae – *Steatoda albomaculata*; Thomisidae – *Heriaeus horridus*; Zodariidae – *Zodarion thoni*). С учётом наших предыдущих исследований государственного природного заповедника «Казантипский» и прилегающей территории, с мыса Казантип теперь известно 155 видов пауков: Agelenidae – *Agelena orientalis*, *Eratigena agrestis*, *Tegenaria lapicidinarum*; Amaurobiidae – *Amaurobius erberi*; Araneidae – *Aculepeira armida*, *Agalenatea redii*, *Araneus circe*, *A. diadematus*, *Argiope bruennichi*, *A. lobata*, *Gibbaranea bituberculata*, *Larinioides folium*, *L. ixobolus*, *Mangora acalypha*, *Neoscona adianta*; Atypidae – *Atypus muralis*; Cheiracanthiidae – *Cheiracanthium elegans*, *C. erraticum*, *C. punctorium*; Dictynidae – *Archaeodictyna minutissima*, *Devade tenella*, *Lathys lehtineni*, *L. stigmatisata*; Dysderidae – *Dysdera crocata*, *D. lata*, *Harpactea azowensis*, *H. doblikai*, *H. longobarda*, *H. rubicunda*; Eresidae – *Eresus kollari*; Gnaphosidae – *Berlandina shumskyi*, *Civizelotes caucasius*, *C. gracilis*, *Drassodes lapidosus*, *Drassyllus crimeaensis*, *D. praeficus*, *Gnaphosa dolosa*, *G. jucunda*, *G. lucifuga*, *G. moesta*, *Haplodrassus dalmatensis*, *H. signifler*, *Leptopilos memorialis*, *Marinarozelotes malkini*, *Micaria albovittata*, *M. bosmansii*, *M. donensis*, *Nomisia aussereri*, *N. exornata*, *Poecilochroa senilis*, *Talanites strandi*, *Zelotes electus*, *Z. eugenei*, *Z. hermani*, *Z. longipes*, *Z. orenburgensis*, *Z. prishutovae*, *Z. segrex*, *Z. tenuis*; Hahnidae – *Hahnina nava*; Linyphiidae – *Agyneta rurestris*, *Ceratinella brevis*, *Cresmatoneta mutinensis*, *Lepthyphantes leprosus*, *Maso gallicus*, *Megalepthyphantes nebulosus*, *Microlinyphia pusilla*, *Microneta viaria*, *Sintula retroversus*, *Staveleya pusilla*, *Stemonyphantes lineatus*; Liocranidae – *Agroeca brunnea*, *A. cuprea*, *A. lusatica*; Lycosidae – *Alopecosa accentuata*, *A. penteri*, *A. pulverulenta*, *A. solitaria*, *A. taeniopus*, *Arctosa leopardus*, *Geolycosa vultuosa*, *Hogna radiata*, *Lycosa praegrans*, *Pardosa luctinosa*, *P. pontica*, *Trochosa robusta*; Mimetidae – *Ero flammeola*, *E. furcata*, *Mimetus laevigatus*; Oxyopidae – *Oxyopes heterophthalmus*; Philodromidae – *Pulchellodromus medius*, *Thanatus arenarius*, *T. atratus*, *T. imbecillus*, *T. oblongiusculus*, *T. pictus*, *T. striatus*, *T. vulgaris*; Pholcidae – *Pholcus crassipalpis*, *Spermophora senoculata*; Pisauridae – *Pisaura mirabilis*; Salticidae – *Aelurillus v-insignitus*, *A. laniger*, *A. m-nigrum*, *Ballus chalybeius*, *Chalcoscirtus infimus*, *Euophrys frontalis*, *Heliophanus cupreus*, *H. flavipes*, *H. kochii*, *H. lineiventris*, *Leptorchestes berolinensis*, *Neon rayi*, *Pellenes brevis*, *P. nigrociliatus*, *P. seriatus*, *Phlegra cinereofasciata*, *P. fasciata*, *Pseudeuophrys obsoleta*, *Pseudicius encarpatus*, *Salticus zebraneus*, *Synageles scutigera*, *Talavera logunovi*; Scytodidae – *Scytodes thoracica*; Synsphyridae – *Synsphyris lehtineni*; Theridiidae – *Anatolidion gentile*, *Crustulina stricta*, *Enoplognatha thoracica*, *Episinus truncatus*, *Euryopsis quinqueguttata*, *Latrodectus tredecimguttatus*, *Parasteatoda tepidariorum*, *Steatoda albomaculata*, *S. paykulliana*, *S. triangulosa*; Thomisidae – *Bassaniodes caperatus*, *Heriaeus horridus*, *H. oblongus*, *H. orientalis*, *Misumena vatia*, *Ozyptila atomaria*, *O. clavaea*, *O. pullata*, *O. scabricula*, *Runcinia grammica*, *Thomisus onustus*, *Xysticus acerbus*, *X. kochi*, *X. laetus*, *X. marmoratus*; Titanoeidae – *Nurscia albosignata*; Trachelidae – *Trachelas minor*; Zodariidae – *Zodarion morosum*, *Z. thoni*; Zoridae – *Zora manicata*.

Ключевые слова: пауки, Aranei, Казантипский природный заповедник, новые фаунистические находки.

ВВЕДЕНИЕ

Отряд Пауки – седьмой по количеству известных (описанных и имеющих название) видов среди примерно 340 отрядов животных. По видовому разнообразию пауки уступают лишь отрядам жёсткокрылых, двукрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых и полужесткокрылых насекомых, а также клещам (если по старинке считать эту группу одним отрядом, а не несколькими разными отрядами). На сегодняшний день известно 52080 видов пауков (World Spider Catalog, 2024).

Пищевая специализация у пауков – не частое явление. Есть пауки, специализирующиеся на питании термитами (*Ammoxenus* и *Rastellus* из Ammoxenidae, *Stenaelurillus termitophagus* из Salticidae, некоторые Zodariidae), муравьями (многие Zodariidae, *Callilepis nocturna* из Gnaphosidae, *Myrmarachne* из Salticidae, многие мелкие Theridiidae и др.), мокрицами

(*Dysdera*), другими пауками (Archaeidae, Mimetidae, Palpimanidae, *Portia* и *Cyrbia* из Salticidae), их яйцами (*Phycas comosus* из Salticidae) или насекомыми, попавшимися в сети других пауков (клептопаразиты – например, *Phidippus audax* из Salticidae), нектаром цветов (*Mysumenoides formosipes* из Thomisidae, десятки видов тропических Salticidae) и даже кровью позвоночных из напитавшихся ею комаров (*Evarcha culicivora* из Salticidae). Но всё же, в большинстве своём, пауки – это неспециализированные хищники-энтомофаги. Это и определяет их роль в экосистемах в качестве естественного регулятора численности насекомых. При этом пауки уничтожают вредных для человека насекомых, «гасят» вспышки численности насекомых-вредителей.

По подсчётам второго соавтора (Н. М. Ковблюка), много лет ведущего каталог всех указаний пауков из Крыма (Ковблюк, 2004; Ковблюк, Кастрьгина, 2015), к настоящему времени на полуострове зарегистрировано 594 вида. Инвентаризация видового состава пауков в крымских заповедниках активно проводилась в последние полтора десятка лет (Ковблюк и др., 2008; Ковблюк, 2012б; Ковблюк, 2013; Ковблюк, 2015; Ковблюк и др., 2016). С территории государственного природного заповедника «Казантипский» (далее в тексте – Казантипский природный заповедник) уже известно 143 вида пауков (Ковблюк, 2012а; Ковблюк и др., 2015; Валюх, Ковблюк, 2019, 2022). Инвентаризация видового состава пауков этого заповедника и прилегающей к нему территории мыса Казантип ещё не завершена. В 2021–2022 годах были предприняты новые исследования, результаты которых представлены ниже.

Цель данной работы – представить новые сведения о видовом составе пауков мыса Казантип, расположенного в Крыму.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала на территории мыса Казантип был проведён в сезоны 2021 и 2022 годов. Сбор пауков осуществлялся почвенными ловушками Барбера, а также, изредка, методом ручного сбора. Материал собран в ходе 34 выездов в заповедник с 25 апреля 2021 года по 24 января 2022 года и с 26 марта по 30 декабря 2022 года. Из 12 установленных ловушечных стационаров новые находки сделаны в восьми. На карте показаны эти восемь стационаров и места находок пауков дополнительным методом – ручным сбором с помощью эксгаустера (рис.1).

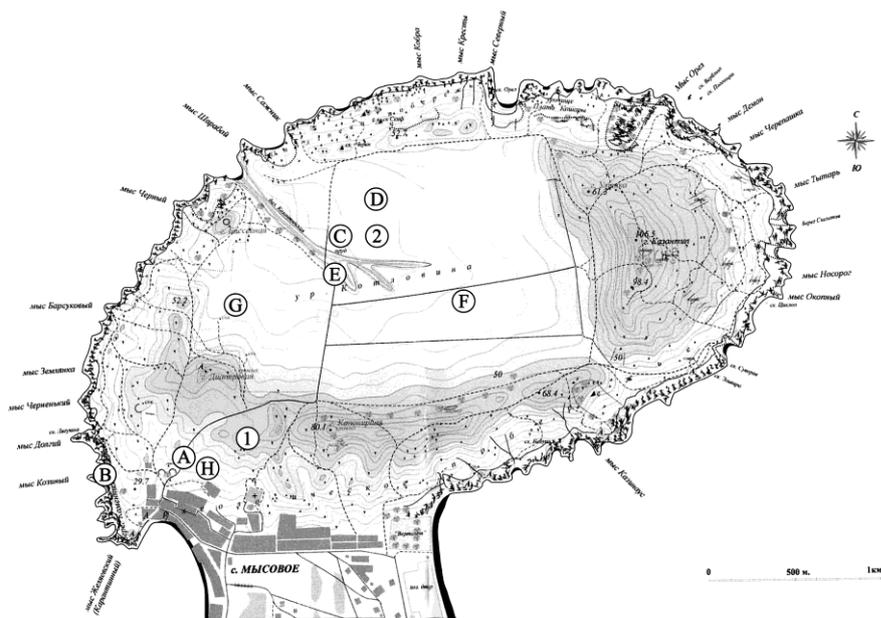


Рис. 1. Места сбора пауков, впервые зарегистрированных на Казантипе
Буквы в кружочках – отлов с использованием ловушек Барбера; цифры в кружочках – отлов вручную.

Описание ловушечных стационаров, где были сделаны новые находки пауков

Стационар А – каменистые степи в южной части мыса Казантип, к юго-западу от центрального шлагбаума заповедника, 45°27'15.06"N, 35°49'33.2"E (рис. 2а).

Стационар В – приморские известняковые обрывы в юго-западной части мыса Казантип, мыс Козиный, 45°27'06.92"N, 35°49'10.07"E (рис. 2б).

Стационар С – каменистые степи в центральной части мыса Казантип, восточная часть котловины, к северу от озера, 45°27'49.48"N, 35°50'19.24"E (рис. 3а).

Стационар D – кустарниковые степи в центральной части мыса Казантип, восточная часть котловины, 45°27'55.02"N, 35°50'28.99"E (рис. 3б).

Стационар Е – побережье пруда неподалёку от балки Казантипской, 45°27'47.41"N, 35°50'23.64"E (рис. 3в).

Стационар F – кустарниковые степи в восточной части котловины мыса Казантип, 45°27'32.55"N, 35°50'39.74"E (рис. 3г).

Стационар G – степи в западной части котловины мыса Казантип, 45°27'43.17"N, 35°49'58.21"E (рис. 4а).

Стационар H – каменистые степи в южной части мыса Казантип, 45°27'09.38"N, 35°49'41.93"E (рис. 4б).

Сборы пауков с помощью эксгаустера

Место сбора № 1 – южная часть мыса Казантип, 45°27'13.25"N, 35°49'40.17"E.

Место сбора № 2 – центральная часть мыса Казантип, в котловине, 45°27'53.03"N, 35°50'30.23"E, 03.05.2022 (рис. 4в).

В общей сложности в 2021–2022 годах было взято 125 проб, содержащих 499 половозрелых (пригодных для идентификации) пауков. Весь собранный материал обработан и хранится в арахнологической коллекции Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского.

Ниже представлен аннотированный список видов пауков, впервые обнаруженных на территории мыса Казантип в 2021–2022 годах. В тексте использованы сокращения: ЛБ – ловушки Барбера, TNU – регистрационное, или инвентарное обозначение коллекции



Рис. 2. Места обитания пауков на мысе Казантип

а – каменистые степи в южной части мыса (стационар А); б – приморские известняковые обрывы в юго-западной части мыса (стационар В).



Рис. 3. Места обитания пауков на мысе Казантип
а – каменистые степи в центральной части мыса (станционар С); *б* – кустарниковые степи в центральной части мыса (станционар D); *в* – побережье пруда неподалёку от балки Казантипской (станционар E); *г* – кустарниковые степи в восточной части котловины мыса (станционар F).



Рис. 4. Места обитания пауков на мысе Казантип:
а – степи в западной части котловины мыса (станционар Г); *б* – каменистые степи в южной части мыса (станционар Н); *в* – степи центральной части мыса Казантип (котловина).

Таврического национального университета имени В. И. Вернадского (ныне – Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского). Сборщик всего материала – И. Ф. Валюх.

Названия ареалов даны по системе К. Б. Городкова (1984) с уточнениями границ широтных зон и частей (секторов) Палеарктики по А. Ф. Емельянову (1974). Ареалы видов указаны по Каталогу пауков Крыма (Ковблюк, Кастрыгина, 2015) и данным с арахнологических сайтов: «Пауки Европы» (Araneae. Spiders of Europe, 2024) и «Каталог пауков мира» (World Spider Catalog, 2024).

СПИСОК ВИДОВ ПАУКОВ, ВПЕРВЫЕ ОБНАРУЖЕННЫХ НА МЫСЕ КАЗАНТИП В 2021–2022 ГОДАХ

Семейство Gnaphosidae

Род *Gnaphosa* Latreille, 1804

1. *Gnaphosa dolosa* Herman, 1879: 2 ♂♂ (TNU – V 144/5), стационар С, 10 лБ, 09–23.05.2021.

Ареал: Западно-центрально-палеарктический неморально-субтропический: от Франции до Казахстана, от Польши до Ирака и Ирана.

2. *Gnaphosa jucunda* Thorell, 1875: 1 ♂ (TNU – V 154/2), стационар С, 10 лБ, 06–19.06.2021.

Ареал: Крымско-кавказско-малоазиатский субтропический: Крым, Краснодарский край, Турция.

3. *Gnaphosa lucifuga* (Walckenaer, 1802): 1 ♂ (TNU – V 206/3), стационар Е, 10 лБ, 10–22.05.2022; 1 ♀ (TNU – V 232/1), там же, 10 лБ, 21.08–3.09.2022.

Ареал: Западно-центрально-палеарктический полизональный: от Испании до Китая, от Скандинавии до Сицилии и Анатолии, Ирака и Пакистана.

Род *Zelotes* Gistel, 1848

4. *Zelotes longipes* (L. Koch, 1866): 1 ♂ (TNU – V 237/1), стационар Н, 10 лБ, 04–19.09.2022; 1 ♂ (TNU – V 241/6), там же, 10 лБ, 03–18.10.2022.

Ареал: Транс-палеарктический борео-неморальный: от Португалии до Приморья, от Скандинавии до Анатолии и Ирака.

5. *Zelotes orenburgensis* Tuneva & Eyunin 2003: 2 ♀♀ (TNU – V 191/4), стационар Е, 10 лБ, 26.03–10.04.2022; 1 ♂ (TNU – V 233/3), там же, 10 лБ, 03–18.09.2022.

Ареал: Центральнопалеарктический суббореальный неморальный: от Крыма до Оренбургской области России и Казахстана, на юг до Дагестана.

6. *Zelotes prishutovae* Ponomarev & Tsvetkov, 2006: 1 ♂ (TNU – V 152/8), стационар С, 10 лБ, 23.05.–06.06.2021.

Ареал: Европейско-суббореальный неморальный: Греция, Турция, Украина, Европейская часть России.

7. *Zelotes segrex* (Simon, 1878): 1 ♂ (TNU – V 161/3), стационар D, 10 лБ, 19.06–4.07.2021; 1 ♂ (TNU – V 230/1), стационар Е, 10 лБ, 02–20.07.2022; 1 ♂ (TNU – V 227/1), стационар F, 10 лБ, 03–21.07.2022, И. В.; 1 ♂ (TNU – V 228/2), стационар G, 10 лБ, 03–20.07.2022.

Ареал: Западно-центрально-палеарктический неморально-субтропический: от Португалии до Казахстана, от Харьковской области Украины до Крита и Анатолии.

Семейство Hahniidae

Род *Hahnia* C. L. Koch, 1841

8. *Hahnia nava* (Blackwall, 1841): 2 ♂♂ (TNU – V 173/2), южная часть мыса Казантип, место сбора № 1, эксгаустером, 4.11.2021.

Ареал: Транспалеарктический суббореальный неморальный: от Португалии до Японии, от Скандинавии до Греции, Турции, Армении и Афганистана.

Семейство Lycosidae

Род *Trochosa* C. L. Koch, 1847

9. *Trochosa robusta* (Simon, 1876): 1 ♀ (TNU – V 215/4), стационар F, 10 лБ, 23.05–5.06.2022.

Ареал: Транс-палеарктический неморально-субтропический: от Испании до Японии, от Карелии до Анатолии и Ирана.

Семейство Theridiidae

Род *Steatoda* Sundevall, 1833

10. *Steatoda albomaculata* (De Geer, 1778): 1 ♂ (TNU – V 145/1), стационар B, 10 лБ, 08–22.05.2021.

Ареал: Космополитный полизональный.

Семейство Thomisidae

Род *Heriæus* Simon, 1875

11. *Heriæus horridus* Tystshenko, 1965: 1 ♂ (TNU – V 156/1), стационар A, 10 лБ, 05–20.06.2021.

Ареал: Центральнo-палеарктический умеренный: Украина, Европейская часть России и Западная Сибирь, Казахстан, Кыргызстан.

Семейство Zodariidae

Род *Zodarion* Walckenaer, 1826

12. *Zodarion thoni* Nosek, 1905: 1 ♂ (TNU – V 200/2), центральная часть мыса Казантип, место сбора № 2, эксгаустером, 3.05.2022; 1 ♀ (TNU – V 234/2), стационар F, 10 лБ, 04–19.09.2022.

Ареал: Западно-палеарктический неморально-субтропический: Греция, Македония, Болгария, Крит, Ливан, Анатолия, Украина, весь Кавказ, Волгоградская область России, Калмыкия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По итогам сборов 2021–2022 годов список видов пауков пополнен 12 видами. Всего, с учётом новых находок, на Казантипе обнаружено 155 видов пауков. Это составляет 26 % от всего количества видов пауков в Крыму, представленного 594 видами.

По количеству видов пауков Казантипский природный заповедник занял второе место среди всех заповедников Крыма. Больше видов известно только из Карадагского природного заповедника (табл. 1).

Таблица 1

Количество видов пауков, отмеченных в крымских заповедниках

№	Заповедник	Количество отмеченных видов пауков	Литературный источник
1	Карадагский природный заповедник	344	Ковблюк и др., 2016
2	Казантипский природный заповедник	155	Наши данные
3	Национальный парк «Крымский»	143	Ковблюк, 2013
4	Заповедник Мыс Мартьян	140	Ковблюк и др., 2008
5	Ялтинский горно-лесной природный заповедник	134	Ковблюк, 2012б
6	Опукский природный заповедник	117	Ковблюк, 2015
7	Заповедник «Лебяжьи острова»	1	Ковблюк, 2007; Nadolny et al., 2012

Необходимо отметить, что крымские заповедники изучены по паукам неравномерно. Видовой состав пауков Мартыяна и Карадага изучен досконально, и находки дополнительных видов, хотя теоретически и возможны, но маловероятны. Напротив, национальный парк «Крымский», Ялтинский горно-лесной и Опуцкий заповедники изучены весьма поверхностно – существующие данные о видовом составе пауков в этих заповедниках основаны на небольших по объёму, не регулярных и не систематических сборах. Реальные цифры, отражающие видовое разнообразие пауков в этих заповедниках, должны быть раза в два выше нынешних (табл. 1).

По нашим оценкам, реальное разнообразие пауков на мысе Казантип составляет около 200 видов, то есть примерно треть от известного сейчас видового состава пауков Крымского полуострова. На полное выявление видового состава пауков локальной фауны Казантипа и будет направлена наша дальнейшая работа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Казантипа впервые обнаружены 12 видов пауков: *Gnaphosa dolosa*, *G. jucunda*, *G. lucifuga*, *Hahnia nava*, *Heriaeus horridus*, *Steatoda albomaculata*, *Trochosa robusta*, *Zelotes longipes*, *Z. orenburgensis*, *Z. prishutovae*, *Z. segrex*, *Zodarion thoni*.

Список видов пауков Казантипа с учётом новых данных составляет 155 видов.

Благодарности. Авторы выражают глубокую благодарность старшему научному сотруднику Казантипского природного заповедника Н. А. Литвинюк за поддержку и организацию комфортных условий работы на территории мыса Казантип.

Список литературы

- Валюх И. Ф., Ковблюк Н. М. Дополнение к списку видов пауков (Arachnida, Aranei) Казантипского природного заповедника (Крым) // Экосистемы. – 2019. – Вып. 17. – С. 56–63.
- Валюх И. Ф., Ковблюк Н. М. Пополнение списка видов пауков (Arachnida, Aranei) Казантипского природного заповедника (Крым) // Учёные записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2022. – Т. 8 (74), № 1. – С. 43–50.
- Городков К. Б. Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179-221. – Ленинград: Наука, 1984. – 62 с.
- Емельянов А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53, № 3. – С. 497–522.
- Ковблюк Н. М. Каталог пауков (Arachnida: Aranei) Крыма // Вопросы развития Крыма (научно-практический дискуссионно-аналитический сборник). – Симферополь: Таврия-Плюс, 2004. – С. 211–262.
- Ковблюк Н. М. Незнученность пауков (Arachnida, Aranei) в заповедниках Крыма // Материалы IV международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма – 2007» (Симферополь, 2 ноября 2007 г.). – Симферополь, 2007. – С. 74–76.
- Ковблюк Н. М. Первые данные о видовом составе пауков (Arachnida, Aranei) Казантипского природного заповедника (Крым) // Учёные записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2012а. – Т. 25 (64), № 3. – С. 66–73.
- Ковблюк Н. М. Предварительные данные о пауках (Arachnida, Aranei) Ялтинского горно-лесного природного заповедника (Крым) // Учёные записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2012б. – Т. 25 (64), № 4. – С. 82–97.
- Ковблюк Н. М. Новые данные о пауках (Arachnida: Aranei) Крымского природного заповедника (Крым) // Учёные записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Т. 26 (65), № 1. – С. 61–79.
- Ковблюк Н. М. Пауки (Arachnida, Aranei) Опуцкого природного заповедника (Крым, Украина) // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2015. – Т. 23, вып. 1. – С. 58–69.
- Ковблюк Н. М., Гнелица В. А., Надольный А. А., Кастрьгина З. А., Кукушкин О. В. Пауки (Arachnida: Aranei) Карадагского природного заповедника (Крым) // Экосистемы. – 2016. – Вып. 3 (33). – С. 3–288.
- Ковблюк Н. М., Кастрьгина З. А. Обновлённый каталог пауков (Arachnida, Aranei) Крыма // Українська ентомофауністика. – 2015. – Т. 6, № 2. – С. 1–81.
- Ковблюк Н. М., Надольный А. А., Гнелица В. А., Жуковец Е. М. Пауки (Arachnida, Aranei) заповедника Мыс Мартыян (Крым, Украина) // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2008. – Т. 4, вып. 1. – С. 3–40.

Ковблюк Н. М., Надольный А. А., Кастрыгина З. А., Валюх И. Ф. Новые данные о видовом составе пауков (Arachnida, Aranei) Казантипского природного заповедника (Крым) // Учёные записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2015. – Т. 1 (67), № 2. – С. 36–46.

Araneae. Spiders of Europe [Электронный ресурс]. – 2024. Режим доступа: <https://www.araneae.nmbe.ch> (дата обращения: 25.03.2024).

Nadolny A. A., Ponomarev A. V., Dvadenko K. V. A new wolf spider species in the genus *Alopecosa* Simon, 1885 (Araneae: Lycosidae) from Eastern Europe // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3484, N 1. – P. 83–88.

World Spider Catalog [Электронный ресурс]. – 2024. Режим доступа: <https://wsc.nmbe.ch> (дата обращения: 25.03.2024).

Valyukh I. F., Kovblyuk M. M. Additional data about the spiders (Arachnida: Aranei) of the Cape Kazantip (Crimea) // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 49–57.

Twelve species of spiders were found for the first time on the territory of Cape Kazantip (*Gnaphosa dolosa*, *G. jucunda*, *G. lucifuga*, *Hahnia nava*, *Heriaeus horridus*, *Steatoda albomaculata*, *Trochosa robusta*, *Zelotes longipes*, *Z. orenburgensis*, *Z. prishutovae*, *Z. segrex*, *Zodarion thoni*). Taking into account our previous research, 155 species of spiders are known from the State Nature Reserve “Kazantipsky” and the adjacent territory of the Cape Kazantip: Agelenidae – *Agelena orientalis*, *Eratigena agrestis*, *Tegenaria lapicidinarum*; Amaurobiidae – *Amaurobius erberi*; Araneidae – *Aculepeira armida*, *Agalenatea redii*, *Araneus circe*, *A. diadematus*, *Argiope bruennichi*, *A. lobata*, *Gibbaranea bituberculata*, *Larinioides folium*, *L. ixobolus*, *Mangora acalypha*, *Neoscona adianta*; Atypidae – *Atypus muralis*; Cheiracanthiidae – *Cheiracanthium elegans*, *C. erraticum*, *C. punctorium*; Dictynidae – *Archaeodictyna minutissima*, *Devade tenella*, *Lathys lehtineni*, *L. stigmatisata*; Dysderidae – *Dysdera crocata*, *D. lata*, *Harpactea azowensis*, *H. doblikae*, *H. longobarda*, *H. rubicunda*; Eresidae – *Eresus kollari*; Gnaphosidae – *Berlandina shumskyi*, *Civizelotes caucasicus*, *C. gracilis*, *Drassodes lapidosus*, *Drassyllus crimeaensis*, *D. praeficus*, *Gnaphosa dolosa*, *G. jucunda*, *G. lucifuga*, *G. moesta*, *Haplodrassus dalmatensis*, *H. signifier*, *Leptopilos memorialis*, *Marinarozelotes malkini*, *Micaria albovittata*, *M. bosmansii*, *M. donensis*, *Nomisia aussereri*, *N. exornata*, *Poecilochroa senilis*, *Talanites strandi*, *Zelotes electus*, *Z. eugenei*, *Z. hermani*, *Z. longipes*, *Z. orenburgensis*, *Z. prishutovae*, *Z. segrex*, *Z. tenuis*; Hahnidae – *Hahnia nava*; Linyphiidae – *Agyreta rurestris*, *Ceratinella brevis*, *Cresmatoneta mutinensis*, *Lepthyphantes leprosus*, *Maso gallicus*, *Megalepthyphantes nebulosus*, *Microlinyphia pusilla*, *Microneta viaria*, *Sintula retroversus*, *Staveleya pusilla*, *Stemonyphantes lineatus*; Liocranidae – *Agroeca brunnea*, *A. cuprea*, *A. lusatica*; Lycosidae – *Alopecosa accentuata*, *A. pentheri*, *A. pulverulenta*, *A. solitaria*, *A. taeniopus*, *Arctosa leopardus*, *Geolycosa vultuosa*, *Hogna radiata*, *Lycosa praegrans*, *Pardosa luctinosa*, *P. pontica*, *Trochosa robusta*; Mimetidae – *Ero flammeola*, *E. furcata*, *Mimetus laevigatus*; Oxyopidae – *Oxyopes heterophthalmus*; Philodromidae – *Pulchellodromus medius*, *Thanatus arenarius*, *T. atratus*, *T. imbecillus*, *T. oblongiusculus*, *T. pictus*, *T. striatus*, *T. vulgaris*; Pholcidae – *Pholcus crassipalpis*, *Spermophora senoculata*; Pisauridae – *Pisaura mirabilis*; Salticidae – *Aelurillus v-insignitus*, *A. laniger*, *A. m-nigrum*, *Ballus chalybeius*, *Chalcoscirtus infimus*, *Euophrys frontalis*, *Heliophanus cupreus*, *H. flavipes*, *H. kochii*, *H. lineiventris*, *Leptorchestes berlinensis*, *Neon rayi*, *Pellenes brevis*, *P. nigrociliatus*, *P. seriatus*, *Phlegra cinereofasciata*, *P. fasciata*, *Pseudeuophrys obsoleta*, *Pseudicius encarpatus*, *Salticus zebraneus*, *Synageles scutiger*, *Talavera logunovi*; Scytodidae – *Scytodes thoracica*; Synsphyridae – *Synsphyris lehtineni*; Theridiidae – *Anatolidion gentile*, *Crustulina stricta*, *Enoplognatha thoracica*, *Episinus truncatus*, *Euryopsis quinqueguttata*, *Latrodectus tredecimguttatus*, *Parasteatoda tepidariorum*, *Steatoda albomaculata*, *S. paykulliana*, *S. triangulosa*; Thomisidae – *Bassaniodes caperatus*, *Heriaeus horridus*, *H. oblongus*, *H. orientalis*, *Misumena vatia*, *Ozyptila atomaria*, *O. claveata*, *O. pullata*, *O. scabricula*, *Runcinia grammica*, *Thomisus onustus*, *Xysticus acerbus*, *X. kochi*, *X. laetus*, *X. marmoratus*; Titanocidae – *Nurscia albosignata*; Trachelidae – *Trachelas minor*; Zodariidae – *Zodarion morosum*, *Z. thoni*; Zoridae – *Zora manicata*.

Key words: spiders, Aranei, Kazantip Nature Reserve, new faunal finds.

Поступила в редакцию 04.04.24

Принята к печати 03.05.24

Фитосанитарная оценка Арборетума Никитского ботанического сада и прогноз развития патогенных организмов

Исигов В. П., Трикоз Н. Н., Шармагий А. К.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
nata.trikoz.54@mail.ru, alexander_sharma@mail.ru

В Арборетуме Никитского ботанического сада выявлено 30 видов вредителей, 739 экз. (очагов) (74 %); 34 вида возбудителей грибных болезней, 211 экз. (21 %); в том числе: 22 вида трутовых грибов, 143 экз. (14 %); 6 видов мучнисто-росяных грибов, 41 экз. (4 %); 4 вида ржавчинных грибов, 19 экз. (2 %); 2 вида пятнистостей листьев, 8 экз. (1 %); 1 вид цветковых полупаразитов 50 экз. (5 %). Общее количество повреждаемых и поражаемых древесных интродуцентов составляет 1000 экз. Количество повреждаемых растений в 2023 году сократилось по сравнению с 2022 года на 26 %; уменьшилось количество очагов австралийского желобчатого червеца (на 55 %), продолговатой подушечницы (49 %), самшитовой огневки (28 %). Выявлено 4 новых вида вредителей с общим количеством повреждаемых древесных растений 72 экз., доминирует дубовая широкоминирующая моль (61 экз.). На 93 % увеличилось количество повреждаемых растений пальмовым мотыльком: с 6 экз. в 2022 году до 84 экз. в 2023 году. По другим видам вредителей не отмечено увеличения повреждаемых растений. В Арборетуме выявлено 22 вида ксилотрофных базидиомицетов; количество поражаемых древесных растений трутовыми грибами составляет 143 экз., по числу растений-хозяев доминирует бугристый трутовик – *Fuscoporia torulosa*, 92 поражаемых дерева. Количество видов фитопатогенных грибов по сравнению с предыдущим годом увеличилось на 5 видов: *Byssomerulius corium*, *Gloeophyllum abietinum*, *Coprinus micaceus*, *Lentinus lepideus*, *Ganoderma cupreolaccatum*. Количество видов поражаемых растений трутовыми грибами в 2023 году не изменилась и составляет 58 видов. Мучнисто-росяных грибов выявлено 6 видов на 7 видах древесных растений, общее количество поражаемых растений – 41 экз. Ржавчинных грибов выявлено 4 вида на 5 видах растений, общее количество поражаемых растений – 19 экз. Грибов, вызывающих пятнистости листьев, выявлено 2 вида на 2 таксонах растений, общее количество поражаемых растений – 8 экз. Количество растений, пораженных цветковым полупаразитом арцеутобиумом, составляет 50 экз., на протяжении последних 5 лет количество поражаемых растений не меняется. В 2023 году в Арборетуме погибло 171 экз. древесных интродуцентов 55 видов: по сравнению с 2022 года количество погибших растений увеличилось на 130 экз. От вредителей – австралийского желобчатого червеца и самшитовой огневки – погибло 104 экз. (61 %); от климатической засухи и неблагоприятных экологических факторов – 54 экз., (31 %); от цветкового паразита – 2 экз.; от корневых гнилей – 1 экз. В Арборетуме Никитского ботанического сада выявлено 4 вида инвазивных вида вредителей: пальмовый мотылек, самшитовая огневка, австралийский желобчатый червец, каштановая минирующая моль; изучены их биология и экология.

Ключевые слова: вредители, грибы, цветковые полупаразиты, Крым, арборетум, динамика, Никитский ботанический сад, фитосанитарный мониторинг.

ВВЕДЕНИЕ

Арборетум Никитского ботанического сада расположен в центральной части Южного берега Крыма, здесь произрастает около 2 тыс. видов и форм древесных растений (Плугатарь, 2016). Коллекции древесных интродуцентов размещены в четырех основных парках ботанического сада – Верхнем, Нижнем, Приморском и Монтедоре на площади около 40 га, на высоте от 40 до 180 м. н. у. м. Верхний и Нижний парки самые старые, расположены на высоте 100–150 м. н. у. м., возраст отдельных растений составляет около 200 лет. Парки Приморский и Монтедор самые молодые, расположены вблизи моря на высотах 10–50 м, максимальный возраст растений не превышает 50–70 лет. В северной и восточной части Арборетум граничит с Ялтинским горно-лесным заповедником и заповедником «Мыс Мартыан», пространственная изоляция отсутствует, в связи с чем в Арборетум легко проникают патогенные организмы с природных территорий. Кроме того, вместе с

интродукцией в Арборетум заносится и много сопутствующих с растениями вредителей и болезней. В настоящее время в Арборетуме насчитывается 30 видов вредителей, 34 возбудителя грибных болезней и 1 вид цветкового полупаразита. Фитосанитарный мониторинг позволяет своевременно выявлять патогенные виды, осуществлять контроль за их распространением и составлять прогноз их развития (Исиков, Трикоз, 2017).

Цель исследования – установить видовой состав патогенных организмов, определить структуру патосистемы арборетума ботанического сада, выявить динамику развития патогенов с целью организовать фитосанитарный мониторинг за новыми видами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В Арборетуме Никитского ботанического сада с 2015 года ежегодно осуществляется фитосанитарный мониторинг, который включает фитопатологическую и энтомологическую инвентаризацию всех растений во всех четырех парках Сада. Основные положения проведения мониторинга за патогенными организмами изложены в монографии «Фитосанитарный мониторинг в парковых насаждениях Крыма» (Исиков, Трикоз, 2019). Состояние каждого интродуцента оценивается по 5-балльной шкале, где: 1 – растение здоровое, 2 – с признаками усыхания 25 % кроны, 3 – с признаками усыхания 50 % кроны, 4 – с усыханием более 75 % кроны, 5 – растение погибло. Одновременно производится отбор микологических и энтомологических образцов для идентификации патогенов, учитывается также интенсивность развития вредителей и болезней. Вредителей выявляли методом визуального контроля, осматривая вегетативные и генеративные органы растения, идентификация осуществлялась по отечественным определителям (Борхсениус, 1937; Борхсениус, 1963; Карпун и др., 2015). Степень заселения растений учитывали по 3-х балльной шкале: 1 – балл – на растении присутствуют единичные особи фитофага; 2 – вредитель встречается часто, но имеет незначительные повреждения растения; 3 – на растении отмечено сплошное и массовое заселение в целом или его значительной части. Дупла рассматривались как места развития трутовых грибов, вызывающих стволовые и корневые гнили. Цветковые полупаразиты учитывались по наличию на растениях вегетативных органов паразита или по характерным повреждениям стволов и ветвей (муфтообразные вздутия, «ведьмины метлы», искривленные ветки). Фиксировались также все другие факторы, отрицательно влияющие на рост и развитие растений: повреждения морозом, отмирание от засухи, отсутствие полива, подтопление, учитывались качество ухода, наличие на растениях бактериозов.

Вредители представлены в международной системе Fauna Europaea: Database / Funded by EU BON [http. www. fauna-eu.org](http://www.fauna-eu.org). Грибы на древесных растениях представлены в микологической системе MycoBank (www.mycobank.org). Ботанические названия древесных растений приведены в современной международной классификации по GBIF (www.gbif.org).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2023 году патосистема Арборетума Никитского ботанического сада имела следующий вид: 30 видов вредителей, 739 экз. (очагов) (74 %); возбудителей грибных болезней 34 вида, 211 экз. (21 %); в том числе: трутовых грибов 22 вида, 143 экз. (14 %); мучнисто-росяных грибов 6 видов, 41 экз. (4 %); ржавчинных грибов 4 вида, 19 экз. (2 %); пятнистостей листьев 2 вида, 8 экз. (1 %); цветковых полупаразитов (можжевельодник можжевельовый, арцеутобиум) 50 экз. (5 %); всего в Арборетуме насчитывается 1000 экз. поражаемых и повреждаемых растений.

ВРЕДИТЕЛИ

Dynaspidiotus britannicus Newst – британская щитовка, специализированный вредитель на *Laurus nobilis* L.; в 2022 г. выявлено 15 очагов, в 2023 г. – 4 очага.

Icerya purchasi Mask. – австралийский желобчатый червец, многоядный вредитель-полифаг, выявлен на 26 видах растений: *Celtis planchoniana* K. I. Chr. (1 экз.), *Cercis siliquastrum* L. (1), *Cercocarpus betuloides* Nutt. (2), *Cistus tauricus* J.Presl & C.Presl. (12), *Cistus ladaniferus* L. (1), *Clematis vitalba* L. (1), *Erica carnea* L. (1), *Fontanesia phyllireoides* Labill. (1), *Genista aetnensis* (Biv.) DC. (4), *Hedera colchica* (K. Koch) K. Koch (2), *Hedera helix* L. (2), *Indigofera potanini* Graib (1), *Laburnum anagyroides* Medic. (49), *Laurocerasus officinalis* Roem. (4), *Laurus nobilis* L. (49), *Laurus nobilis* ‘Salicifolia’ (2), *Lespedeza bicolor* Turcz. (1), *Mahonia aquifolium* (Pursh). Nutt. (10), *Pittosporum heterophyllum* Franch. (29), *Nandina domestica* Thunb. (1), *Pittosporum tobira* Ait. (13), *Poncirus trifoliata* (L.) Raf. (2), *Quercus castaneifolia* C.A. Mey. (2), *Rhamnus alaternus* L. (1), *Sarcococca humilis* Stapf. (1), *Spartium junceum* L. (6); в 2022 г. выявлено 337 очагов, в 2023 г. 151 очага, число очагов уменьшилось на 186 единиц; количество повреждаемых растений сократилось на 37 таксонов: в 2022 г. было 63 вида, в 2023 г. 26 видов.

Cydalima perspectalis Walker. – самшитовая огневка, специализированный вредитель на *Buxus balearica* Lam. (5), *Buxus sempervirens* L. (123); в 2022 г. выявлено 178 очагов, в 2023 г. 128 очагов.

Saissetia hemispherica Targ. – полушаровидная ложнощитовка, специализированный вредитель на *Taxus baccata* L. (14); в 2022 г. выявлено 16 очагов, в 2023 г. 14 очагов.

Trialeurodes lauri Sign. – лавровая белокрылка, специализированный вредитель на *Laurus nobilis* L.; в 2022 г. выявлено 13 очагов, в 2023 г. 20 очагов.

Eriococcus buxi Fonsc. – самшитовый войлочник, специализированный вредитель на *Buxus sempervirens* L. (8); в 2022 г. выявлено 17 очагов, в 2023 г. 8 очагов.

Trioza alacris Flor. – лавровая листоблошка. Специализированный вредитель на *Laurus nobilis* L.; в 2022 г. выявлено 19 очагов, в 2023 г. 13 очагов.

Psylla pulchella Low. – багрянниковая листоблошка, специализированный вредитель на *Cercis siliquastrum* L. (1); в 2022 г. выявлено 2 очага, в 2023 г. 1 очаг.

Filippia viburni Sign. – калиновая подушечница, специализированный вредитель на *Viburnum tinus* L. (8); в 2022 г. выявлено 38 очагов, в 2023 г. 8 очагов.

Cinara cedri Mun. – кедровая тля, специализированный вредитель на *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carriere (6), *Cedrus atlantica* ‘Pendula’ (1), *Cedrus deodara* (Lamb.) G. Don (22), *Cedrus libani* A. Rich. (1); в 2022 г. выявлено 29 очагов, в 2023 г. 30 очагов.

Stephanitis pyri F. – грушевый клоп кружевница, специализированный вредитель на растениях семейства Rosaceae: *Chaenomeles speciosa* (2), *Cotoneaster adpressus* Bois (1),

Cotoneaster dammeri C.K. Schneid. (1), *Cotoneaster dielsianus* E.Pritz. (1), *Cotoneaster franchetii* Boiss. (3), *Cotoneaster simonsii* Baker (1), *Crataegus crus galli* L. (2), *Crataegus mollis* (Torr. & Gray) Scheele (1), *Crataegus pedicillata* Sarg. (1), *Crataegus stevenii* Pojark. (1), *Crataegus submollis* Sarg. (1), *Malus purpurea* (A.Barbier) Rehder (1), *Malus scheideckeri* Zab. (1), *Malus species* (2), *Sorbus domestica* L. (1); в 2022 г. выявлено 26 очагов, в 2023 г. 20 очагов; количество повреждаемых растений сократилось на 1 таксон: в 2022 г. было 16 видов, в 2023 г. 15 видов.

Cameraria ohridella Deschka et Dimiç – каштановая минирующая моль, специализированный вредитель на *Aesculus hippocastanum* L. (13), *Aesculus pavia* L. (1); в 2022 г. выявлено 12 очагов, в 2023 г. 14 очагов.

Unaspis euonymi Comst. – бересклетовая щитовка, специализированный вредитель на *Euonymus japonicus* Thunb. (7), *Euonymus japonicus* f. *microfilla* (2); в 2022 г. выявлено 20 очагов, в 2023 г. 2 очага.

Psylla euxina Loginova – крушиновая листоблошка, специализированный вредитель на *Rhamnus alaternus* L. (1); в 2022 г. выявлено 10 очагов, в 2023 г. 1 очаг.

Chloropulvinaria floccifera Westw – продолговатая подушечница, многоядный вредитель-полифаг, выявлен на 17 видах растений: *Arbutus unedo* L. (1), *Cephalotaxus harringtonia* var. *drupaceae* (5), *Cephalotaxus fortunei* Hook. (1), *Cephalotaxus harringtonia* var. *sinensis* (1), *Euonymus japonicus* Thunb. (2), *Ilex aquifolium* L. (17), *Ilex pernyi* Franch. (2), *Prunus lusitanica* (L.) Roem. (1), *Laurus nobilis* L. (1), *Photinia serrulata* Lindl. (2), *Pittosporum*

heterophyllum Franch. (20), *Pittosporum tobira* Ait. (5), *Taxus baccata* L. (29), *Viburnum rhytidophyllum* Hemsl. (1), *Zanthoxylum longipes* Rose (1). *Zanthoxylum simulans* Hance (2); в 2022 г. выявлено 178 очагов, в 2023 г. 91 очаг; количество повреждаемых растений сократилось на 3 таксона: в 2022 г. было 19 видов, в 2023 г. 16 видов.

Euphyllura phillyrea Frst. – маслиновая листоблошка, специализированный вредитель на растениях семейства Oleaceae: *Phillyrea angustifolia* L. (1), *Phillyrea latifolia* L. (5), *Phillyrea media* Ten. (1); в 2022 г. выявлено 15 очагов, в 2023 г. 7 очагов; количество повреждаемых растений сократилось на 1 таксон: в 2022 г. было 4 вида, в 2023 г. 3 вида.

Metcalfa pruinosa Say – белая цикадка, специализированный вредитель на *Osmarea burkwoodii* Burkw. et Skipwith (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Corythucha arcuata Say – дубовый клоп кружевница (коритуха), специализированный вредитель на видах рода *Quercus*: *Quercus castaneifolia* C.A. Mey. (10), *Quercus cerris* L. (3), *Quercus myrsinifolia* Blume (3), *Quercus pubescens* Willd. (4), *Quercus robur* L. (1); в 2022 г. выявлено 16 очагов, в 2023 г. 21 очаг.

Leucaspis pusilla Low – сосновая щитовка обыкновенная, специализированный вредитель на видах рода *Pinus*: *Pinus mugo* Turra (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Aphis nerii Boyer – тля желтая олеандровая, специализированный вредитель на *Nerium oleander* L. (9); в 2022 г. выявлено 9 очагов, в 2023 г. 9 очагов.

Frauenfeldiella jelinekii Frauenf. – калиновая белокрылка, специализированный вредитель на *Viburnum tinus* L. (8); в 2022 г. выявлено 7 очагов, в 2023 г. 8 очагов.

Tetranychus urticae Koch. – паутинный клещ обыкновенный, многоядный вредитель-полифаг, выявлен *Nerium oleander* L. (20); в 2022 г. выявлено 22 очага, в 2023 г. 20 очагов.

Paysandisia archon Burmeister – пальмовый мотылек, специализированный вредитель на *Chamaerops humilis* L. (4), *Sabal minor* (Jacq.) Pers. (1), *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H. Wendl. (73); в 2022 г. выявлено 6 очагов, в 2023 г. 84 очага; количество повреждаемых растений увеличилось на 1 таксон: в 2022 г. было 2 вида, в 2023 г. 3 вида.

Coccus hesperidum L. – мягкая ложнощитовка, многоядный вредитель-полифаг, выявлен *Trachelospermum jasminoides* (Lindl.) Lem. (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Aphis species – тля обыкновенная, многоядный вредитель-полифаг, выявлен *Spartium junceum* L. (2); в 2022 г. выявлено 2 очага, в 2023 г. 2 очага.

Phyllobius sinuatus F. – узорчатый листовой долгоносик, многоядный вредитель-полифаг, выявлен *Viburnum tinus* L. (3), *Ligustrum vulgare* L. (1); в 2022 г. выявлено 4 очага, в 2023 г. 4 очага.

Aspidiotus nerii Bouche – олеандровая щитовка, специализированный вредитель на *Nerium oleander* L. (1); в 2023 г. выявлен 1 очаг.

Otiorhynchus subcatus F. – бороздчатый долгоносик, специализированный вредитель на *Laurus nobilis* L. (5); в 2023 г. выявлено 5 очагов.

Acrocercops brongniardella F. – дубовая широкоминирующая моль, специализированный вредитель на *Quercus pubescens* Willd. (58), *Quercus cerris* L. (3); в 2023 г. выявлен 61 очаг.

Chrysolina americana L. – розмариновый листоед, специализированный вредитель на *Rosmarinus officinalis* L. (5); в 2023 г. выявлено 5 очагов.

Всего в Арборетуме Никитского ботанического сада в 2023 году выявлено 30 видов вредителей, что на один вид больше, чем было в 2022 году. Из вредителей доминируют: австралийский желобчатый червец – 151 экз. (23 %), самшитовая огневка – 128 экз. (19 %), продолговатая подушечница – 91 экз. (14 %), пальмовый мотылек – 84 экз. (11 %).

Общее количество повреждаемых растений в 2023 году сократилось по сравнению с 2022 годом на 26 %, с 998 до 739 экз. Больше всего сократилось очагов: австралийского желобчатого червца (на 55 %), продолговатой подушечницы (49 %), самшитовой огневки (28 %). Сократилось и количество поражаемых видов растений на 33 %, с 116 видов в 2022 г. до 78 видов в 2023 году В Арборетуме выявлено 4 новых вида вредителей с общим количеством повреждаемых древесных растений 72 экз., доминирует дубовая широкоминирующая моль (61 экз.)

На 93 % увеличилось количество повреждаемых растений пальмовым мотыльком: с 6 экз. в 2022 году до 84 экз. в 2023 году. По другим видам вредителей не отмечено увеличения повреждаемых растений. В 2023 году из-за неблагоприятных погодных условий для развития вредителей, не наблюдалось развитие 4 видов вредителей, которые фиксировались в предыдущие годы: фисташковой галловой тли, дубовой орехотворки, ацизии мимозовой, японской восковой ложнощитовки.

ГРИБНЫЕ БОЛЕЗНИ

Базидиальные ксилотрофы

Subantrodia juniperina (Murrill) Audet. – антродия можжевельниковая, однолетний специализированный трутовый гриб, вызывающий стволовую гниль у *Juniperus excelsa* M. Bieb. (1 экз.); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Fomitiporia punctata (P. Karst.) Murrill – трутовик точечный, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий стволовую гниль у *Lonicera tatarica* L. (1), *Laurocerasus officinalis* Roem. (1), *Laburnum anagyroides* Medic. (1), *Osmanthus fragrans* Lour. (1), *Rhamnus alaternus* L. (1); в 2022 г. выявлено 5 очагов, в 2023 г. 5 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 5 видов, в 2023 г. 5 видов.

Fomes fomentarius (L.) Fr. – настоящий трутовик, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий стволовую гниль у *Aesculus hippocastanum* L. (3), *Platanus×acerifolia* (Aiton) Willd. (1), *Quercus suber* L. (1); в 2022 г. выявлено 2 очага, в 2023 г. 5 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 2 вида, в 2023 г. 3 вида.

Phellinus igniarius (L.) Quel. – ложный трутовик, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий стволовую гниль у *Phillyrea latifolia* L. (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 1 вид, в 2023 г. 1 вид.

Porodaedalea pini (Brot.) Murrill – сосновая губка, многолетний специализированный трутовый гриб, вызывающий стволовую гниль у древесных растений рода *Pinus*: *Pinus halepensis* Mill. (2), *Pinus pinea* L. (2); в 2022 г. выявлено 5 очагов, в 2023 г. 4 очага; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 3 вида, в 2023 г. 2 вида.

Corioloopsis gallica (L.) Ryvar den – фуналия гальская, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий стволовую гниль у *Ligustrum species* (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 1 вид, в 2023 г. 1 вид.

Inonotus hispidus (Bull.) P. Karst. – щетинистый трутовик, однолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий стволовую гниль у *Fraxinus oxycarpa* M.Bieb. et Willd. (1), *Malus orientalis* Uglitzk (1), *Ulmus minor* Mill. (1); в 2022 г. выявлено 3 очага, в 2023 г. 3 очага; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 3 вида, в 2023 г. 3 вида.

Inonotus tamaricis (Pat.) Fiasson & Niemela – тамариковый трутовик, однолетний специализированный трутовый гриб, вызывающий стволовую гниль у *Tamarix romasissima* Ledeb. (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Inocutis dryophila (Bull.) P. Karst. – дубовый трутовик, однолетний специализированный трутовый гриб, вызывающий стволовую гниль у древесных растений семейства Fagaceae; *Quercus pubescens* Willd. (2); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 2 очага.

Stereum hirsutum (Willd.) Pers. – стереум шерстистый, многолетний базидиомицет-полифаг, вызывающий периферическую стволовую гниль у *Laurocerasus officinalis* Roem. (1), *Laurus nobilis* L. (3); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 4 очага; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 1 вид, в 2023 г. 2 вида.

Byssomerulius corium (Fr.) Parmasto – биссомерулиус кожистый, многолетний базидиомицет-полифаг, вызывающий периферическую стволовую гниль у *Pittosporum tobira* Ait. (1), *Crataegus crus galli* L. (1); в 2023 г. выявлено 2 очага; количество повреждаемых растений в 2023 г. 2 вида.

Gloeophyllum abietinum (Fr.) Bres. – глеофил пихтовый, однолетний специализированный трутовый гриб, вызывающий стволовую гниль у *Pinus halepensis* Mill. (1); в 2023 г. выявлен 1 очаг.

Coprinus micaceus (Bull.) Vilgalys – коприн рыхлый, однолетний шляпочный базидиомицет, вызывающий корневую гниль у *Osmanthus fragrans* Lour. (1); в 2023 г. выявлен 1 очаг.

Phaeolus schweinitzii (Fr.) Pat. – трутовик Швейнитца, однолетний специализированный трутовый гриб, вызывающий корневую гниль у древесных растений семейства Pinaceae: *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carriere (2), *Pinus halepensis* Mill. (1); в 2022 г. выявлено 2 очага, в 2023 г. 3 очага; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 1 вид, в 2023 г. 2 вида.

Phellinus ribis (Schumach.) Quel. – смородиновая губка, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий корневую гниль у лиственных кустарниковых пород: *Spiraea canthoniensis* Lour. (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Neolentinus lepideus (Fr.) Redhead & Ginns – лентин чешуйчатый, однолетний шляпочный базидиомицет, выявленный на пнях *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach (1); в 2023 г. выявлен 1 очаг.

Ganoderma applanatum (Pers.) Pat. – плоский трутовик, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий корневую гниль у лиственных и хвойных пород: *Laurus nobilis* L. (4), *Picea smithiana* (Wall.) Boiss. (1), *Quercus ilex* L. (1), *Populus pyramidalis* Rozier (1); в 2022 г. выявлено 9 очагов, в 2023 г. 7 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 5 видов, в 2023 г. 4 вида.

Ganoderma cupreolacatum (Kalchbr.) Z. Igmandy – ганодерма кирпично-красная, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий корневую гниль у лиственных пород: *Quercus ilex* L. (1); в 2023 г. выявлен 1 очаг.

Ganoderma lucidum (Curtis) P. Karst. – лакированный трутовик, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий корневую гниль у лиственных пород: *Fagus sylvatica* L. (1), *Quercus cerris* L. (1), *Quercus ilex* L. (3); в 2022 г. выявлено 5 очагов, в 2023 г. 5 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 3 вида, в 2023 г. 3 вида.

Inonotus dryadeus (Pers.) Murrill – дубравный трутовик, однолетний специализированный трутовый гриб, вызывающий корневую гниль у древесных растений рода *Quercus*: *Quercus pubescens* Willd. (1), *Quercus ilex* L. (1); в 2022 г. выявлено 3 очага, в 2023 г. 2 очага; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 2 вида, в 2023 г. 2 вида.

Fuscoporia torulosa (Pers.) T. Wagner & M. Fisch. – бугристый трутовик, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий корневую гниль у лиственных и хвойных пород: *Arbutus andrachne* L. (10), *Arbutus andrachnoides* Link (1), *Arbutus unedo* L. (7), *Caesalpinia gielliesii* Wall. (1), *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carriere (1), *Cedrus deodara* (Lamb.) G. Don (1), *Cedrus libani* A. Rich. (5), *Cephalotaxus harringtonia* var. *sinensis* (1), *Cercis siliquastrum* L. (5), *Cornus australis* C.A. Mey. (1), *Cornus mas* L. (2), *Corylus avellana* L. (1), *Cotoneaster glaucophyllus* Franch. (1), *Cotoneaster frigidus* Wall. (1), *Cupressus sempervirens* L. (3), *Cupressus torulosa* D. Don (1), *Cytisus sesellifolius* L. (1), *Exochorda racemosa* (Lindl.) Rehd. (1), *Juniperus excelsa* M. Bieb. (5), *Juniperus oxycedrus* L. (1), *Prunus lusitanica* (L.) Roem. (4), *Laurocerasus officinalis* Roem. (1), *Laurus nobilis* L. (2), *Ligustrum compactum* Brandis (1), *Lonicera korolkowii* Stapf. (2), *Olea europaea* L. (11), *Parratiopsis jacquemontiana* (Decne) Rehd. (1), *Phillyrea latifolia* L. (2), *Prunus cerasifera* Ehrh. (1), *Punica granatum* L. (1), *Quercus ilex* L. (1), *Quercus pubescens* Willd. (2), *Quercus robur* L. (1), *Rosa canina* L. (1), *Schinus lentisticus* March. (1), *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz (7), *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. (4), *Viburnum tinus* L. (4), *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K. Koch (1); в 2022 г. выявлено 99 очагов, в 2023 г. 92 очага; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 42 вида, в 2023 г. 39 видов.

Rhytidoporus ulmarius (Sowerby) J. Imazeki – фомитопсис раkitниковый, многолетний трутовый гриб-полифаг, вызывающий корневую гниль у лиственных пород: *Magnolia grandiflora* L. (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

В 2023 г. выявлено 22 вида трутовиков ксилотрофных базидиомицетов; количество поражаемых древесных растений трутовыми грибами составляет 143 экз., по количеству растений-хозяев в Арборетуме доминирует бугристый трутовик (*Fuscoporia torulosa*) – 92

поражаемых дерева. Количество видов фитопатогенных грибов по сравнению с предыдущим годом изменилось на 5 видов: *Byssomerulius corium*, *Gloeophyllum abietinum*, *Coprinus micaceus*, *Lentinus lepideus*, *Ganoderma cupreolaccatum*. Базидиальные ксилотрофы (трутовики) разделяются на 2 группы: вызывающие стволовые и корневые гнили. Грибов, вызывающих стволовые гнили, насчитывается 12 видов, вызывающих корневые гнили – 10 видов. В группе трутовых грибов, вызывающих стволовые гнили наибольшую опасность растущим деревьям представляют: настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*), сосновая губка (*Porodaedalea pini*), шерстисто-волосый трутовик (*Inonotus hispidus*), дубовый трутовик (*Inonotus dryophila*). В группе грибов, вызывающих корневые гнили: бугристый трутовик (*Fuscoporia torulosa*), плоский трутовик (*Ganoderma applanatum*), лакированный трутовик (*Ganoderma lucidum*), медноокрашенный трутовик (*Ganoderma cupreolaccatum*). Последний вид был причиной ветровала старого дерева *Quercus ilex* на куртине №125 (Нижний парк). Количество видов поражаемых растений трутовыми грибами в 2023 г. не изменилась и составляет 58 видов.

Мучнистая роса

Phyllactinia corylea (Pers.) P. Karst. – мучнисто-росяный гриб, специализированный к древесным растениям рода *Corylus*: *Corylus maxima* L. (1 экз.); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Sawadae bicornis (Wallr.) Miyabe – мучнисто-росяный гриб, специализированный к древесным растениям родов *Acer*, *Aesculus*: *Aesculus carnea* Hayne (6); в 2022 г. выявлено 7 очагов, в 2023 г. 6 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 2 вида, в 2023 г. 1 вид.

Microsphaera alphitoides Griffon & Maubl. – мучнисто-росяный гриб, специализированный к *Quercus pubescens* Willd. (1); в 2023 г. выявлен 1 очаг.

Oidium tuckeri Berk. – мучнисто-росяный гриб, специализированный к древесным растениям рода *Euonymus*: *Euonymus japonicus* Thunb. (16), *Euonymus japonicus* f. *microphyllus* (1); в 2022 г. выявлено 10 очагов, в 2023 г. 17 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 2 вида, в 2023 г. 2 вида.

Oidium monilioides (Nees.) Link. – мучнисто-росяный гриб, специализированный к древесным растениям семейства Rosaceae: *Laurocerasus officinalis* Roem. (1); в 2022 г. выявлен 1 очаг, в 2023 г. 1 очаг.

Oidium species – мучнисто-росяный гриб, специализированный к древесным растениям родов *Lagerstroemia*, *Spiraea*: *Spiraea cantoniensis* Loug. (2), *Lagerstroemia indica* L. (13); в 2022 г. выявлено 13 очагов, в 2023 г. 15 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 2 вида, в 2023 г. 2 вида.

Мучнисто-росяных грибов выявлено 6 видов на 7 видах древесных растений. Общее количество поражаемых растений – 41 экз. С 2022 г. увеличилось на 10 единиц число поражаемых растений: у *Euonymus japonica* на 7 единиц (*Oidium tuckeri*). В 2023 г. выявлен один новый вид мучнисто-росяных грибов: *Microsphaera alphitoides* (*Quercus pubescens*).

Ржавчина

Gymnosporangium clavariaeforme (Wulfen) DC. – ржавчинный гриб, специализированный к растениям семейства Rosaceae: *Crataegus monogyna* Jacq. (1 экз.), *Crataegus stevenii* Rojark. (1); в 2022 г. выявлено 4 очага, в 2023 г. 2 очага; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 3 вида, в 2023 г. 2 вида.

Gymnosporangium dobrozrakovae Mitrosh. – ржавчинный гриб, специализированный к растениям семейства Cupressaceae: *Juniperus excelsa* M. Vieb. (10); в 2022 г. выявлено 8 очагов, в 2023 г. 10 очагов.

Ruscinia jasmine DC – ржавчинный гриб, специализированный к виду *Jasminum fruticans* L. (1); в 2022 г. выявлено 5 очагов, в 2023 г. 1 очаг.

Uromyces laburni (DC.) G.H. Oth – ржавчинный гриб, специализированный к виду *Laburnum anagyroides* Medic. (6); в 2022 г. выявлено 4 очага, в 2023 г. 6 очагов.

Ржавчинных грибов выявлено 4 вида на 5 видах растений. Общее количество поражаемых растений – 19 экз. В 2023 г. выявлены 4 новых растения-хозяина у ржавчинных

грибов. Распространенность ржавчинных грибов ограничена (2–6 экз. каждого таксона), опасности не представляют.

Пятнистости

Septoria hedericola (Fr.) Jorst. – белая пятнистость листьев *Hedera helix* L. (1 экз.); в 2023 г. выявлен 1 очаг.

Melomastia species – бурая пятнистость листьев *Chamerops humilis* L. (7); в 2022 г. выявлено 7 очагов, в 2023 г. 7 очагов.

Грибов, вызывающих пятнистости листьев, выявлено 2 вида на 2 таксонах растений. Общее количество поражаемых растений – 8 экз. В 2023 году зафиксирован один новый гриб, вызывающий пятнистость: *Septoria hedericola* на *Hedera helix* (1 экз.).

Цветковые полупаразиты

Arceuthobium oxycedri (DC.) M. Vieb. – можжевелядник можжевельный. Выявлен на: *Chamaecyparis lawsoniana* (Murr.) Parl. (1 экз.), *Cupressus arizonica* subsp. *arizonica* Greene (2), *Cupressus funebris* Endl. (2), *Cupressus goveniana* subsp. *goveniana* Gordon (1), *Cupressus lusitanica* var. *glauca* A. Henry. (10), *Cupressus lusitanica* var. *benthamii* (Endl.) Carriere (1), *Cupressus macnabiana* A. Murr. (1), *Cupressus macrocarpa* Hartweg ex Gordon (30), *Cupressus sargentii* Jeps. (1), *Cupressus torulosa* D. Don (1), *Juniperus virginiana* L. (1), *Platycladus orientalis* (L.) Franco (1); в 2022 г. выявлено 50 очагов, в 2023 г. 50 очагов; количество повреждаемых растений в 2022 г. было 12 видов, в 2023 г. 10 видов.

Количество растений, пораженных цветковым полупаразитом *арцеутобиумом*, составляет 50 экз., на протяжении последних 5 лет количество поражаемых растений не меняется; в 2023 году сократилось на 2 таксона число поражаемых видов растений: с 12 видов в 2022 году до 10 таксонов в 2023 году (за счет гибели растений и удаления их из Арборетума).

Дупла

Рассматриваются как места развития трутовых грибов, вызывающих стволовые и корневые гнили. Видовой состав древесных интродуцентов с дуплами и их общее количество остаются неизменными с 2015 г. В Арборетуме дупла выявлены на древесных интродуцентах: *Arbutus unedo* L. (1 экз.), *Carya cordiformis* (Wangh) K. Koch (1), *Prunus mahaleb* L. (1), *Corylus avellana* L. (1), *Crataegus crus galli* L. (1), *Cupressus sempervirens* L. (2), *Euonymus velutinus* (C.A. Mey.) Fisch. et Mey. (1), *Gleditschia triacanthos* L. (4), *Laurus nobilis* L. (1), *Osmanthus fragrans* Lour. (1), *Phillyrea latifolia* L. (1), *Photinia serrulata* Lindl. (2), *Platanus acerifolia* (Ait.) Willd. (1), *Quercus ilex* L. (1), *Quercus pubescens* Willd. (4), *Sophora japonica* L. (2), *Tilia x moltckei* Schneid. (1); в 2022 г. выявлено 30 деревьев с дуплами, в 2023 г. 26 экз.; количество растений с дуплами в 2022 г. было 19 видов, в 2023 г. – 17 видов. Во время санитарного ухода из Арборетума удалены 2 вида с дуплами (*Abies velutina*, *Berberis vulgaris*).

Погибло в 2023 году (виды древесных интродуцентов, погибших по разным причинам):

От австралийского желобчатого червеца: *Broussonetia papirifera* (L.) L. (1 экз.), *Ficus carica* L. (5), *Hedera helix* L. (1), *Laburnum alpinum* (Mill.) Bercht. & J. Presl. (2), *Laburnum anagyroides* Medic. (24), *Laburnum x watererii* (A.C. Rosenthal & Bermann) Dippel (2), *Laurus nobilis* L. (26), *Pittosporum heterophyllum* Franch. (9), *Pittosporum tobira* Ait. (2), *Pittosporum xylocarpus* Hu et Wang (3), *Robinia pseudoacacia* L. (1), *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H. Wendl. (2), *Zanthoxylum simulans* Hance (1).

От самшитовой огневки: *Buxus balearica* Lam. (2), *Buxus sempervirens* L. (24).

От цветкового полупаразита арцеутобиума: *Cupressus goveniana* var. *goveniana* Gord. (1), *Cupressus lusitanica* Mill. (1), *Cupressus macnabiana* A. Murr. (1), *Cupressus macrocarpa* Hartweg ex Gordon (2).

От грибов, вызывающих корневые гнили: *Quercus ilex* L. (1).

От бактериоза: *Abies vilmorinii* Mast. (1).

От ветровала: *Pinus pinea* L. (1).

От климатической засухи 2023 года: *Abies species* (1), *Bischofia trifoliata* Bl. (1), *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin (3), *Campsis radicans* (L.) Seem. (15), *Celtis sinensis* Pers. (1), *Cephalotaxus drupacea* Sibold et Zucc. ex Endl. (1), *Cercis siliquastrum* L. (1), *Chamaecyparis lawsoniana* (Murr.) Parl. (1), *Cornus drummondii* C.A. Mey. (1), *Corylus colurna* L. (1),

Cotoneaster glaucophyllus Franch. (1), *Crataegus monogyna* Jacq. (1), *Cryptomeria japonica* D. Don (1), *Euonymus europaeus* L. (1), *Hibiscus syriacus* L. (5), *Juglans regia* L. (1), *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng (1), *Nerium oleander* L. (1), *Picea asperata* Mast. (1), *Pyracantha coccinea* Roem (1), *Spiraea chinensis* Maxim. (2), *Spiraea sargentiana* Rehd. (2), *Spiraea vanhouttei* (Briot) Zab. (1), *Syringa josikaea* Jacq. (1), *Syringa vulgaris* L. (1), *Torreja californica* Torr. (1), *Viburnum tinus* L. (1).

От несоответствия экологическим условиям: *Acer campestre* L. (3), *Acer saccharinum* L. (1), *Acer velutinum* Boiss. (1), *Berberis darwinii* Hook. (1), *Cedrus libani* A. Rich. (1), *Fagus sylvatica* L. (1), *Juniperus sabina* L. (1), *Laurocerasus officinalis* Roem (2), *Pinus coulterii* D. Don (1), *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz (1), *Sorbus domestica* L. (1), *Ulmus minor* Mill. (1).

От подтопления: *Pinus pallasiana* D. Don (1).

От не установленных причин: *Cupressus sempervirens* L. (1).

В 2023 году погибло 171 экз. древесных растений 55 видов: по сравнению с 2022 годом количество погибших растений увеличилось на 130 экз. Выделено 8 факторов, влияющих на гибель растений: австралийский желобчатый червец – 78 экз., 12 видов (46 %); самшитовая огневка – 26 экз., 2 вида (15 %); климатическая засуха – 40 экз., 24 вида (23 %); несоответствие экологическим условиям – 14 экз., 11 видов (8 %); цветковый полупаразит арцеутобиум – 2 экз., 2 вида; ветровал – 1 экз., *Pinus pinea* (Нижний парк); корневые гнили – 1 экз., 1 вид (*Quercus ilex*); подтопление – 1 экз., *Pinus pallasiana* (Монтедор); бактериоз – 1 экз.; не установлена причина – 1 экз.

В настоящее время наибольшую опасность в Арборетуме Никитского ботанического сада представляют 4 вида карантинных и инвазивных вредителя: пальмовый мотылек, самшитовая огневка, австралийский желобчатый червец, каштановая минирующая моль.

Paysandisia archon Burmeister – пальмовый мотылек, питается на многих видах пальм, выявлен на *Trachycarpus fortunei*, *Chamaerops humilis*, *Phoenix canariensis*, *Sabal minor*. Вредящей стадией является гусеница. Отродившиеся гусеницы проникают внутрь ствола и питаются древесиной, пробуравливая многочисленные ходы, перфорируя листья, полностью разрушают древесину и уничтожают точку роста пальмы. Моновольтинный вид. Развивается в одном поколении. Лет бабочек продолжается с мая по сентябрь. Самка откладывает в среднем 150–180 яиц. Инкубационный период длится в среднем 2–3 недели. Отродившиеся гусеницы пробираются внутрь ствола к точке роста пальмы. Личиночная стадия является самой длинной. Это единственная зимующая стадия. Развитие гусениц может длиться до 19 месяцев. Кокон и куколки встречаются с середины марта до середины сентября. Продолжительность жизни пальмового мотылька, за счет вхождения гусениц в диапаузу, может увеличить жизненный цикл до 12 месяцев.

Cydalima perspectalis Walker – самшитовая огневка, инвазивный вредитель, питающийся в условиях Крыма только видами рода *Vuxus*: *Vuxus sempervirens*, *Vuxus balearica*, *Vuxus microphylla*. Гусеницы младших возрастов питаются паренхимой листа, вызывая скелетирование листьев. Взрослые гусеницы в паутином коконе объедают листья целиком, что приводит к полной дефолиации и усыханию растений. На листьях и побегах растений наблюдается рыхлая паутина, на которой располагаются экскременты вредителя и личинные шкурки. В случае нехватки корма, гусеницы, начиная с III–IV возраста, могут повреждать и кору самшита. В Крыму зимуют гусеницы 2–3 возрастов в паутиных коконах, расположенных между листьями самшита. Выход гусениц после зимней диапаузы происходит в марте – первой декаде апреля и регулируется температурой воздуха (сумма эффективных температур +9,5 °C). Период пребывания в фазе гусеницы до окукливания варьирует от 18 до 29 суток. Вылет имаго самшитовой огневки растянут, что обусловлено асинхронным развитием гусениц. Лет имаго I поколения обычно начинается во второй – третьей декаде мая, лет II поколения проходит в июле – августе, а III поколения – в августе – сентябре. Продолжительность жизни имаго составляет около двух недель, плодовитость самок варьирует от 126 до 582 яиц. В Крыму самшитовая огневка имеет три поколения.

Поколения наслаиваются друг на друга, поэтому в природе постоянно присутствуют все стадии развития вредителя.

Icerya purchasi Mask. – австралийский желобчатый червец. Кормовыми растениями являются 78 видов из родов *Aesculus*, *Acca*, *Acer*, *Albizia*, *Albizzia*, *Amorpha*, *Asphodeline*, *Astragalus*, *Ballota*, *Berberis*, *Broussonetia*, *Buddleja*, *Buxus*, *Caesalpinia*, *Campsis*, *Caryopteris*, *Celtis*, *Cercis*, *Cercocarpus*, *Chamaerops*, *Cistus*, *Citrus*, *Clematis*, *Colutea*, *Coronilla*, *Desmodium*, *Elytrigia*, *Euonymus*, *Ficus*, *Genista*, *Hedera*, *Hypericum*, *Indigofena*, *Juglans*, *Laburnum*, *Lagerstroemia*, *Laurocerasus*, *Laurus*, *Malus*, *Mahonia*, *Nandina*, *Olea*, *Parthenocissus*, *Pinus*, *Pistacia*, *Pittosporum*, *Poncirus*, *Quercus*, *Robinia*, *Rosa*, *Rosmarinus*, *Sarcococca*, *Sambucus*, *Securinega*, *Senecio*, *Spartium*, *Spiraea*, *Stachys*, *Trachycarpus*, *Verbena*, *Viburnum*, *Vinca*, *Weigela*, *Zelkova*. Вредят личинки и самки, высасывая сок из всех надземных частей растений, но наиболее многочисленные колонии располагаются на побегах, листьях и стволах. При массовом размножении приводит к усыханию листьев, побегов и отдельных ветвей и растения в целом. Зимуют на листьях, ветках и штамбах яйца, личинки разных возрастов и самки вредителя. Выход личинок 1 возраста из зимующих овисаков происходит при повышении температуры выше +5 °С. Гибель личинок в зимний период при температурах ниже –3–6 °С составляет 95 %. Яйцекладка самок зимующего поколения начинается со 2 декады апреля, при среднесуточной температуре выше +15 °С. Отрождение личинок 1 возраста зимующего поколения начинается с первой декады июня, развиваются на листьях. Личинки 2 возраста после линьки появляются в третьей декаде июня, питаются до первой декады сентября; личинки 3 возраста развиваются со второй декады июля по первую декаду октября. Начало развития молодых самок II поколения отмечено в первой декаде августа. Яйцекладка начинается со второй декады августа. Начало развития личинок 1 возраста II поколения отмечено со второй декады сентября; личинки 2 возраста появляются после линьки в первой декаде октября; личинки 3 возраста встречаются в третьей декаде октября. Начало развития самок зимующего поколения начинается с первой декады ноября и заканчивается в июне следующего года. Яйца в овисаках начинают появляться с третьей декады ноября и могут оставаться до июня следующего года. Средняя плодовитость самок от 600 до 2000 яиц.

Cameraria ohridella Deschka et Dimiç – каштановая минирующая моль, кормовыми растениями являются *Aesculus hippocastanum*, *Aesculus pavia*. Вредящей стадией являются гусеницы. Проникнув в лист, гусеницы питаются его соком, из-за чего на внешней стороне листа начинают проявляться жёлтые или красноватые мины. В период вегетации количество мин на листе увеличивается, они сливаются в одно большое пятно, в результате лист становится коричневым, сворачивается и засыхает. При массовом размножении моли крона каштанов приобретает коричневый цвет. Вред, причиняемый молью, приводит к повторному цветению каштанов в осенний период, в результате чего растения постепенно ослабевают, а на ослабленных деревьях поселяются вредители, повреждающие листья, побеги, стволы. Взрослые насекомые в природе появляются в начале цветения каштана. Массовый лёт бабочек происходит в мае, совпадает с цветением конского каштана. Самки откладывают яйца по одному на верхнюю поверхность листовых пластинок, преимущественно около жилок. Яйца очень мелкие, каждое из них самка покрывает прозрачным секретом, который засыхает над яйцом в виде тонкой пленки. Эмбриональное развитие продолжается 7–10 дней. Через 10–12 дней, во второй–третьей декаде июля, бабочки вылетают. В течение сезона развивается в трех поколениях.

К потенциально опасным инвазивным вредителям следует также отнести такие виды, как белая цикадка, маслиновая листошляпка, японская восковая ложнощитовка, грушевый клоп кружевница; в последние годы их численность увеличивается и расширяется география распространения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Арборетуме Никитского ботанического сада выявлено 30 видов вредителей, 739 экз. (очагов) (74 %); 34 вида возбудителей грибных болезней, 211 экз. (21 %); в том числе: 22 вида трутовых грибов, 143 экз. (14 %); 6 видов мучнисто-росяных грибов, 41 экз. (4 %); 4 вида ржавчинных грибов, 19 экз. (2 %); 2 вида пятнистостей листьев, 8 экз. (1 %); 1 вид цветковых полупаразитов (можжевелядник можжевелевый) 50 экз. (5 %). Общее количество повреждаемых и поражаемых древесных интродуцентов составляет 1000 экз.

Количество повреждаемых растений в 2023 г. сократилось по сравнению с 2022 года на 26 %; больше всего сократилось очагов австралийского желобчатого червеца (на 55 %), продолговатой подушечницы (49 %), самшитовой огневки (28 %). Сократилось количество поражаемых видов растений на 33 %, с 116 видов в 2022 году до 78 видов в 2023 году.

В Арборетуме выявлено 4 новых вида вредителей с общим количеством повреждаемых древесных растений 72 экз., доминирует дубовая широкоминирующая моль (61 экз.).

На 93 % увеличилось количество повреждаемых растений пальмовым мотыльком: с 6 экз. в 2022 году до 84 экз. в 2023 году. По другим видам вредителей не отмечено увеличения повреждаемых растений. В 2023 году из-за неблагоприятных погодных условий для развития вредителей, не наблюдалось развитие 4 видов вредителей, которые фиксировались в предыдущие годы: фисташковой галловой тли, дубовой орехотворки, ацизии мимозовой, японской восковой ложнощитовки.

В 2023 году выявлено 22 вида трутовиков ксилотрофных базидиомицетов; количество поражаемых древесных растений трутовыми грибами составляет 143 экз., по количеству растений-хозяев в Арборетуме доминирует бугристый трутовик – *Fuscoporia torulosa*, 92 поражаемых дерева. Количество видов фитопатогенных грибов по сравнению с предыдущим годом увеличилось на 5 видов: *Byssomerulius corium*, *Gloeophyllum abietinum*, *Coprinus micaceus*, *Lentinus lepideus*, *Ganoderma cupreolacatum*. Количество видов поражаемых растений трутовыми грибами в 2023 году не изменилась и составляет 58 видов.

Мучнисто-росяных грибов выявлено 6 видов на 7 видах древесных растений, общее количество поражаемых растений – 41 экз. С 2022 года увеличилось на 10 единиц число поражаемых растений: у *Euonymus japonica* на 7 единиц (*Oidium tuckerii*). Ржавчинных грибов выявлено 4 вида на 5 видах растений, общее количество поражаемых растений – 19 экз. В 2023 году выявлены 4 новых растения-хозяина у ржавчинных грибов. Грибов, вызывающих пятнистости листьев, выявлено 2 вида на 2 таксонах растений, общее количество поражаемых растений – 8 экз.

Количество растений, пораженных цветковым полупаразитом арцеутобиумом, составляет 50 экз., на протяжении последних 5 лет количество поражаемых растений не меняется.

В 2023 году погибло 171 экз. древесных растений 55 видов: по сравнению с 2022 годом количество погибших растений увеличилось на 130 экз. Выделено 8 факторов, влияющих на гибель растений: австралийский желобчатый червец – 78 экз., 12 видов (46 %); самшитовая огневка – 26 экз., 2 вида (15 %); климатическая засуха – 40 экз., 24 вида (23 %); несоответствие экологическим условиям – 14 экз., 11 видов (8 %); цветковый полупаразит – 2 экз., 2 вида; ветровал – 1 экз., *Pinus pinea* (Нижний парк); корневые гнили – 1 экз., 1 вид (*Quercus ilex*); подтопление – 1 экз., *Pinus pallasiana* (Монтедор); бактериоз – 1 экз.; не установлена причина – 1 экз.

В Арборетуме Никитского ботанического сада выявлено 4 вида инвазивных вида: пальмовый мотылек, самшитовая огневка, австралийский желобчатый червец, каштановая минирующая моль; изучены их биология и экология.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» по теме «Интродукция, селекция декоративных растений и разработка принципов создания устойчивых фитоценозов Крыма и Юга России», FNNS-2022-0007.

Список литературы

- Борхсениус Н. С. Карантинные и близкие к ним виды кокцид (Coccidae) СССР. – Тбилиси: Госиздат, 1937. – 272 с.
- Борхсениус Н. С. Практический определитель кокцид культурных растений и лесных пород СССР. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1963. – 311 с.
- Исиков В. П. Фитопатологическая оценка арборетума Никитского ботанического сада с использованием спороловущек // Бюллетень Никитского ботанического сада, 1996. – Вып. 75. – С. 83–88.
- Исиков В. П. Систематический каталог грибов на древесных растениях Крыма. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 468 с.
- Исиков В. П., Трикоз Н. Н. Важнейшие вредители и болезни в Арборетуме Никитского ботанического сада (Республика Крым, Ялта) // Науч. записки природного заповедника «Мыс Мартьян», 2017. – Вып. 8. – С. 150–170.
- Исиков В. П., Трикоз Н. Н. Фитосанитарный мониторинг в парковых насаждениях Крыма / [Ред. Ю. В. Плугатарь]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 300 с.
- Карпун Н. Н., Айба Л. Я., Журавлева Е. Н., Игнатова Е. А., Шинкуба М. Ш. Руководство по определению новых видов вредителей декоративных древесных растений на Черноморском побережье Кавказа. – Сочи, 2015. – 78 с.
- Плугатарь Ю. В. Никитский ботанический сад как научное учреждение // Вестник Российской Академии наук, 2016. – Т. 86, № 2. – С. 120–126.
- Global Biodiversity International Facility [Электронный ресурс] Режим доступа [http. www. gbif.org](http://www.gbif.org)
- Fauna Europaea: Database / Funded by EU BON [Электронный ресурс] Режим доступа [http. www. fauna-eu.org](http://www.fauna-eu.org)

Isikov V. P., Trikoz N. N., Sharmagiya A. K. Phytopathological Assessment of the Nikita Botanical Garden Arboretum and Prediction of the Development of Pathogenic Organisms // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 58–69.

In the Arboretum of the Nikita Botanical Garden 30 species of pests, 739 specimens (foci) (74 %); 34 species of pathogens of fungal diseases, 211 specimens, 21 %; including: 22 species of tinder fungi, 143 specimens. (14 %); 6 species of powdery mildew mushrooms, 41 specimens (4 %); 4 types of rust fungi, 19 specimens (2 %); 2 types of leaf spots, 8 specimens (1 %); 1 species of flower semiparasites, 50 specimens (5 %). were identified. The total number of damaged and affected tree introductions is 1000 specimens. The number of damaged plants in 2023 decreased by 26 % compared to 2022: the number of foci of *Icerya purchasi*, *Pulvinaria floccifera*, and *Cydalima perspectalis* decreased by 55 %, 49 % and 28 % respectively. Four new species of pests were identified with a total of 72 damaged woody plant specimens, where *Acrocercops brongniardella* dominates (61 specimens). The number of plants damaged by *Paysandisia archon* increased by 93 %: from 6 specimens in 2022 up to 84 specimens in 2023. For other types of pests, there was no increase in damaged plants. In Arboretum, 22 species of xylophilic basidiomycetes were identified; the number of woody plants affected by tinder fungi was 143 specimens. *Fuscoporia torulosa* dominates among host plants, 92 affected trees. The number of phytopathogenic fungi species increased by 5 species compared to the previous year: *Byssomerulius corium*, *Gloeophyllum abietinum*, *Coprinus micaceus*, *Lentinus lepideus*, *Ganoderma cupreolaccatum*. The number of species of plants affected by tinder fungi in 2023 did not change and remained 58 species. Six species of powdery mildew fungi were identified on 7 species of woody plants, affecting a total of 41 plants. Four species of rust fungi were identified on 5 plant species, affecting 19 plants. Fungi causing leaf spots were identified in 2 species on 2 taxa of plants, the total number of affected plants was 8 specimens. The number of plants affected by the flower semiparasites *Arceuthobium oxycedri* remained 50 specimens; the number of affected plants did not change over the past 5 years. In 2023, 171 specimens of 55 introduced woody plant species died in Arboretum: the number of dead plants increased by 130 specimens compared to 2022. The pests – *Icerya purchasi* and *Cydalima perspectalis* – killed 104 specimens (61 %). 54 specimens (31 %) suffered from climatic drought and unfavorable environmental factors. Two specimens died from a *Arceuthobium oxycedri* and one specimen – from root rot. The authors identified four invasive pest species in the Arboretum of the Nikita Botanical Garden: *Paysandisia archon*, *Cydalima perspectalis*, *Icerya purchasi*, *Acrocercops brongniardella*; the biology and ecology of the discussed species were studied.

Key words: pests, fungi, flower semiparasites, Crimea, arboretum, dynamics, Nikita Botanical Garden, phytosanitary monitoring.

Поступила в редакцию 22.03.24

Принята к печати 15.05.24

Экологическая оценка элементов экосистемы Паркового леса в городе Клинцы Брянской области

Левкина Г. В., Святной Е. С.

*Брянский государственный инженерно-технологический университет
Брянск, Россия
gylevkina@mail.ru, 89191972594@mail.ru*

В связи с сильным антропогенным воздействием на окружающую среду, проблема рационального использования природных ресурсов, в том числе рекреационных, стоит очень остро. Исследования по оценке экологического состояния элементов экосистемы Паркового леса города Клинцы Брянской области проводились в 2022 году в весенне-летний период с целью обоснования придания данной территории охранного статуса. Площадь объекта исследования составляла 45,16 га. При проведении исследований использовались методы экологического мониторинга, геоморфологические, почвенные, флористические обследования. Оценивалась рекреационная нагрузка и другие показатели антропогенного воздействия на лесные экосистемы. Парк был разделен на несколько участков, учитывая особенности состояния природных компонентов в зависимости от естественного и антропогенного воздействия. Преобладают выпуклые формы рельефа, исторически выбираемые населением для организации парковых зон. В геоморфологическом отношении территория относится к третьей группе морфогенетических типов рельефа – ледниковые и водноледниковые аккумулятивные среднечетвертичные равнины. Преобладающий анионный состав подземных вод – гидрокарбонатный. На основании описания почвенного разреза, установлено наличие слабо дерновой слабо подзолистой связно песчаной почвы на двучленных отложениях покровной моренной супеси и флювиогляциальных песков с тонкими прослойками красно-бурой морены. Данная местность относится к типологической группе местностей: зандровые и моренно-зандровые равнины. В целом территория парка относится к классу рекреационных антропогенных ландшафтов. При изучении флористического состава отмечено, что парк расположен на территории островного лесного массива, коренными типами которого являются сосняк кисличный и сосняк лишайниково-вересковый. В настоящее время коренные лесные сообщества сильно модифицированы. Были установлены факторы негативного воздействия на экосистемы Паркового леса, в частности повышенная рекреационная нагрузка. Был сделан вывод, что для сохранения лесного массива в городской черте, необходимо придать охранный статус данной территории.

Ключевые слова: городской парк, антропогенное воздействие, экологическое обследование, ландшафт, фитоценоз, рекреационная дигрессия, особо охраняемая природная территория.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время, в связи с сильным антропогенным воздействием на окружающую среду, проблема рационального использования природных ресурсов, в том числе рекреационных, стоит очень остро. В городе Клинцы Брянской области расположен лесной участок, где имеются деревья, высаженные еще в начале XX века, именуемый «Парковый лес». Данный участок относится к зоне озелененных территорий общего пользования, которые предназначены для обеспечения правовых условий сохранения и использования природных объектов в целях кратковременного отдыха, спорта и проведения досуга населением на обустроенных открытых пространствах. На территории расположены военные исторические объекты. Это историческое и памятное место, рядом с которым находятся памятник Героям Отечества, вечный огонь, старый стадион «Труд» (Решение Малого Совета Клинцовского городского совета народных депутатов № 22). По договору с Клинцовской городской администрацией проводилось научное исследование по теме 4.30.1272 «Комплексное экологическое обследование территории «Парковый лес возле стадиона «Труд» с целью установления границ и ее признания ООПТ местного значения».

Цель настоящих исследований – провести комплексную экологическую оценку состояния экосистемы Паркового леса в городе Клинцы Брянской области для обоснования дальнейшей работы по созданию ООПТ местного значения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования «Парковый лес возле стадиона «Труд» расположен в городе Клинцы Брянской области по улице 706-го Продотряда. Площадь объекта – 45,16 га.

При проведении исследований использовались методы экологического мониторинга. Основные подходы и методические приемы по проведению комплексного экологического обследования территорий памятников природы, направленные на выявление и анализ факторов негативного влияния на ООПТ представлены в (Методические рекомендации..., 2008).

Использованы результаты натуральных маршрутных геологических, геоморфологических, почвенных и флористических обследований. Изучение флористического состава проводилось на учетных площадках размером 10×10 м. По материалам геоботанических описаний на учетных площадках и маршрутных учетах во всех типах экосистем в парке составлен список сосудистых растений. В отчете по научно-исследовательской работе приведен полный список сосудистых растений. Основой являлись филогенетические системы голосеменных и покрытосеменных растений (Черепанов, 1981; Булыгин, Ярмишко, 2001). В данной статье мы обобщили информацию. Информация о жизненных формах и происхождении древесных растений дана по Н. Е. Булыгину, В. Т. Ярмишко (2001). Жизненные формы древесных растений определены по классификации И. Г. Серебрякова (1962).

Рекреационная нагрузка оценивалась согласно известной методике (ОСТ 56-100-95 «Методы и единицы измерения рекреационных нагрузок на лесные природные комплексы»). Для определения стадий рекреационной дигрессии использовали классификацию В. П. Чижовой (2011). Кроме этого, проводились оценка влияния антропогенных факторов на территорию Паркового леса и их фотофиксация.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С целью описания границ территории Паркового леса на следующих этапах работы, на исследуемом объекте нами было выделено 4 участка (контура). Каждый участок характеризуется своими особенностями состояния природных компонентов с учетом естественного и антропогенного воздействия.

На исследуемой территории преобладают выпуклые формы рельефа, исторически выбираемые населением для организации парковых зон. В программе Surfer (Марченко, 2008) мы выполнили карты рельефа с отметками высот по всей территории и модель поверхности исследуемой территории с изолиниями (рис. 1).

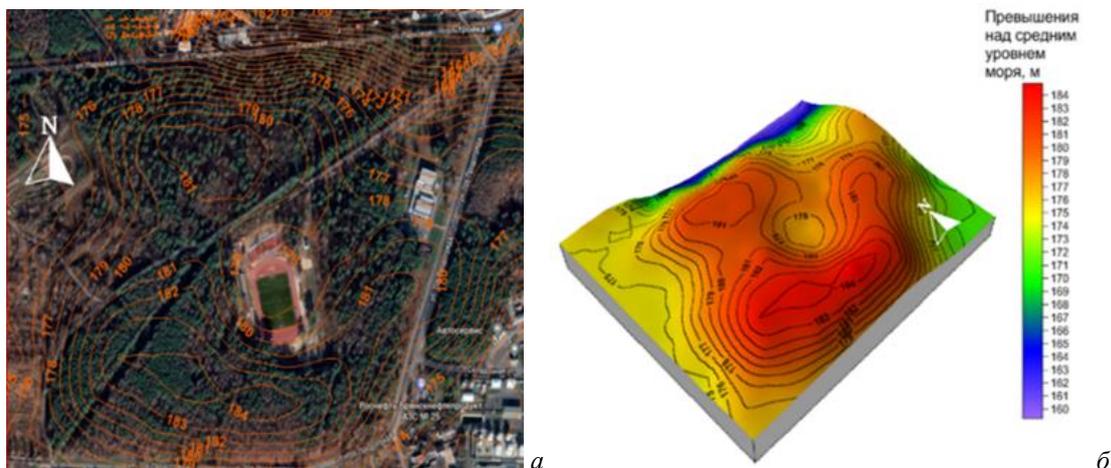


Рис. 1. Рельеф исследуемой территории с отметками высот (а) и модель поверхности исследуемой территории с изолиниями высоты н. у. м. (б)

В геоморфологическом отношении территория относится к третьей группе морфогенетических типов рельефа – ледниковые и водноледниковые аккумулятивные среднечетвертичные равнины. Подгруппа – расположенные в пределах доледниковых эрозионно-денудационных неогеново-четвертичных равнин (Геологическая карта..., 1988).

Состояние подземных вод по радиационным показателям (в водах четвертичных и меловых водоносных горизонтов) – повышенное. Плотность загрязнения территории цезием-137 – от 37 до 185 кБк/м². Преобладающий анионный состав воды – гидрокарбонатный. По данным скважины № 22, расположенной возле города Клиницы, температура воды 24 °С на глубине 888 м. Тип минеральных лечебных вод – азотно-углекислые (Карта эксплуатационных..., 1967).

На основании описания почвенного разреза, установлено наличие слабо дерновой слабо подзолистой связно песчаной почвы на двучленных отложениях покровной моренной супеси и флювиогляциальных песков с тонкими прослойками красно-бурой морены. Географические координаты места закладки и описания почвенного разреза: N 52° 44,523'; E 32° 13,997'. Тип лесорастительных условий может быть оценен как С₂ (свежая сложная суборь).

Территория парка непосредственно расположена в местности краевых наклонных поверхностей междуречий, сложенных среднечетвертичными песками и супесями, подстилаемыми мореной, с дерново-слабо- и среднеподзолистыми песчанисто-легкосуглинистыми почвами, под пашней. Данная местность относится к типологической группе местностей: зандровые и моренно-зандровые равнины (Волкова, 1994). В целом территория парка относится к классу рекреационных антропогенных ландшафтов.

Рациональное природопользование немислимо без глубокого знания растительного покрова. В целом обнаружено 151 вид сосудистых растений из 47 семейств и 118 родов, что свидетельствует о значительном биологическом разнообразии флоры парка. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются семейства Сложноцветные (Asteraceae) – 22 вида (14,6 %) из 17 родов (14,7 %). Значительное таксономическое разнообразие имеют семейства Розоцветные (Rosaceae) – 18 видов (11,9 %) из 15 родов (12,9 %), Злаковые (Poaceae) – 12 видов (7,9 %) из 10 родов (8,6 %), Бобовые (Fabaceae) – 9 видов (6,0 %) из 8 родов (6,9 %), Зонтичные (Apiaceae) – 7 видов (4,6 %) из 7 родов (6,0 %).

В растительных сообществах парка преобладают аборигенные виды (129 видов (85,4 %) от общего количества), что говорит о значительной синантропизированности флоры в исследуемом регионе. Отмечен 22 адвентивный вид (14,6 %), из них 16 видов древесных растений (10,6 %) и 6 видов травянистых растений (4,0 %). В спектре жизненных форм превалируют многолетние поликарпические травянистые растения (82 вида или 54,3 % от общего количества видов сосудистых растений) (табл. 1).

Таблица 1

Спектр жизненных форм у сосудистых растений

Количество видов (шт./% от общего количества) по жизненным формам								
Древесные растения					Травянистые растения			
Деревья	Кустарники	Многолетие кустарниковые лианы	Полукустарники	ИТОГО	Многолетние поликарпические	Двулетние монокарпические	Однолетние монокарпические	ИТОГО
<u>28</u> 18,5	<u>14</u> 9,3	<u>1</u> 0,7	<u>3</u> 2,0	<u>46</u> 30,5	<u>82</u> 54,3	<u>12</u> 7,9	<u>11</u> 7,3	<u>105</u> 69,5

Распространены двулетние – 12 видов или (7,9 %) и однолетние – 11 видов (7,3 %). Дендрофлора представлена 46 видами (30,5 %) из них 28 видов деревьев (18,5 %), 14 видов кустарников (9,3 %), 3 вида полукустарников (2,0 %), 1 вид многолетних кустарниковых лиан (0,7 %).

Из сосудистых растений наиболее распространены виды средиземноморско-бореальной полизональной группы (35 видов или 23,2 % от общего количества) и неморального геоэлемента (21 вид или 13,9 %) (табл. 2).

Таблица 2

Спектр широтных (зональных) геоэлементов и полизональных групп у сосудистых растений

Количество видов (шт./% от общего количества) по широтным (зональным) геоэлементам и полизональным группам														
Широтные (зональные) геоэлементы						Полизональные группы								Прочие
Бореальный	Неморальный	Южносибирский	Суббореальный	Субпонтический	Понтический	Субсредиземноморско-арктическая	Субсредиземноморско-бореальная	Субсредиземноморско-температная (умеренная)	Средиземноморско-арктическая	Средиземноморско-бореальная	Средиземноморско-умеренная (температная)	Температно-бореальная	Плорегиональная	
4 2,6	21 13,9	7 4,6	11 7,3	8 5,3	-	1 0,7	8 5,3	4 2,6	5 3,3	35 23,2	19 12,6	-	8 6,3	20 13,3

В целом, парк расположен на территории островного лесного массива, коренными типами которого являются сосняк кисличный и сосняк лишайниково-вересковый. Сосняк кисличный занимает центральную часть первого участка и полностью второй и третий участки, сосняк лишайниково-вересковый – западную и восточную части первого участка и четвертый участок. В настоящее время коренные лесные сообщества сильно модифицированы. В сосняке кисличном на значительной площади доминирует адвентивный вид – недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora*). В сосняке лишайниково-вересковом преобладают луговые суходольные сообщества с участием горчичника горного (*Peucedanum oreoselinum*), гвоздики травянки (*Dianthus deltoides*), вероники дубравной (*Veronica chamaedrys*). В древесном ярусе, в качестве подлеска, распространены адвентивные виды – клен ясенелистный (*Acer negundo*) и робиния лжеакация (*Robinia pseudoacacia*).

Следует отметить, что флористический и ботанический состав растительности на территории парка достаточно разнообразен, однако, видов растений, занесенных в Красную книгу Брянской области (Булохов и др., 2014) и особо ценных растительных сообществ, нами не выявлено.

Таким образом, выделение особо охраняемой природной территории ботанического профиля нецелесообразно. Данный лесной массив может иметь природоохранное значение ландшафтного либо средообразующего профиля, как ценный лесной массив в городской черте.

На рисунке 2 представлены фитоценозы Паркового леса города Клинцы Брянской области.

При проведении исследований были установлены факторы негативного воздействия на экосистемы Паркового леса. Отдыхающие совершают пешие прогулки, спортивные соревнования, памятные мероприятия, посвященные победе в Великой Отечественной войне.



Рис. 2. Фитоценозы Паркового леса города Клиницы Брянской области
Элементы древостоя на участках 2 и 3: сосняк кисличный (а), сосна Банкса (б). Элементы живого
напочвенного покрова участка 1: ландыш майский (в), букашник горный (г) в модифицированном
сосняке лишайниково-вересковом. Антропогенно-измененный ландшафт участка 4 (д, е).

Растительность на территории объекта исследования подвергается значительному антропогенному воздействию, характерному для селитебных ландшафтов. Осуществляется уничтожение растений на месте разжигания костров для пикников и появляются кострища, которые длительное время не зарастают.

Так как, исследуемый объект относится к зоне озелененных территорий общего пользования, была проведена оценка рекреационного потенциала и рекреационной нагрузки на лесные экосистемы. Территория располагает хорошим ресурсным потенциалом для рекреационной деятельности, имеет закрытые и открытые ландшафты. Особым видом рекреационной деятельности является утилитарная рекреация – сбор грибов и ягод. В каждом контуре были выбраны пробные площади, где поведена рекреационная оценка территории. Рекреационная характеристика представлена в таблице 3.

Таблица 3

Результаты оценки состояния пробных площадей

Пробная площадь	Тип ландшафта	Класс эстетической оценки	Рекреационная оценка	Класс устойчивости	Продолидность	Просмагиваемость	Стадия дигрессии	Рекреационная нагрузка, чел. × га/ день
1	полукрытый	1	высокая	1	средняя	средняя	2	2,0
2	закрытый	2	средняя	1	средняя	средняя	2	1,0
3	закрытый	2	средняя	3	средняя	средняя	2	2,5
4	открытый	3	средняя	2	средняя	хорошая	3	3,0

Рекреационная нагрузка, в среднем, составляет от 1 до 3 чел.×га/ день. При этом наблюдается дигрессия лесных экосистем (2–3 класса), так как почва уплотнена, наблюдаются болезни деревьев, в травяном покрове большинство луговых и полевых видов, не свойственных лесным экосистемам.

В 2022 году на участке площадью 0,15 га, земельный участок 2Д, кадастровый номер 32:30:0010507:10, прилегающему к монументу «Героям Отечества», проведена экспертиза фитопатологического и аварийного состояния деревьев. Эта территория относится к контуру 4 (восточному).

Было отмечено, что деревья по возрасту и происхождению делятся на 4 группы:

- деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) естественного происхождения возрастом 120–130 лет;
- деревья сосны (*Pinus*), высаженные около 50 лет назад;
- деревья вяза обыкновенного (*Ulmus laevis*) и березы повислой (*Betula pendula*) возрастом 40 лет, высаженные в виде защитной полосы вдоль дороги;
- деревья естественного происхождения (самосева), состоящие из кленов остролистного (*Acer platanoides*) и ясенелистного (*Acer negundo*), липы мелколистной (*Tilia cordata*) и осины (*Populus tremula*) возрастом 30–50 лет.

Деревья сосны старого возраста имеют механические повреждения антропогенного происхождения, сосна повреждена сосновой губкой. Деревья вяза поражены графтиозом (голландской болезнью ильмовых). Деревья березы имеют частичное поражение водянойкой и стволовыми гнилями. На участках 1 и 2 отмечены деревья, поврежденные пожарами. Некоторые полностью высохли и утратили свою жизнеспособность. Ниже представлены некоторые фотоматериалы экспертизы фитопатологического и аварийного состояния деревьев (рис. 3).

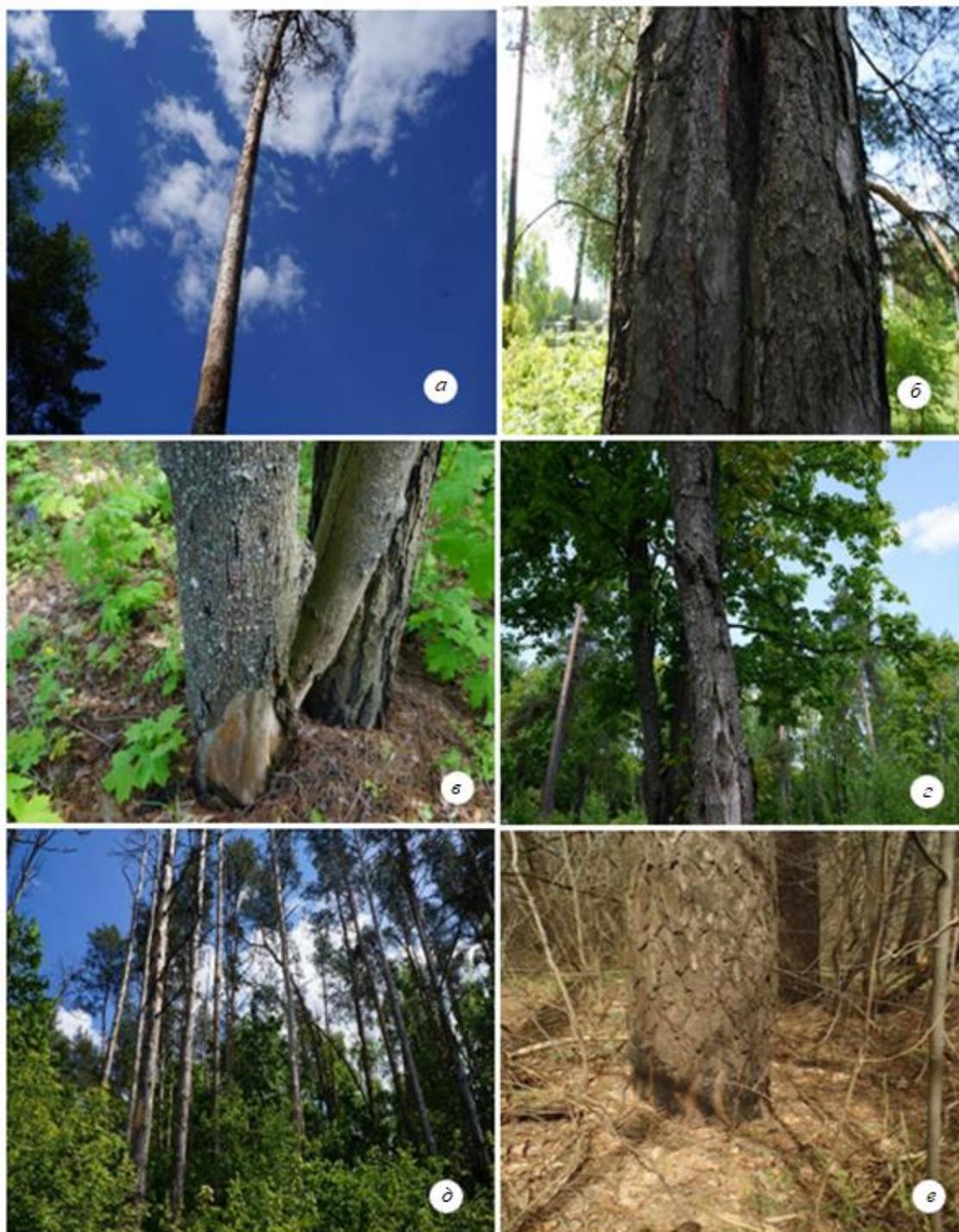


Рис. 3. Фотоматериалы экспертизы фитопатологического и аварийного состояния деревьев

a, б – механические повреждения сосны; *в, г* – поврежденный клен остролиственный; *д, е* – последствия пожаров.

При проведении визуальных исследований на территории Паркового леса были выявлены участки, где наблюдается наличие захламленности пиломатериалами, участки с ветровалом деревьев. Сухостой и захламленность наблюдается на всех четырех контурах.

Универсальным фактором ухудшения экологической ситуации являются несанкционированные свалки бытового мусора. Территория парка в данном случае не является исключением. Вдоль тропинок по всей территории отмечены места складирования бытового и строительного мусора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые на данной территории проведено комплексное экологическое обследование с изучением всех элементов экосистемы Паркового леса. В результате оценки состояния природных компонентов можно сформулировать следующие выводы.

Почвенный покров средней степени нарушенности, характерен для положительных форм рельефа. Флористический состав достаточно разнообразный. Территория парка обладает хорошим рекреационным потенциалом. Результаты исследования говорят о возможности использования объекта, как городского парка.

Отмечены следующие виды негативного воздействия на экосистемы парка: повышенная рекреационная нагрузка и дигрессия лесных экосистем (2 и 3 классов), засорение территории бытовым мусором, захламленность лесных участков, элементы пожаров. Таким образом, придание охранного статуса данному лесному массиву будет способствовать сохранению исторической среды и сохранению лесного ландшафта в пределах городской черты. Рекомендуется создать особо охраняемую природную территорию местного значения «Парковый лес возле стадиона «Труд».

Благодарности. Авторы выражают признательность к. с.-х. н. С. И. Марченко и к. с.-х.н. И. Н. Глазуну (БГИТУ) за помощь в натурных обследованиях.

Работа выполнена в рамках хоздоговорной научно-исследовательской работы по теме 4.30.1272 «Комплексное экологическое обследование территории «Парковый лес возле стадиона «Труд» с целью установления границ и ее признания ООПТ местного значения»

Список литературы

- Булохов, А. Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. – Брянск: Изд-во БГУ, 2004. – 245 с.
- Булохов А. Д., Соломещ А. И. Эколога-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. – Брянск: Изд-во БГУ, 2003. – 359 с.
- Бульгин Н. Е., Ярмишко В. Т. Дендрология. – Москва: МГУЛ, 2001. – 528 с.
- Волкова Н. И. Ландшафтная карта Брянской области (М 1:200000) / [Ред. В. К. Жучкова]. – М.: МГУ, 1994.
- Волкова Н. И. Ландшафтная структура и ее влияние на современные антропогенные процессы (на примере Брянской области): - автореф. дис. канд. геогр. наук: спец. 11.00.01 Физическая география, геофизика и геохимия ландшафтов. – Москва: МГУ, 1998. – 24 с.
- Геологическая карта четвертичных отложений Брянской области (М 1:500000) / [Составители И. П. Бирюков, С. В. Друцкой, Е. А. Шулешкина]. – М.: Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 1998.
- Закон Брянской области от 30.12.2005 № 121-3 «Об особо охраняемых природных территориях в Брянской области». – Брянск, 2005.
- Карта эксплуатационных запасов пресных подземных вод Воронежской, курской, Брянской, Орловской, Липецкой, Тамбовской и Белгородской областей (М 1:1000000) / [Составители В. С. Плотников, О. П. Жданова при участии А. П. Антоновского]. – М.: Министерство геологии СССР, 1967.
- Красная книга Брянской области. 2-е издание / [Ред. А. Д. Булохов, Н. Н. Панасенко, Ю. А. Семенищенков, Е. Ф. Ситникова]. – Брянск: РИО БГУ, 2016. – 432 с.
- Марченко С. И. Техника выполнения измерительных работ с использованием компьютера. – Брянск: БГИТА, 2008. – 20 с.
- Методические рекомендации по организации особо охраняемых природных территорий регионального значения: справочное пособие. – Красноярск: Проект ПРООН/ГЭФ, 2008. – 140 с.
- ОСТ 56-100-95 «Методы и единицы измерения рекреационных нагрузок на лесные природные комплексы» (утв. приказом Рослесхоза от 20 июля 1995 г. N 114). – М.: ВНИИЦлесресурс, 1995. – 16 с.
- Решение Малого Совета Клинцовского городского совета народных депутатов № 22 от 30.03.1992 г. «О городском своде памятников природы, истории, культуры и архитектуры и правилах их охраны, учета и использования».
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.

Харин А. В. Синтаксономия и организация биомониторинга растительного покрова города Брянска: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – Брянск: Изд-во БГУ, 2006. – 421 с.

Черепанов, С. К. Сосудистые растения. – Л.: Наука, 1981. – 510 с.

Чижова В. П. Рекреационные ландшафты: устойчивость, нормирование, управление: монография. – Смоленск: Ойкумена, 2011. – 176 с.

Levkina G. V., Svyatnoy E. S. Ecological assessment of Park Forest ecosystem elements in Klintsey, Bryansk region // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 70–78.

Due to the strong anthropogenic impact on the environment, the problem of the rational use of natural resources, including recreational ones, is very acute. The research was carried out in spring-summer of 2022 to assess the ecological state of the ecosystem elements of the Park Forest in Klintsey (Bryansk region) in order to justify giving this territory a protected status. The area of the study site was 45.16 hectares. The research included environmental monitoring, geomorphological, soil and floristic surveys. Recreational load and other indicators of anthropogenic impact on forest ecosystems were assessed. The Park was divided into several sections, taking into account the peculiarities of the state of natural components, depending on natural and anthropogenic influences. Convex landforms, historically chosen for development of park areas, prevail. Geomorphologically, the area belongs to the third group of morphogenetic relief types – glacial and glacio-fluvial accumulative mid-Quaternary plains. The predominant anionic composition of groundwater is hydrocarbonate. Based on the description of the soil profile, the presence of weakly soddy weakly podzolic cohesive sandy soil was revealed on deposits of overlying moraine loam and fluvioglacial sands with thin interlayers of red-brown moraine. This terrain can be classified as the typological group of terraines: zandra and moraine-zandra plains. In general, the territory of the park belongs to the class of recreational anthropogenic landscapes. When studying the floristic composition, it was noted that the park is located on the territory of an island forest massif, the indigenous types of which are wood sorrel pine forest and lichen heath pine forest. At present, the indigenous forest communities are significantly modified. The authors identified factors that have a negative impact on park forest ecosystems, in particular increased recreational pressure. It was concluded that in order to preserve the forest area within the urban environment, it was necessary to give the area a protected status.

Key words: city park, anthropogenic impact, environmental survey, landscape, phytocenosis, recreational digression, protected area.

Поступила в редакцию 01.04.24

Принята к печати 15.05.24

УДК 630*(470.51)(045)

DOI: 10.29039/2413-1733-2024-38-79-89

Экофизиологическое состояние ели сибирской в условиях поражения дендрофагами

Ведерников К. Е.

*Удмуртский государственный университет
Ижевск, Россия
wke-les@rambler.ru*

В статье приведены данные по изучению особенностей биохимического состава древесины хвойных растений в условиях их массового усыхания. Исследования проводились в европейской части Российской Федерации на территории Удмуртской Республики в пределах двух лесных районов. В качестве объектов исследования выступают еловые насаждения кисличного типа. По результатам исследования выявлены особи различного жизненного состояния, у которых отобраны образцы древесины для физиологической оценки. Физиологические исследования проводились методом экстракции растворителями разной полярности. Древесина анализировалась на общее содержание экстрактивных веществ – водорастворимых и смолородных соединений, а также танинов. Содержание экстрактивных веществ и их состав сильно варьируют от одной пробной площади к другой. На количество и компонентный состав экстрактивных соединений влияют жизненное состояние растений и условия места произрастания. Высокие значения экстрактивных соединений наблюдаются в насаждениях хвойно-широколиственных лесов. Именно в данном лесном районе процессы гибели еловых лесов идут наиболее интенсивными темпами. У деревьев удовлетворительного состояния содержание всех компонентов экстрактивных веществ выше в сравнении с особями иных жизненных категорий, особенно танинов. Высокое содержание полифенольных соединений наблюдаются у всех исследуемых особей в насаждениях с неблагоприятным санитарным состоянием. Полученные данные об особенностях содержания экстрактивных веществ в древесине ели могут быть использованы при отборе деревьев для создания устойчивых лесных культур.

Ключевые слова: устойчивость, гибель еловых насаждений, жизненное состояние, экстрактивные вещества, хвойные растения.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования в области экологической биохимии древесины представляют некоторые специфические трудности, без учета которых работа в данном направлении может оказаться неплодотворной. Для многолетних древесных растений затруднительно проведение экспериментов с точной дозировкой изучаемых факторов. В связи с этим все объекты для такого рода наблюдений могут быть выбраны не иначе как из природной обстановки, несмотря на все многообразие факторов внешней среды. В природных условиях вызывает значительные трудности градация экологических факторов, оказывающих влияние на основные внутренние параметры исследуемого растения. Совокупность экологических факторов создает специфическую структуру древесины и особый физиологический фон, в определенной мере изменяющийся в различные по метеорологическим условиям годы. Между тем для выявления закономерностей необходимо иметь более или менее отчетливое представление о влиянии, оказываемом отдельными экологическими факторами.

В настоящее время открываются широкие возможности по изучению еловых насаждений в умеренном климатическом поясе на фоне их масштабного усыхания (Viiri, Lieutier, 2004; Kunert, 2020). Несомненно, причиной негативных процессов в лесах являются изменения природных факторов. Эти процессы влияют на экологию сообществ вредителей леса, которые в свою очередь, приводят к деградации лесных экосистем на обширных территориях (Селиховкин и др., 2018). Структура и особенности биохимического состава древесины, несомненно, являются важными составляющими при выборе объекта заселения насекомыми (Rudinsky et al., 1970; Исаев, Гирс, 1975; Ведерников, 2021a). Таким образом сложившаяся ситуация с еловыми насаждениями дает возможность произвести разграничение всего

разнообразия экологических факторов и выявить те физиологические параметры растения, которые позволяют выживать индивидуумам в сложившихся условиях.

Целью работы являлось исследование содержания экстрактивных соединений в древесине ели сибирской (*Picea sibirica* Ledeb.) у особей различного жизненного состояния и их влияние на формирование адаптивных реакций.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Удмуртской Республики (УР). Территория республики располагается в пределах двух лесных районов: лесной район хвойно-широколиственных лесов (южная часть республики) и южно-таежный лесной район (северная часть республики) (География Удмуртии, 2009) (рис. 1).

Для целей исследования закладывались пробные площади (далее – ПП) размером 100×100 м по 9 шт. в каждом лесном районе: район хвойно-широколиственных лесов (Можгинское лесничество – 3 шт. ПП, Яганское лесничество – 3 шт. ПП, Завьяловское лесничество – 3 шт. ПП), южно-таежный лесной район (Якшур-Бодьинское лесничество – 3 шт. ПП, Игринское лесничество – 3 шт. ПП, Кезское лесничество – 3 шт. ПП). Пробные площади закладывались в еловых насаждениях естественного происхождения, в кисличных типах леса. Состав древостоя во многих исследуемых насаждениях был чистый с примесью иных пород не более 10 %. Древостои относились к одной возрастной группе – средневозрастные (возраст 60–70 лет) (Ведерников, 2021б).

Наиболее неблагоприятное санитарное состояние наблюдается в лесном районе хвойно-широколиственных лесов. В данном лесном районе индекс санитарного состояния насаждений составляет от 2,62 до 3,73, то есть санитарное состояние – от ослабленных до усыхающих. Неблагоприятное санитарное состояние исследуемых еловых насаждений в лесном районе хвойно-широколиственном лесов, связано с распространением короеда-типографа (*Ips typographus* L.). В исследуемых насаждениях, располагающихся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов отмечен высокий процент деревьев старого сухостоя (5 (г)) с характерными маточными следами короедов под корой.

Для изучения биохимических показателей древесины учетные особи распределялись по жизненному состоянию на три группы: хорошего; удовлетворительного и неудовлетворительного жизненного состояния. В пределах каждой группы жизненного состояния отбирались по три особи. Образцы древесины отбирали только у ели сибирской. Отбор ядер производили при помощи возрастного бура Haglof – 350 на высоте 0,3 м от корневой шейки дерева, в октябре месяце. Экстрактивные вещества исследовались методом последовательной экстракции растворителями возрастающей полярности в аппарате Сокслета: водорастворимые вещества – горячей водой, смолopodobные вещества – спирто-толуольной смесью. Количественное содержание танинов в водном растворе определяли при помощи спектрофотометра ПЭ-5400УФ при длине волны 277 нм. Содержание лигнина и полисахаридов – кислотным методом. Данные приведены на абсолютно сухое состояние (далее – а.с.с.) (Оболенская и др., 1991).

Математическую обработку результатов провели с применением статистического пакета «Statistica 5.5». Для интерпретации полученных материалов использовали кластерный анализ, метод главных компонент и дисперсионный многофакторный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты кластерного анализа выявили разделение исследуемых еловых насаждений по анализируемым показателям подразделяются на две группы (рис. 2). В первый кластер преимущественно объединились исследуемые насаждения Игринского и Кезского лесничеств. В насаждениях этих лесничеств не были выявлены особи пораженные ксилофагами. Во второй кластер объединились исследуемые насаждения, в которых наблюдались особи, пораженные короедами.

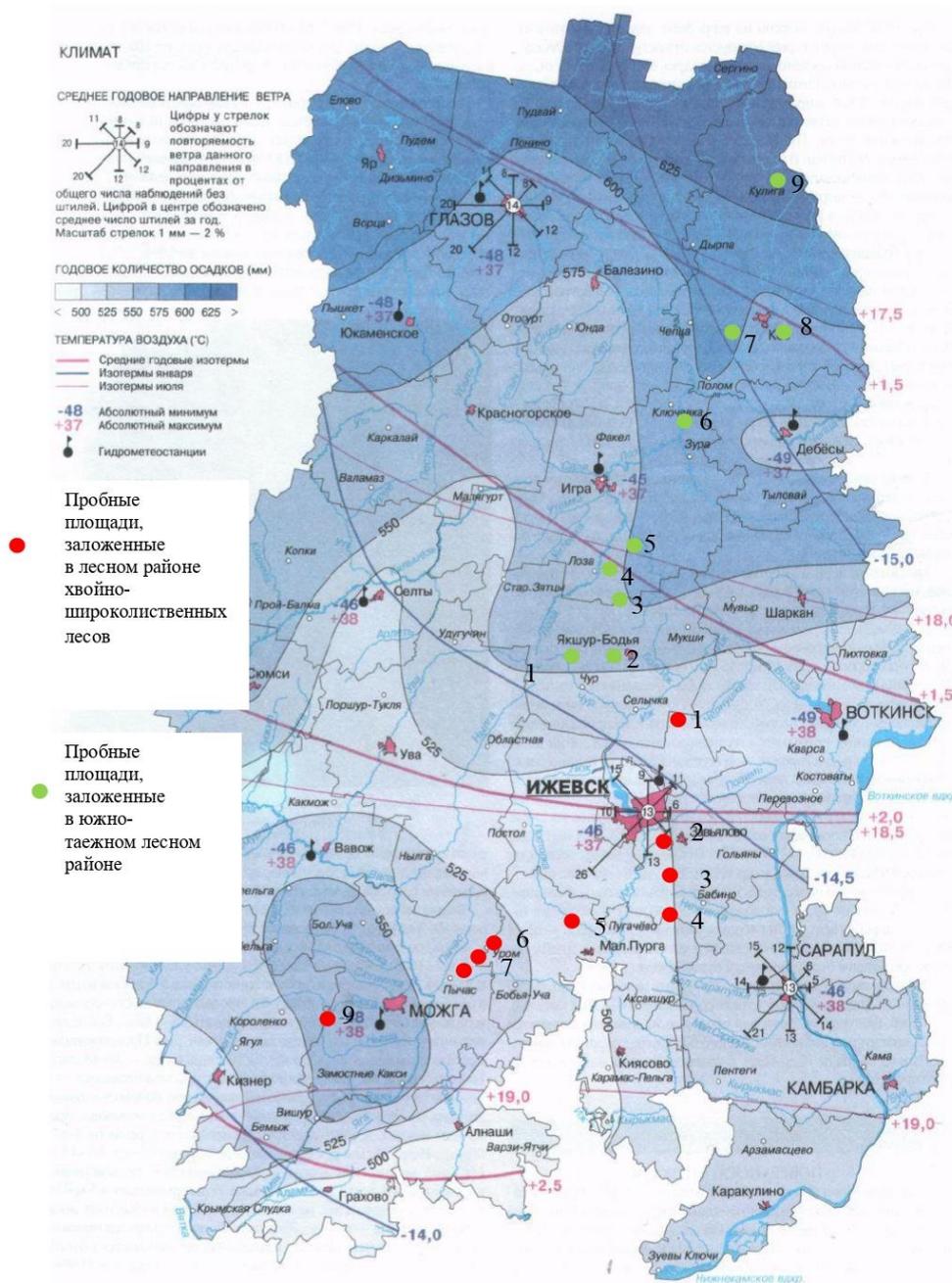


Рис. 1. Карта-схема Удмуртской Республики с территориальным расположением исследуемых насаждений

В результате анализа выявились 2 главные компоненты. Главная компонента – это вектор, сумма квадратов расстояний от которой до множества точек (исследуемые показатели) минимальна. Количество главных компонент зависит от разброса точек. В результате анализа проявились 2 главные компоненты, на которые приходится 74 % (Prp.Totl) изменчивости. Это означает, что выявленные главные компоненты несут основную часть информации о расположении точек. Главная компонента 1 отрицательно коррелирует с содержанием водорастворимых экстрактивных веществ ($-0,90$) и с содержанием танинов ($-0,82$), а также положительно коррелирует с содержанием лигнина ($0,84$). На первую главную

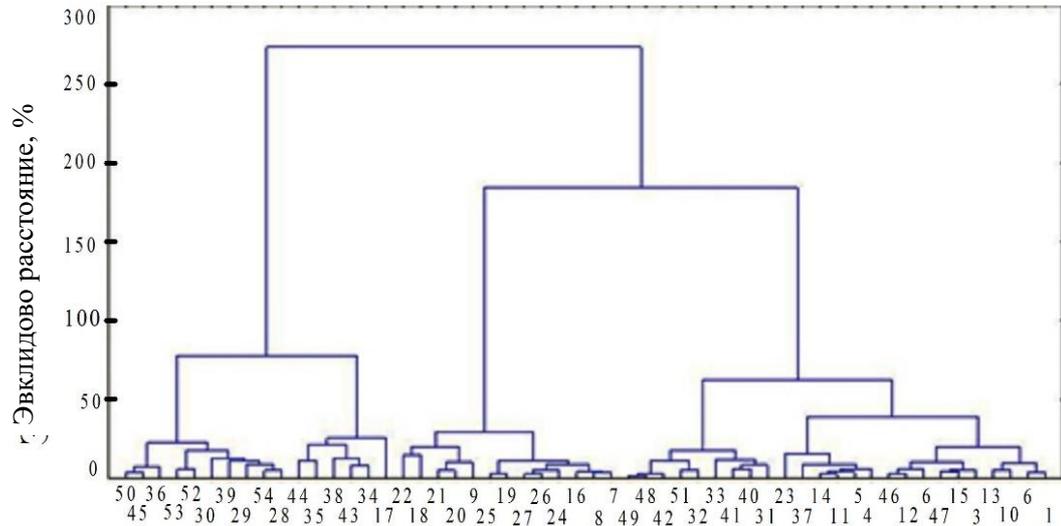


Рис. 2. Результаты кластерного анализа биохимических параметров древесины ели сибирской в различных насаждениях

1–27 – насаждения, располагающиеся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов: 1–9 – ПП Завьяловского лесничества; 10–18 – ПП Яганского лесничества; 19–27 ПП – Можгинского лесничества. 28–54 – насаждения, располагающиеся в южно-таёжном лесном районе: 28–36 – ПП Якшур-Бодьинского лесничества; 37–45 – ПП Игринского лесничества; 46–54 – ПП Кезского лесничества.

Таблица 1

Результаты анализа методом главных компонент исследуемых еловых насаждений

№	Показатели	Главная компонента 1	Главная компонента 2
1	Влажность древесины	-0,47	-0,32
2	Общее содержание экстрактивных веществ	-0,63	-0,72
3	Содержание водорастворимых экстрактивных веществ	-0,90	-0,33
4	Содержание танинов	-0,82	0,10
5	Содержание смолосодержащих экстрактивных веществ	0,25	-0,78
6	Содержание лигнина	0,84	-0,37
7	Содержание полисахаридов	-0,40	0,81
8	Expl.Var	3,04	2,14
9	Prp.Totl	0,43	0,31

Примечание к таблице. Expl.Var – абсолютные значения изменчивости, приходящиеся на главные компоненты; Prp.Totl – доля изменчивости, приходящиеся на главные компоненты.

компоненту приходится 43 % изменчивости. Главная компонента 2 отрицательно коррелирует с общим содержанием экстрактивных веществ (-0,72), с содержанием смолистых соединений (-0,78) и положительно – с содержанием полисахаридов (0,81). На вторую главную компоненту приходится 31 % изменчивости (табл. 1).

Пространственное расположение изучаемых насаждений в осях главных компонент представлено на рисунке 3.

По первой главной компоненте (Factor 1) исследуемые насаждения сформировали две группы. В первую группу объединились насаждения лесного района хвойно-

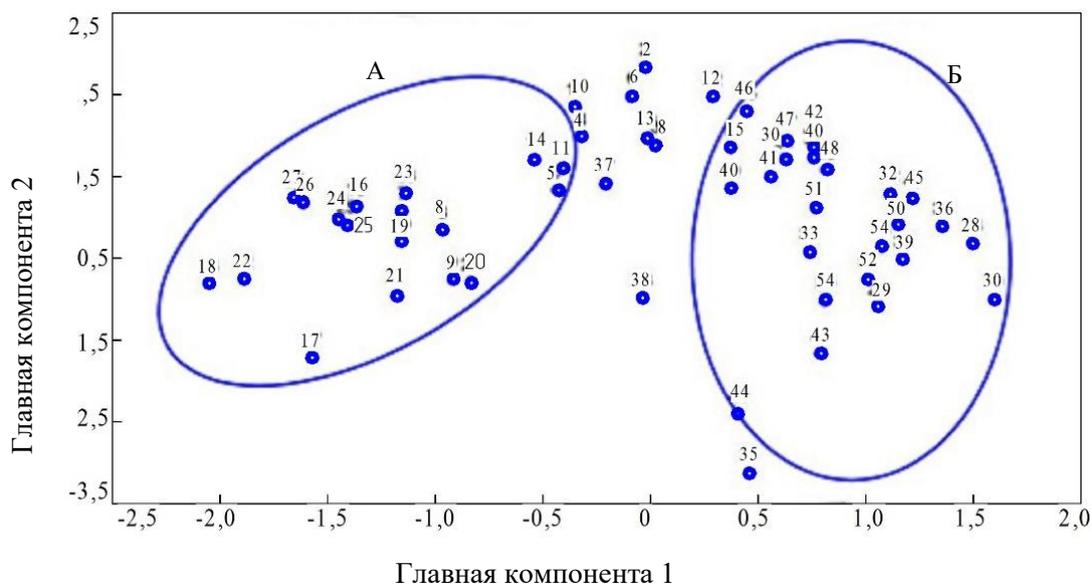


Рис. 3. Расположение изучаемых насаждений в осях главных компонент

А – насаждения, располагающиеся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов. Б – насаждения, располагающиеся в южно-таёжном лесном районе: 1–27 насаждения, располагающиеся в лесном районе хвойно-широколиственных лесов (19 ПП Завьяловского лесничества, 10–18 ПП Яганского лесничества, 19–27 ПП Можгинского лесничества); 28–54 насаждения, располагающиеся в южно-таёжном лесном районе (28–36 ПП Якшур-Бодьинского лесничества, 37–45 ПП Игринского лесничества, 46–54 ПП Кезского лесничества).

широколиственных лесов (южная часть республики), в области отрицательных значений первой главной компоненты. Во вторую группу объединились насаждения южно-таёжного лесного района (северная часть республики), в области положительных значений первой главной компоненты. Таким образом, данный метод статистического анализа выявил различия между еловыми насаждениями района хвойно-широколиственных лесов и южно-таёжного лесного района. Еловые древостои лесного района хвойно-широколиственных лесов имеют значимые отличия от еловых насаждений, произрастающих в южно-таёжном лесном районе по содержанию в древесине водорастворимой группы экстрактивных веществ и танинов, а также по содержанию лигнина.

Для оценки влияния жизненного состояния особей, санитарного состояния насаждений и условий места произрастания (лесорастительное районирование) на физиологические показатели древесины проведен многофакторный дисперсионный анализ по перекрестно-иерархической схеме. Для сравнения различий использовался метод множественного сравнения LSD-test.

Дисперсионный анализ по содержанию лигнина и полисахаридов в исследуемых образцах не выявил статистически значимых закономерностей у растений различного жизненного состояния (хорошего, удовлетворительного и неудовлетворительного состояния), а также в зависимости от условий произрастания (природные зоны: подтаёжная и таёжная зоны).

Результаты дисперсионного анализа выявили, что значимыми факторами, влияющими на общее содержание экстрактивных веществ в древесине, являются лесорастительные районы, жизненное состояние растений и взаимодействие таких факторов, как лесорастительные районы и лесничества (табл. 2).

У особей ели сибирской, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, общее содержание экстрактивных веществ в древесине на порядок выше, чем у особей, произрастающих в южно-таёжном лесном районе.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа по общему содержанию экстрактивных веществ в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	643,61	143	27,59	23,32	<0,05
Лесничества	2	12,06	143	27,59	0,44	0,65
Жизненное состояние растений	2	142,03	143	27,59	5,15	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	515,32	143	27,59	18,68	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	79,23	143	27,59	2,87	0,06
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	64,93	143	27,59	2,35	0,06
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	25,03	143	27,59	0,91	0,46

Значимым фактором, влияющим на содержание экстрактивных веществ, является жизненное состояние растений. Достоверно высокое содержание экстрактивных веществ отмечается у особей удовлетворительного состояния, в сравнении с особями хорошего и неудовлетворительного жизненного состояния.

В результате исследования водорастворимой группы экстрактивных веществ выявлено, что значимыми факторами, оказывающими влияние на содержание водорастворимых веществ, являются условия произрастания, а также их взаимодействие (табл. 3).

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа по содержанию водорастворимых экстрактивных веществ в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	1890,85	143	15,56	121,52	<0,05
Лесничества	2	80,37	143	15,56	5,17	<0,05
Жизненное состояние растений	2	30,65	143	15,56	1,97	0,14
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	187,80	143	15,56	12,07	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	25,65	143	15,56	1,65	0,20
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	25,67	143	15,56	1,65	0,17
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	5,26	143	15,56	0,34	0,85

У особей, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов наблюдается более высокое содержание в ксилеме водорастворимых соединений, в сравнении с особями, произрастающими в южно-таёжном лесном районе (рис. 4).

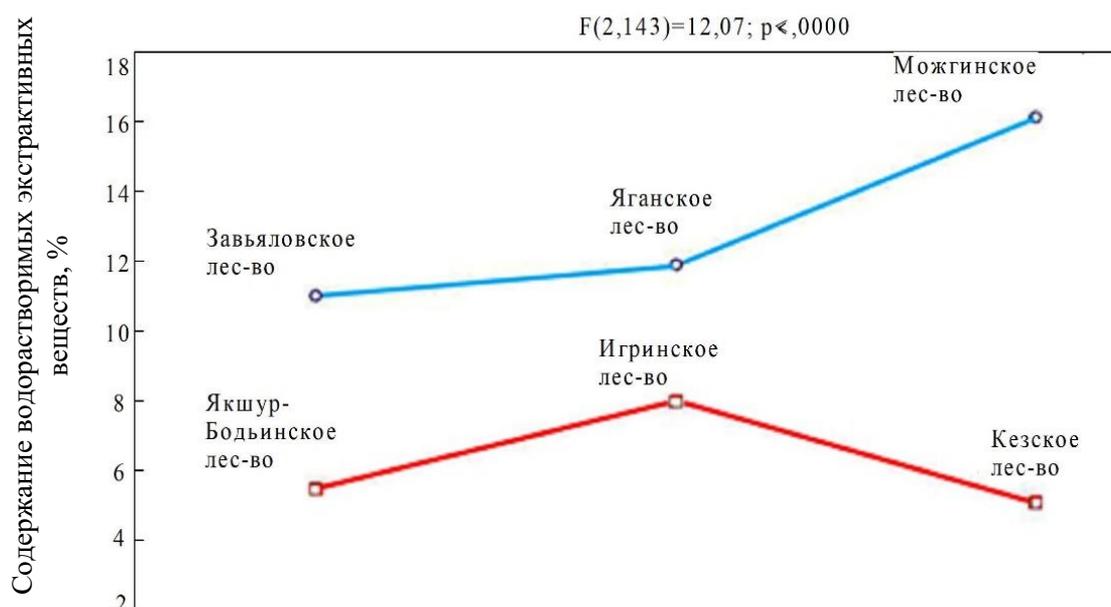


Рис. 4. Содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской, произрастающих в различных районах при взаимодействии факторов, в процентах от абсолютно сухого состояния

Из группы водорастворимых экстрактивных веществ танины играют важную защитную роль при воздействии негативных факторов (Schofield, Hageman, Harold, 1998).

По результатам статистической обработки данных содержания танинов в древесине выявлено, что значимыми факторами являются условия произрастания (лесорастительные районы, лесничества), состояние растений и взаимодействие этих факторов (табл. 4).

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа по содержанию танинов в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	874,87	143	3,65	239,90	<0,05
Лесничества	2	24,11	143	3,65	6,61	<0,05
Жизненное состояние растений	2	20,00	143	3,65	5,48	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	29,41	143	3,65	8,06	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	28,71	143	3,65	7,87	<0,05
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	8,76	143	3,65	2,40	0,05
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	6,49	143	3,65	1,78	0,14

Высокое содержание танинов наблюдается у особей ели сибирской, произрастающих в лесничествах хвойно-широколиственного лесного района, в сравнении с особями, произрастающими в южно-таежном лесном районе Удмуртии (рис. 5).

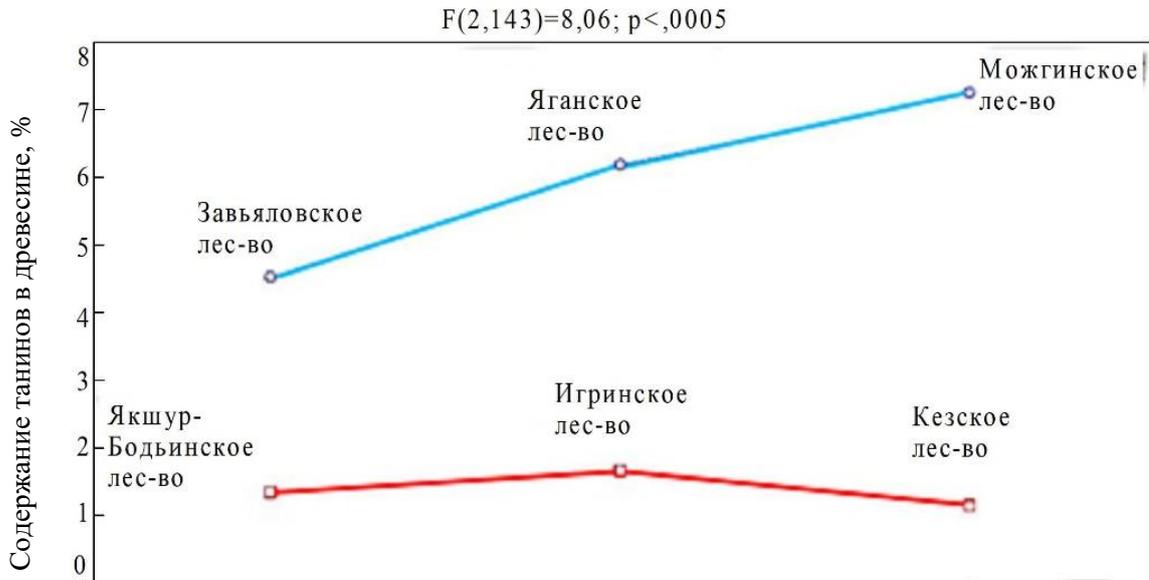


Рис. 5. Содержание танинов в древесине особей ели сибирской, произрастающих в различных районах, в процентах от абсолютно сухого состояния

В южно-таёжном лесном районе не выявлено статистически значимых различий по содержанию танинов между особями различного жизненного состояния. Тогда как в лесном районе хвойно-широколиственных лесов содержание танинов значимо ниже у растений неудовлетворительного жизненного состояния в сравнении с особями хорошего и удовлетворительного жизненного состояния.

Высокими защитными свойствами в древесине хвойных пород, помимо танинов, обладают смолистые вещества (Smith et al., 1989). В то же время, по имеющимся данным, монотерпеновые соединения, входящие в состав смолистых соединений, могут выступать в качестве веществ, привлекающих короедов (Исаев, Гирс, 1975).

На содержание смолородных экстрактивных веществ в древесине ели сибирской значимое влияние оказывают следующие факторы: лесорастительные районы, жизненное состояние деревьев и взаимодействие таких факторов, как жизненное состояние и условия произрастания (лесорастительные районы и лесничества) (табл. 5).

В южно-таёжном лесном районе содержание смолистых соединений у особей ели сибирской, выше, в сравнении с особями, произрастающими в лесном районе хвойно-широколиственных лесов.

Достоверно высокое содержание смолистых веществ выявлено у растений удовлетворительного жизненного состояния, в сравнении с растениями иных жизненных состояний. Достоверных различий по содержанию смолистых соединений в древесине ели сибирской хорошего и неудовлетворительного жизненного состояния не выявлено.

Однако существует разница по содержанию смолистых соединений между особями различного жизненного состояния, произрастающих в различных лесорастительных районах.

В лесном районе хвойно-широколиственных лесов у особей различного жизненного состояния нет статистически значимых различий по содержанию смолистых веществ. В южно-таёжном лесном районе, содержание смолистых веществ, статистически выше у растений удовлетворительного жизненного состояния, в сравнении с особями иных жизненных состояний. Между особями ели сибирской хорошего и удовлетворительного жизненного состояния, произрастающих в южно-таёжном лесном районе, значимых различий по содержанию смолистых веществ не выявлено.

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа по содержанию смолистых экстрактивных веществ в древесине ели сибирской

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
Лесорастительные районы	1	310,86	143	10,46	29,72	<0,05
Лесничества	2	20,95	143	10,46	2,00	0,14
Жизненное состояние растений	2	55,15	143	10,46	5,27	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 2	2	95,10	143	10,46	9,09	<0,05
Взаимодействие факторов: 1 и 3	2	34,17	143	10,46	3,27	<0,05
Взаимодействие факторов: 2 и 3	4	30,15	143	10,46	2,88	<0,05
Взаимодействие факторов: 1,2 и 3	4	12,78	143	10,46	1,22	0,30

Статистически значимые отличия по содержанию смолы, в сравнении с другими исследуемыми насаждениями, наблюдается у растений, произрастающих в Якшур-Бодьинском лесничестве. Меньше всего смолистых веществ выявлено у особей ели сибирской, произрастающих в Завьяловском лесничестве (рис. 6).

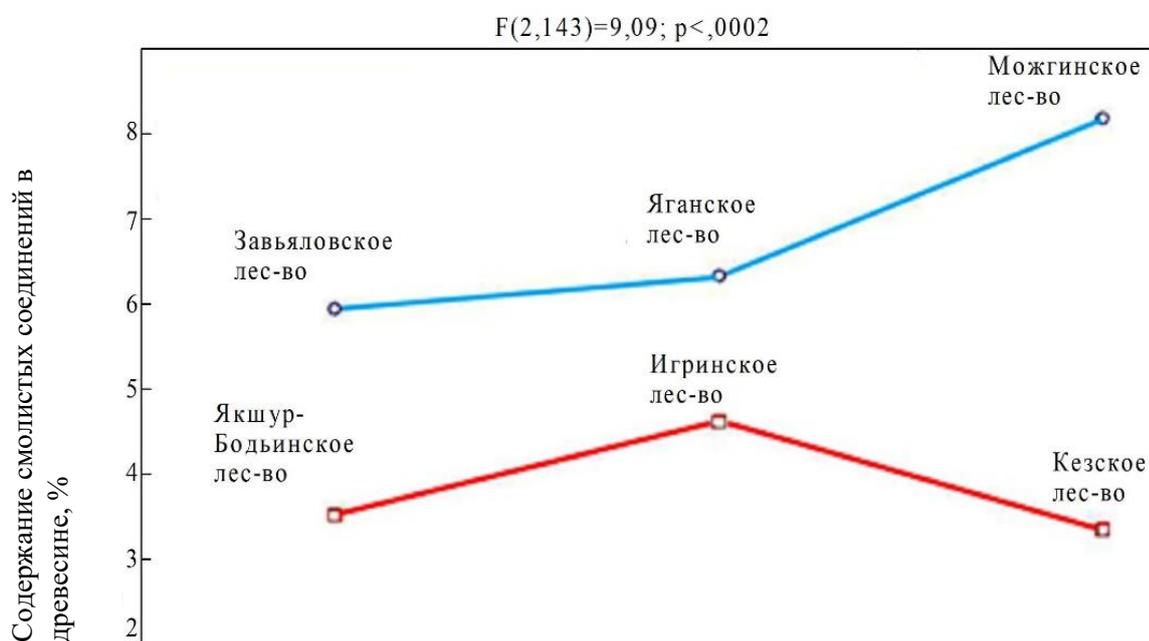


Рис. 6. Содержание смолистых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской, произрастающих в различных лесорастительных районах в процентах от абсолютно сухого состояния

Таким образом, по результатам исследования выявлено, что значимыми факторами, влияющими на содержание экстрактивных веществ, являются условия произрастания и жизненное состояние растений.

Выявлено, что у растений, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, общее содержание экстрактивных веществ выше, чем у особей, произрастающих в южно-таёжном лесном районе. У особей ели, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, наблюдается не только более высокие показатели общего содержания экстрактивных веществ, но и более высокие показатели танинов, в сравнении с особями, произрастающими в южно-таежном лесном районе. Тогда как содержание смолистых веществ у особей ели сибирской, произрастающих в лесном районе хвойно-широколиственных лесов на порядок меньше, чем у растений южно-таёжного лесного района.

Различия в составе экстрактивных веществ может быть объяснены разным санитарным состоянием насаждений лесорастительных районов. По результатам натурных обследований наиболее неблагоприятное санитарное состояние наблюдается в районе хвойно-широколиственных лесов. По своей структуре еловые древостои Яганского, Завьяловского и частично Можгинского лесничеств отличаются от насаждений южно-таежного лесного по санитарному состоянию (в районе хвойно-широколиственных лесов усыхающие насаждения). Данные насаждения деградировали в результате жизнедеятельности короедов. Однако на данных пробных площадях встречаются особи ели хорошего и удовлетворительного жизненного состояния. Следовательно, данные растения, в период активного усыхания основного древостоя, смогли противостоять короедам путем изменения состава экстрактивных веществ.

Результаты дисперсионного анализа выявили, что содержание экстрактивных веществ изменяется в зависимости от жизненного состояния растений. При этом наибольшее содержание экстрактивных веществ наблюдается у растений, испытывающих угнетение (удовлетворительное жизненное состояние), особенно танинов.

Несмотря на то, что танины известны с 17 века структура и роль этих веществ изучена не в полной мере. Существуют гипотезы, что дубильные вещества являются продуктами жизнедеятельности, выполняют запасающую роль, выполняют защитную функцию, а также участвуют в окислительно-восстановительных процессах в растительных организмах (Привалова, Минович, 2018). Все же большинство ученых считают, что основная роль танинов защита растений от насекомых и инфекций (грибков, бактерий). Защитный механизм основан на способности танинов необратимо связывать белки, образуя комплексы в мембранах клетки, нейтрализуя их активность. В связи с высокой активностью танины рассматриваются как один из эффективных способов по борьбе с сердечно-сосудистыми заболеваниями и некоторыми формами рака (Funatogawa et al., 2004; Pizzi et al., 2008; Fiori et al., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе исследования установлено, что на содержание экстрактивных веществ в древесине хвойных растений существенное влияние оказывают условия произрастания (лесорастительные районы) и жизненное состояние растений (степень повреждения дендрофагами).

Высокие значения экстрактивных соединений наблюдаются в еловых насаждениях хвойно-широколиственных лесов. Именно в данном лесном районе процессы гибели темнохвойных лесов идут наиболее интенсивными темпами. У деревьев удовлетворительного состояния содержание всех компонентов экстрактивных веществ выше в сравнении с особями иных жизненных категорий, особенно танинов. Высокое содержание полифенольных соединений наблюдаются у всех исследуемых особей в насаждениях неблагоприятного санитарного состояния.

Выявлено, что с ухудшением жизненного состояния особей в очагах развития дендрофагов в ксилеме исследуемых растений наблюдалось увеличение экстрактивных веществ. У растений, поврежденных ксилофагами (особенно в очагах развития короедов), водорастворимых веществ выше, чем смолистых, особенно танинов. Танины играют важную защитную роль в борьбе с вредителями. Высокое содержание танинов в древесине,

поврежденных насекомыми, но выживших растений, свидетельствует о высокой эффективности полифенольных соединений в борьбе с короедами.

Список литературы

- Ведерников К. Е. Изменение химического состава древесины *Picea obovate* Ledeb. под воздействием *Ips typographus* L. // Химия растительного сырья. – 2021а. – №4. – С. 251-258.
- Ведерников К. Е. Еловые насаждения Удмуртской Республики и мероприятия по повышению их устойчивости // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы VI Всероссийской научно-технической конференции. Санкт-Петербург. – 2021б. – С. 102–104.
- География Удмуртии: природные условия и ресурсы: Учеб. пособие / [Ред. И. И. Рысина]. Ижевск: Издательский дом «Удмуртский университет», 2009. – Ч. 1. – 256 с.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых ксилофагов. – Новосибирск: Наука, 1975. – 347 с.
- Лесной план Удмуртской Республики. Утвержден Указом Главы Удмуртской Республики от 18.02.2019 №17 (www.consultant.ru, 28.12.2023 г.).
- Оболенская А. В., Ельницкая З. П., Леонович А. А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. – Москва: Экология, 1991. – 320 с.
- Привалова Е. Г., Миревич М. В. Основы фитотоксикологии. Обзор растительных объектов. Элементы фитохимического анализа. – Иркутск: ИГМУ, 2018. – 102 с.
- Селиховкин А. В., Ахматович Н. А., Варенцова Е. Ю., Поповичев Б. Г. Размножение короеда-типографа и других дендропатогенных организмов в лесах Карельского перешейка // Лесоведение. – 2018. – № 6. – С. 426–433.
- Funatogawa K., Hayashi S., Shimomura, H. et al Antibacterial activity of hydrolyzable tannins derived from medicinal plants against *Helicobacter pylori* // Journal of microbiology, immunology, and infection – 2004, 48. – P. 251–261.
- Fiori G. M. L., Fachin A. L., Correa, V. S. C. et al. Antimicrobial Activity and Rates of Tannins in *Stryphnodendron adstringens* Mart. Accessions Collected in the Brazilian Cerrado // American Journal of Plant Sciences – 2013. – 4. – P. 2193–2198.
- Kunert N. Preliminary indications for diverging heat and drought sensitivities in Norway spruce and Scots pine in Central Europe // iForest-Biogeosciences and Forestry. 2020. – Vol. 13, issue 2. – P. 89–91. DOI <https://doi.org/10.3832/ifer3216-012>.
- Pizzi A., Belgacem M. N., Gandini A. Tannins: Major Sources, Properties and Applications. In Monomers, Polymers and Composites from Renewable Resources Elsevier // University of Oxford the United Kingdom – 2008. – P. 179–199.
- Rudinsky J. A., Novak V., Švihra P. Atraktivita lykozrouta smrkoveho (*Ips typographus* L.) k terpenum a feromonum // Lesnictvi. – 1970. – Vol. 16. – P. 51–62.
- Schofield J. A., Hagerman A. E., Harold A. Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter // Journal of Chemical Ecology – 1998. – Vol. 24. – P. 1409–1421.
- Smith A. L., Campbell C. L., Walker D. B. et al. Extracts from black locust as wood preservatives: Extraction of decay resistance from black locust heartwood // Holzforschung. – 1989. – 43. – P. 293–296.
- Viiri H., Lieutier F. Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle, *Ips typographus*, in three areas in France // Annals of Forest Science. – 2004. – 61. – P. 215–219. DOI 10.1051/forest:2004013.

Vedernikov K. E. The ecophysiological response of Siberian spruce to dendrophage damage // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 79–89.

The article presents data on the study of the peculiarities of the biochemical composition of coniferous wood under conditions of their mass drying. The research was conducted in the European part of the Russian Federation on the territory of the Udmurt Republic, within two forest areas. The subjects of the research are spruce plantations of the acidic type. According to the results of the study, samples from individuals of different life conditions were selected for physiological assessment. Physiological studies were carried out by extracting samples with solvents of different polarities. The wood was analyzed for the total content of extractives – water-soluble and resin-like compounds, as well as tannins. The content of extractives and their composition vary greatly from one sample area to another. The quantity and component composition of extractive compounds are influenced by the vital state of plants and the growth place condition. Significant values of extractive compounds are observed in stands of coniferous-deciduous forests. In these areas, the processes of death of spruce forests are proceeding at the most intensive pace. In trees of satisfactory condition, the content of all components of extractive substances is higher in comparison with individuals of other life categories, especially tannins. A high content of polyphenolic compounds is observed in all studied individuals from plantations with an unfavorable sanitary condition. The obtained data on the peculiarities of the content of extractive substances in spruce wood can be used to select trees to create sustainable forest crops.

Key words: sustainability, death of spruce plantations, vital condition, extractive substances, coniferous plants.

Принята к рассмотрению 10.01.24

Принята к печати 15.04.24

Орнитогеографическое районирование Крымского полуострова

Костин С. Ю.

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

В результате комплексного анализа авифауны Крыма, с учетом распределения эколого-фаунистических группировок птиц по зонально-биогеографическим выделам, схемой их доминирования, изучения соотношения между представителями различных фаунистических комплексов и типов фаун, а также наличием специфических видов выделен 21 район. По северным предгорьям проходит граница Сахаро-Гобийской и Европейской подобласти. В равнинном Крыму преобладают виды Номадийского типа и тропической группы, в горно-лесном поясе – виды неморальных комплексов Европейского и Евро-Китайского типов фаун. Северные предгорья отличаются переходным характером фауны и значительным сходством с равнинным Крымом (53 %), отнесены к Крымскому предгорному округу, полоса гемиксерофитных лесов, редколесий, томилляров и саванноидов южного бережья выделена в Южно-приморский округ, в составе Западно-Европейской провинции Европейской подобласти.

Ключевые слова: фауна, орнитокомплексы, географо-генетический анализ, зоогеография, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

Географическое положение Крыма, находящегося в узле сопряжения нескольких природных зон, его сложное геологическое прошлое, ландшафтное и биологическое разнообразие обуславливают значительную гетерогенность авифауны полуострова, определяя формирование орнитокомплексов и эколого-фаунистических группировок, отличающихся по составу и происхождению.

Простое распределение числа видов и особей по типам фауны означает попытку осмыслить список видов в историческом аспекте, поскольку понятие о типах фауны птиц разработано с учетом их происхождения (Жуков, 2004). Отраслевое районирование (физико-географическое, ландшафтное, эдафо-климатическое, геоботаническое, зоогеографическое) природно-территориальных комплексов имеет большое практическое значение, так как оно лежит в основе ресурсоведения, природопользования и заповедного дела (Белик, 1996), что и определяет обширную библиографию, посвященную этому направлению исследований. При этом зоогеографическое районирование Крымского полуострова и, в частности, орнитогеографическое не разработано. Это определяет цель исследования – составить и охарактеризовать схему орнитогеографического районирования на основе региональных исторических связей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены собственные материалы, собранные в 1980–2023 годах. Методологической основой работы является концепция «типов фаун» в трактовке Г. В. Никольского (1947), которая на орнитологическом материале получила развитие в работах Л. С. Степаняна (1967), А. А. Назаренко (1968), А. А. Кищинского (1977, 1980, 1988), В. П. Белика (1996, 2006, 2013) и других орнитологов. Поскольку основным критерием отнесения вида птиц к одному из типов фауны является конфигурация гнездового ареала (Штегман, 1938), в настоящей работе мы анализируем гнездовую фауну птиц полуострова.

Определяющее значение при делении внеарктической части Палеарктики имеют подходы к районированию: на основе зональных принципов или региональных исторических

связей. В настоящее время практически все схемы деления Палеарктики на зоогеографические подобласти основаны на региональном принципе, где выделяют 4 подобласти: Сибирскую, Европейскую, Китайскую, а также Сахаро-Гобийскую. Соответственно этим подобластям выделяют 4 типа фауны: Сибирский, Европейский, Китайский и Номадийский. Южные горы целесообразно выделять в особую подобласть с характерным для нее типом фауны, к которому следует относить лишь обитателей субальпийки (криволесий и кустарников) и альпийской зоны (лугов и скал), составляющих два отдельных больших фаунистических комплекса (Белик, 2006, 2013).

В последние полвека в зоогеографических работах (Назаренко, 1968; Кищинский, 1977, 1980, 1988; Белик, 1996) было показано, что методы анализа на основе типов фауны пригодны для изучения зооценозов крупных хоронов – областей, подобластей, тогда как региональные фауны продуктивно анализировать, используя категорию фаунистических комплексов, связанных происхождением не с подобластями, а ландшафтными зонами. Биоценотическая специфика фаунистических комплексов проявляется посредством выявления эколого-фаунистических группировок, адаптированных к определенным биотопам в различных типах ландшафта (табл. 1).

Таблица 1

Типы фаун, фаунистические комплексы и эколого-фаунистические группировки Палеарктики (по Белику, 2006 с дополнениями)

Типы фаун	Фаунистические комплексы	Эколого-фаунистические группировки	Интразональные эколого-фаунистические группировки
Европейский	Неморальный	Собственно неморальная	Аллювиофильно-луговая
		Болотно-неморальная	
		Борово-неморальная	
	Лесостепной	Собственно лесостепная	
		Пойменно-лесолуговая	
		Горно-лесостепная	
	Субсредиземноморский	Ксерофильно-дубравная	
		Горно-хвойная	
		Ксерофильно-кустарниковая	
Евро-Китайский	Древне-неморальный	Собственно древне-неморальная	
		Болотно-древне-неморальная	
		Борово-древне-неморальная	
	Древне-лесостепной	Собственно древне-лесостепная	
		Пойменно-древне-лесолуговая	
		Горно-древне-лесостепная	
Номадийский	Пустынно-степной	Пустынно-петрофитная	
		Сухо-степная	
	Пустынно-горный	Склерофильная	
	Лиманный		Аллювиофильно-галофитная
			Лиманно-островная
		Плавневая	

В связи с этим результаты анализа зонально-биотопического распределения эколого-фаунистических группировок Крыма (Ю. Костин и др., 1999; Бескаравайный, 2001; Костин, 2014) составляют одну из основ схемы орнитогеографического районирования региона. Элементами в предлагаемой нами схеме зоогеографического анализа (рис. 1) кроме биотопов (местообитаний) выступают региональные соотношения типов фаун, фаунистических комплексов и эколого-фаунистических группировок. При этом основным методом орнитогеографического анализа остается сравнение гнездовой фауны отдельных

биотопических выделов Крыма, как между собой, так и с фауной смежных и отдаленных регионов, а также сопоставление их географо-генетической структуры с применением коэффициента Жаккара и кластерного анализа (Костин, 2023).

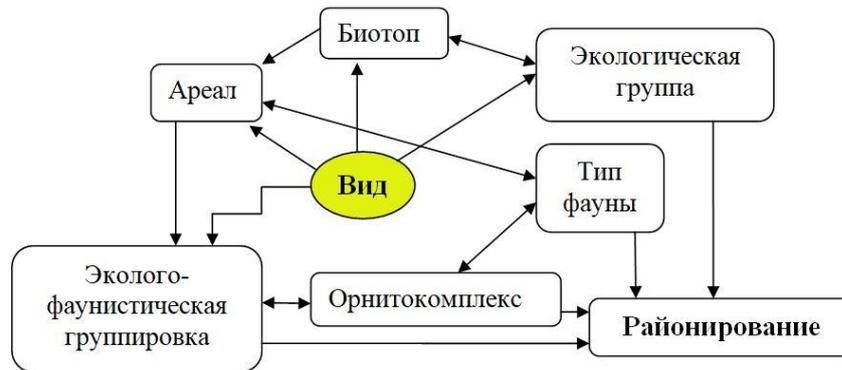


Рис. 1. Схема зоогеографического анализа авифауны Крыма

Систематический порядок и таксономия птиц приведены в соответствии со списком Е. А. Коблика, В. Ю. Архипова (2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Крым находится на западной окраине суббореальных степей умеренного пояса, где зональным является семиаридный степной тип ландшафта, характерный для равнинной части полуострова. В предгорьях и горах формируются другие типы ландшафтов, что связано с барьерно-высотной поясностью и позиционностью относительно вещественно-энергетических потоков и, как следствие, другие по сравнению с равнинами гидротермический режим, эдафоклиматические и фитоценотические характеристики (Современные ландшафты..., 2009). Ландшафтное и биотопическое разнообразие полуострова определяет существование зональных, азональных и интразональных комплексов, мозаичное пространственное распределение значительного количества эколого-фаунистических группировок.

В основу районирования равнинного Крыма положены особенности соотношения между представителями Номадийского, Европейского типов фауны и тропической группы, относящихся к пустынно-степному, пустынно-горному фаунистическим комплексам и интразональным эколого-фаунистическим группировкам, с учетом участия дендрофилов неморального и лесостепного комплексов. В равнинном Крыму нами выделено 10 районов (рис. 2), которые можно разделить на две группы. К первой группе относятся: Каркинитский, Центральный и Восточный Присивашские, Донузлавско-Межводненский, Сакско-Евпаторийский районы. По зонально-биотопическому делению все они расположены в гидроморфном ландшафтном уровне в подзоне полупустынных степей (табл. 2, рис. 3). Районы различаются степенью участия видов интразональных эколого-фаунистических группировок: плавневой, лиманно-островной и аллювиофильно-галофитной. В этой группе доминантами являются лимнофилы, относящиеся к Номадийскому типу фауны и тропической группе.

В Каркинитский район (Ст-1) входит территория от Бакальской косы до Красноперекоска, но большая часть соленых озер западного Сиваша занята отстойниками химического производства. На остальной территории побережья Каркинитского залива, Лебяжьих о-вах находятся наиболее стабильное поселение (≈ 40 пар) длинноносого крохали *Mergus serrator* Linnaeus, 1758 (северо-таежный комплекс Сибирского типа); постоянные колонии голенастых и чайковых, в частности чегравы *Hydroprogne caspia* (Pallas, 1770), черноголового хохотуна *Larus ichthyaetus* Pallas, 1773, в 2000–2002 годах гнездился розовый

пеликан *Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758. В береговой полосе Кумовских плавней гнездится малый баклан *Phalacrocorax pygmeus* (Pallas, 1773); отмечена наибольшая концентрация белошекой крачки *Chlidonias hybrida* (Pallas, 1811), белого аиста *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758) и черногрудого воробья *Passer hispaniolensis* (Temminck, 1820). У Красноперекопска в колонии грача *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758 зарегистрировано гнездование египетской цапли *Bubulcus ibis* (Linnaeus, 1758), на останцевых островах Айгульского и Кирлеутского озер – красавки *Anthropoides virgo* (Linnaeus, 1758), на Бакальской косе – большого кроншнепа *Numenius arquata* (Linnaeus, 1758), а в тростниках Айгульского озера – единственное в Крыму место гнездования речного сверчка *Locustella fluviatilis* (Wolf, 1810).

В Присивашских районах широко представлены островные системы и галофитные луга, в которых формируется лиманно-островная и аллювиофильно-галофитная группировки, у сбросов ирригационной сети Северо-Крымского канала в Сиваш, где были развиты обширные тростниково-рогозовые заросли, распространены виды плавневой группировки. Вдоль транспортных магистралей в лесомелиоративных массивах гнездятся в основном представители собственно лесостепной и пойменно-лесолуговой группировок Европейского типа фауны.

Центральный Присивашский район отличается преобладанием видов сухо-степной группировки пустынно-степного и лиманного комплексов при доминировании представителей аллювиофильно-галофитной группировки с наличием специфичного вида – серого жаворонка *Calandrella rufescens* (Vieillot, 1819), а у о-ва Чурюк в 2017 году отмечено гнездование фламинго *Phoenicopterus roseus* Pallas, 181. Но при этом только в этом районе на останцевых островах отмечено спорадическое гнездование широконоски *Anas clypeata* Linnaeus, 1758 и шилохвосты *Anas acuta* Linnaeus, 1758 – видов гипоарктического комплекса. Здесь располагаются основные поселения шилоклювки *Recurvirostra avosetta* Linnaeus, 1758, морского голубка *Larus genei* Breme, 1840, пестроносы крачки *Thalasseus sandvicensis* (Latham, 1787). В отличие от других районов северного и северо-восточного Крыма здесь в береговой полосе широко представлены глинистые обрывы (до 7–10 м), где склерофильную группировку составляют 11 видов.

Восточный Присивашский район (Ст-3) характеризуется многочисленными аккумулятивными островами, на которых формируется лиманно-островная группировка. Здесь расположены крупные балочные комплексы в устьевых зонах, занятые обширными тростниковыми крепями, в которых выявлены наиболее многочисленные поливидовые колонии плавневой группировки; находятся основные крымские поселения малого баклана, желтой *Ardeola ralloides* (Scopoli, 1769) и рыжей *Ardea purpurea* Linnaeus, 1766 цапель, кваквы *Nycticorax nycticorax* (Linnaeus, 1758), каравайки *Plegadis falcinellus* (Linnaeus, 1766), серого гуся *Anser anser* (Linnaeus, 1758), красноногого нырка *Netta rufina* (Pallas, 1773). На территории Калиновского природного парка, занимающего урочище Калиновка между полуостровами Тюп-Тархан и Стефановский, представлены виды сухо-степной группировки, а вдоль канала в лесомелиоративных посадках – виды лесостепного комплекса.

Донузлавско-Межводненский район (Ст-5) выделяется сочетанием видов интразональных эколого-фаунистических группировок с доминированием представителей Номадийского типа фауны: аллювиофильно-галофитной, плавневой, склерофильной; с незначительным участием видов аллювиофильно-луговой и дендрофилов собственно лесостепной группировок, включающей представителей Европейского типа фауны. Район делится на два участка, отличающихся особенностями мезорельефа. Большую часть Донузлавского участка занимает акватория одноименного озера (глубиной до 27 м), берега

Таблица 2 (на следующей странице)

Фауно-генетическая структура орнитокомплексов отдельных орнитогеографических районов Крыма

Районы	Фаунистические комплексы (количество видов) Орнитогеографические районы	Типы фаун											Тропические группы	Всего видов	
		Европейский				Евро-Китайский		Номадийский			Сибирский				Гималайский
		Неморальный	Лесостепной	Субсредиземно-морский	Алловиофильный	Древне-неморальный	Древне-лесостепной	Пустынно-степной	Пустынно-горный	Лиманный	Горно-таежный	Северо-таежный			
Степные	Каркинитский	5	9	1	9	1	4	9	11	27	0	1	0	31	108
	Центральный Присивашский	4	7	1	4	1	2	7	11	21	0	1	0	21	86
	Восточный Присивашский	4	8	1	9	1	3	9	9	29	0	0	0	29	103
	Тарханкутский	3	10	3	1	0	3	8	15	4	0	0	0	9	59
	Донузлавско-Межводненский	3	7	3	4	1	2	6	14	10	0	0	0	16	67
	Сакско-Евпаторийский	7	12	2	8	1	4	8	15	20	0	0	0	17	95
	Центрально-степной	7	11	2	1	0	5	6	12	3	0	0	0	5	52
	Индольский	8	12	2	7	1	4	5	12	12	0	0	0	11	75
	Керченский приазовский	7	13	4	8	1	5	10	18	21	0	0	0	22	110
	Керченский причерноморский	8	13	3	23	2	3	9	17	8	0	0	0	17	86
Предгорные	Гераклеийский	9	14	4	2	2	3	6	16	4	0	0	0	8	71
	Бахчисарайско-Белогорский	12	13	4	4	7	3	3	14	4	1	0	0	9	75
	Северо-Восточный предгорный	12	16	4	3	7	6	5	14	4	0	0	0	14	86
Горно-лесные	Северный горно-лесной	11	5	3	3	10	3	0	4	0	2	1	1	4	48
	Юго-Западный горно-лесной	14	6	1	3	6	1	0	3	0	3	1	0	4	43
	Юго-восточный горно-лесной	12	4	0	3	7	1	0	4	0	1	0	0	4	37
	Западный нагорный	8	5	0	1	1	2	1	8	0	2	0	0	3	32
	Восточный нагорный	7	6	0	3	1	4	3	7	0	1	0	1	3	37
Субсредиземно-морские	Западный южнобережный	8	8	2	2	3	1	0	8	2	0	0	0	5	41
	Центральный южнобережный	8	11	3	2	4	2	1	10	3	0	0	0	9	54
	Юго-Восточный	9	14	4	5	8	2	6	16	14	0	0	0	14	95

которого в приморской части образуют ракушечно-песчаную косу, в центральной части изобилуют скальные выходы, а верховья покрыты обширными тростниковыми зарослями. К особенностям населения птиц этого участка можно отнести локальное поселение плешанки *Oenanthe pleschanka* (Lerechin, 1770) и существование до середины 1970-х годов колоний степной пустельги *Falco naumanni* Fleischer, 1818 по скалистым берегам озера. Поселения голенастых в пресноводных верховьях появились в последние десятилетия и отличаются низкими показателями видового разнообразия (большая белая *Casmerodius alba* (Linnaeus, 1758) и серая *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758 цапли) и численности – 6–14 пар. При относительно полном видовом составе плавневой группировки (поганки, гусеобразные, камышевки) отсутствует красноносый нырок. Межводненский участок находится на северном побережье Тарханкута и кроме береговых обрывов с поселениями хохлатого баклана *Phalacrocorax aristotelis* (Linnaeus, 1761), балобана *Falco cherrug* J. E. Gray, 1834, хохотуны *Larus cachinnans* Pallas, 1811, включает горько-соленые озера лиманного типа (Ярылгач, Панское) с видами аллювиофильно-галофитной группировки. В верховьях оз. Джарылгач сформировались обширные пресноводные мелководья, заселенные представителями аллювиофильно-луговой группировки.

Сакско-Евпаторийский район отличается преобладанием урбо-селитебных и промышленных комплексов с синантропной фауной в сочетании с представителями плавневой группировки – лебедь-шипун *Cygnus olor* (J.F. Gmelin, 1789), кряква *Anas*

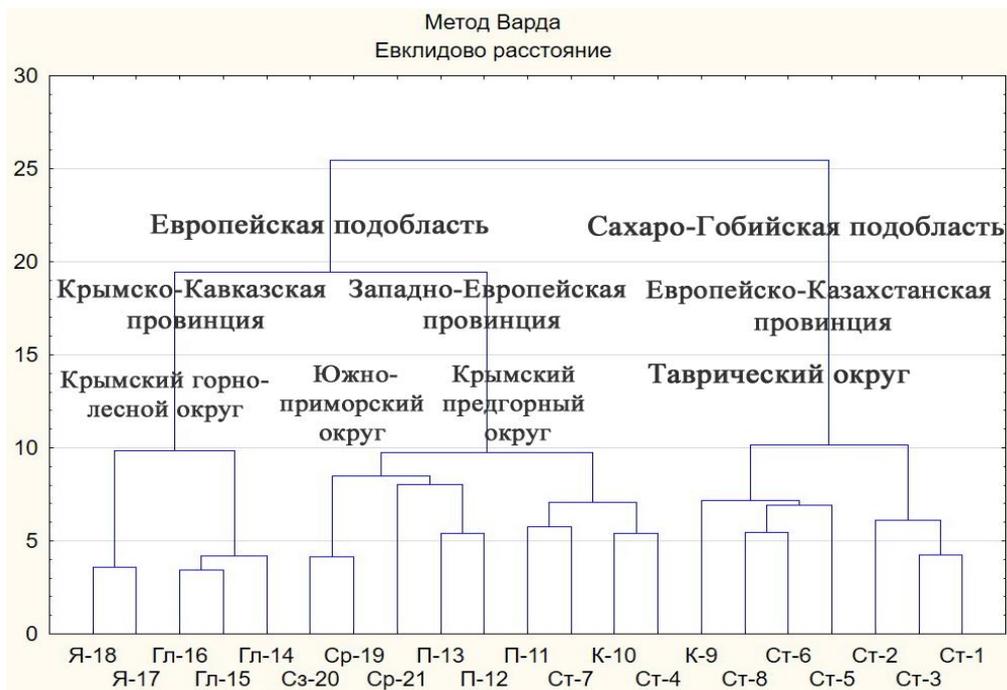


Рис. 2. Результаты кластерного анализа по выделению орнитофаунистических районов
Равнинный Крым: I. Степные районы: 1. Каркинитский (Ст-1). 2. Центральный Присивашский (Ст-2). 3. Восточный Присивашский (Ст-3). 4. Тарханкутский (Ст-4). 5. Донузлавско-Межводненский (Ст-5). 6. Сакско-Евпаторийский (Ст-6). 7. Центрально-степной (Ст-7). 8. Индольский (Ст-8).
II. Керченские районы: 9. Приазовский (К-9). 10. Причерноморский (К-10).
Горный Крым: III. Предгорные районы: 11. Гераклеийский (П-11). 12. Бахчисарайско-Белогорский (П-12). 13. Северо-восточный (П-13). **IV. Горно-лесные районы:** 14. Северный (Гл-14). 15. Юго-западный (Гл-15). 16. Юго-восточный (Гл-16). **V. Нагорные районы (яйлы):** 17. Западный (Я-17). 18. Восточный (Я-18). **VI. Субсредиземноморские районы:** 19. Западный (Ср-19). 20. Центральный (Ср-20). 21. Юго-восточный (Ср-21).

platyrhynchos Linnaeus, 1758, чирок-трескунок *Anas querquedula* Linnaeus, 1758, красноголовый *Aythya ferina* (Linnaeus, 1758) и белоглазый *A. nyroca* (Güldenstädt, 1770) нырки. Специфическим видом района выступает савка *Oxyura leucocephala* (Scopoli, 1769).

Во вторую группу входят Тарханкутский; Центрально-степной; Индольский; Керченские Приазовский и Причерноморский районы. Все они находятся в плакорном ландшафтном уровне, где преобладают участки, занятые полями и пастбищами. Настоящие ковыльные и разнотравные степи представлены фрагментарно.

В Центрально-степном районе (Ст-7) значительные площади заняты агроценозами, развитыми селитебными и урбо-промышленными биотопическими комплексами. Он характеризуется отсутствием стенотопных кампофилов (дрофа *Otis tarda* Linnaeus, 1758, стрепет *Tetrax tetrax* (Linnaeus, 1758), красавка) и минимальным участием склерофилов пустынно-горного комплекса. Здесь проходит южная граница регионального ареала соловья *Luscinia luscinia* (Linnaeus, 1758), а в северо-восточной части района находится локальная гнездовая группировка орла-могильника *Aquila heliaca* Savigny, 1809.

Выделение Керченских районов обусловлено присутствием стрепета, черноголовой овсянки *Granativora melanocephala* (Scopoli, 1769), осоеда *Pernis apivorus* (Linnaeus, 1758), степной пустельги, крупной группировки черноголового чекана *Saxicola rubicola* (Linnaeus, 1766). Приазовский район (К-9) отличается более мезофильными условиями и значительными

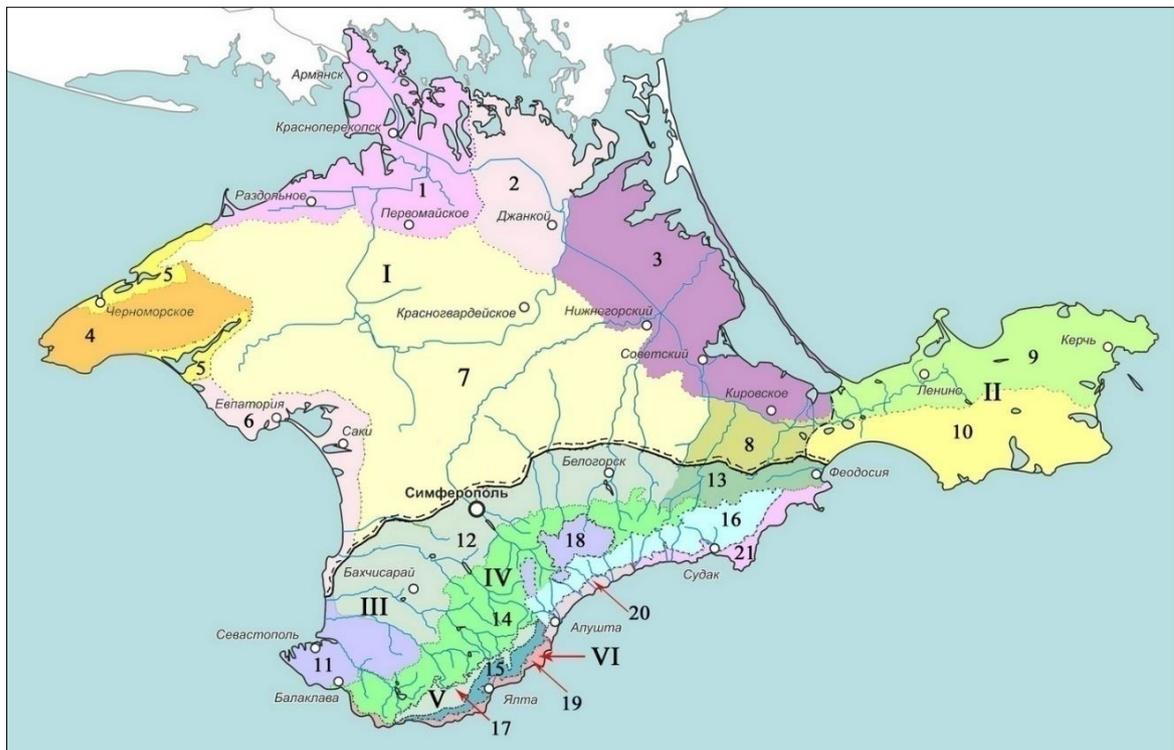


Рис. 3. Схема орнитогеографического районирования Крыма

Равнинный Крым: I. Степные районы: 1. Каркинитский (Ст-1). 2. Центральный Присивашский (Ст-2). 3. Восточный Присивашский (Ст-3). 4. Тарханкутский (Ст-4). 5. Донузлавско-Межводненский (Ст-5). 6. Сакско-Евпаторийский (Ст-6). 7. Центрально-степной (Ст-7). 8. Индольский (Ст-8). **II. Керченские районы:** 9. Приазовский (К-9). 10. Причерноморский (К-10).

Горный Крым: III. Предгорные районы: 11. Гераклеийский (П-11). 12. Бахчисарайско-Белогорский (П-12). 13. Северо-восточный (П-13). **IV. Горно-лесные районы:** 14. Северный (Гл-14). 15. Юго-западный (Гл-15). 16. Юго-восточный (Гл-16). **V. Нагорные районы (яйлы):** 17. Западный (Я-17). 18. Восточный (Я-18). **VI. Субсредиземноморские районы:** 19. Западный (Ср-19). 20. Центральный (Ср-20). 21. Юго-восточный (Ср-21).

по площади плавнями (лебедь-шипун, серый гусь), тогда как в восточной части района (Караларская степь) сохранился полный состав пустынно-степного комплекса (стрепет, дрофа, красавка, авдотка *Burhinus oedicnemus* (Linnaeus, 1758)). Причерноморский район (К-10) характеризуется присутствием средиземноморской чайки *Larus michahellis* J. F. Naumann, 1840, черноухой каменки *Oenanthe melanoleuca* (Güldenstädt, 1775), черногрудого воробья и колоний хохлатого баклана. Тарханкутский район (Ст-4) выделяется сочетанием скально-морских (хохлатый баклан, сапсан *Falco peregrinus* Tunstall, 1771) и пустынно-степных (дрофа, красавка) биотопов. В связи с наличием приморских оползневых «цирков», береговых обрывов и развитой овражно-балочной системы в Тарханкутском (Ст-4) и Керченском причерноморском (К-10) районах представлено большинство видов склерофильной группировки, что определяет их объединение в одну ветвь дендрограммы (рис. 2).

Индольский район (Ст-8) отличается смешанной фауной, специфику которой определяет его положение между северными предгорьями, Присивашьем и Центрально-степным районом. Поэтому в составе его фауны сочетаются виды неморального и лесостепного комплексов (осоед, могильник), ксерофильно-кустарниковой (южный соловей *Luscinia megarhynchos* C.L. Brehm, 1831) и ксерофильно дубравной (сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833)) группировок с видами сухо-степной и плавневой группировок.

Семь районов по преобладанию представителей Номадийского типа фауны, формирующие разные эколого-фаунистические группировки пустынно-степного и лиманного фаунистических комплексов, рассматриваются нами в составе Таврического округа Европейско-Казахстанской провинции Сахаро-Гобийской подобласти. Отнесение большинства районов равнинного Крыма к данной провинции подтверждается значительным сходством по коэффициенту Жаккара фаун равнинного Крыма в целом с фаунами Калмыкии (66 %), Степного Подонья (65 %), предкавказского Ставрополя (62 %) и Гурьевской области Казахстана (58 %). По нашему мнению, к Таврическому округу вместе с Таманским районом, выделенного В. П. Беликом (2013), относятся Приазовские лиманы, Присивашье и северо-восточное Причерноморье, где наиболее выражены фаунистические комплексы морских островов, солончаков, песчаных кос. Керченский причерноморский, Тарханкутский и Центрально-степной районы по видовому составу и эколого-фаунистическим группировкам отличаются от других районов, выделенных в равнинном Крыму, так как в них наиболее выражены склерофильная и сухо-степная группировки.

В основу районирования горного Крыма положены особенности соотношения между склерофилами пустынно-горного и дендрофилами лесостепного, неморального и средиземноморского фаунистических комплексов, относящихся к Европейскому типу фауны. В результате комплексного анализа в горном Крыму выделены 11 районов (рис. 2).

Пояс предгорий, в котором выделено 3 района, характеризуется мозаичностью биотопической структуры и преимущественно населен лесостепными дендрофилами и склерофилами. Гераклеийский район (П-11) отличается преобладанием представителей селитебно-промышленных биотопов (домовый сыч *Athene noctua* (Scopoli, 1769), сорока *Pica pica* (Linnaeus, 1758), галка *Corvus monedula* Linnaeus, 1758) с участием видов, характерных для околородных (пеганка *Tadorna tadorna* (Linnaeus, 1758), красноголовый нырок *Aythya ferina* (Linnaeus, 1758)), скально-морских (хохлатый баклан), скальных (белоголовый сип *Gyps fulvus* (Hablizl, 1783), сапсан), борово-неморальных (большой пестрый дятел *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758), пеночка-трещетка *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793), деряба *Turdus viscivorus* Linnaeus, 1758) и горно-лесостепных (вяхирь *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, горлица *Streptopelia turtur* (Linnaeus, 1758), щегол *Carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758), коноплянка *Acanthis cannabina* (Linnaeus, 1758)) местообитаний.

Бахчисарайско-Белогорский район (П-12) занимает большую часть северных предгорий, для него характерно сочетание видов сухо-степной (перепел *Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758), красавка); собственно лесостепной (серая куропатка *Perdix perdix* (Linnaeus, 1758), чеглок *Falco subbuteo* Linnaeus, 1758, могильник, осоед, вертишейка *Jynx torquilla* Linnaeus,

1758, иволга *Oriolus oriolus* (Linnaeus, 1758), сорока, грач), склерофильной (курганник *Buteo rufinus* (Cretzschmar, 1827), галка, золотистая шурка *Merops apiaster* Linnaeus, 1758, белобрюхий *Apus melba* (Linnaeus, 1758) и черный *A. apus* (Linnaeus, 1758) стрижи), а также плавневой (огарь *Tadorna ferruginea* (Pallas, 1764), кряква, лысуха *Fulica atra* Linnaeus, 1758, ремез *Remis pandelinus* (Linnaeus, 1758), усатая синица *Panurus biarmicus* (Linnaeus, 1758)) группировок. Специфическим видом района является зимородок *Alcedo atthis* (Linnaeus, 1758).

Северо-восточный район (П-13) отличается большей лесистостью (змеяед *Circaetus gallicus* (J.F. Gmelin, 1788), вальдшнеп *Scolopax rusticola* Linnaeus, 1758) в сочетании с лесостепью (грач, южный соловей, обыкновенная *Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758, садовая *E. hortulana* Linnaeus, 1758 овсянки) в западной части и безлесным холмогорьем с полями зерновых и виноградниками на востоке.

Предгорья Крыма вместе с Новороссийским районом Черноморского побережья Кавказа В. П. Белик (2013) предложил отнести к Эвксинскому округу в составе Сумерийской провинции по значительному участию пустынно-горных видов в сложении фаунистических комплексов. По нашим данным, фауна крымских предгорий является преимущественно лесостепной, занимая вторичные лесо-кустарниковые биотопы, сады и виноградники. Поэтому она отвечает признакам Лесостепной переходной зоны, и описанные районы отнесены нами не к Сумерийской провинции, а к Крымскому предгорному округу Западно-Европейской провинции Европейской подобласти.

В эту же провинцию и подобласть, но в Южно-приморский округ, отнесены три субсредиземноморских района. Западный район (Ср-19) отличается сочетанием селитебных ландшафтов, парково-рекреационных комплексов с преобладанием интродуцентов (кипарисы, кедры, платан и др.) и гемиксерофитных редколесий, кустарниковых сообществ. Специфическим видом здесь является красноголовый королек *Regulus ignicapillus* (Temminck, 1820), а фоновыми – синантропные виды пустынно-горной (стрижи, ласточки, воробьи) и лесостепной (горлица *Streptopelia turtur* (Linnaeus, 1758), сплюшка *Otus scops* (Linnaeus, 1758), ворона *Corvus corax* Linnaeus, 1758, ополовник *Aegithalos caudatus* (Linnaeus, 1758), зеленушка *Chloris chloris* (Linnaeus, 1758), щегол *Carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758)) группировок с участием лесных (сойка *Garrulus glandarius* (Linnaeus, 1758), серая неясыть *Strix aluco* Linnaeus, 1758), субсредиземноморских (хохлатый баклан, средиземноморская чайка, серая славка *Sylvia communis* Latham, 1787) видов (Костин, 2014, 2021).

К востоку от Алуштинской долины до Судака в приморской полосе расположен Центральный район (Ср-20), характеризующийся более ксерофитными условиями, преобладанием кустарникового типа растительности на каменистых склонах, отсутствием крупных рекреационно-парковых комплексов. В составе фауны отсутствуют хохлатый баклан, хохотунья *Larus cachinnans* Pallas, 1811 и средиземноморская чайка, появляются малый зуёк *Charadrius dubius* Scopoli, 1786, угод *Upupa epops* Linnaeus, 1758, ястребиная славка *Sylvia nisoria* (Bechstein, 1792), а также отсутствующие в Западном районе домовый сыч, сорока.

Биотическая неоднородность Юго-Восточного района (Ср-21) определяет наличие ряда специфических черт фаунистических комплексов. Появление лимнофилов (поганки, кряква, серый гусь, лысуха, пеганка, огарь, дроздовидная камышевка *Acrocephalus arundinaceus* (Linnaeus, 1758) и др.) обусловлено существованием здесь искусственных пресных водоемов. С аридно-петрофитными биотопами полуострова Меганом связаны каменка-плясунья, с грунтовыми обнажениями – золотистая шурка и сизоворонка *Coracias garrulus* Linnaeus, 1758, скальными обнажениями – хохлатый баклан, хохотунья и средиземноморская чайка (Бескаравайный, 2001).

Значительное участие видов Европейского типа фауны с небольшим количеством субсредиземноморских видов (7) в приморской полосе гемиксерофитных лесов, редколесий, томиляров и саванноидов определило выделение нами Южно-приморского округа и отнесение его к Западно-Европейской, а не в Субсредиземноморской провинции, характеризующейся по Н. Н. Щербак (1988) значительным участием средиземноморских элементов фауны беспозвоночных и рептилий.

Горно-лесные районы расположены в среднегорном уровне в поясе высокоствольных дубовых, буковых и сосновых лесов. Их различия определяются поясностью, эдафоклиматическими условиями, составом растений-эдификаторов. Северный район (Гл-14) занимает северный макросклон Главной гряды с более гумидными условиями и развитыми высокоствольными дубовыми и буковыми лесами, где ядро авифауны составляют виды собственно неморальной и борovo-неморальной группировок, а специфичными видами являются черный аист *Ciconia nigra* (Linnaeus, 1758), черный гриф *Aegypius monachus* (Linnaeus, 1766), вальдшнеп, клинтух *Columba oenas* Linnaeus, 1758, полушейниковая мухоловка *Ficedula semitorquata* (Homeyer, 1885), пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817). Юго-западный район (Гл-15) отличается присутствием видов горно-таежного комплекса (московка *Parus ater* Linnaeus, 1758, чиж *Spinus spinus* (Linnaeus, 1758), клест *Loxia curvirostra* Linnaeus, 1758) и доминированием видов борovo-неморальной группировки. В Юго-восточном районе (Гл-16) более представлены ксерофитные местообитания, для которых характерны лесной жаворонок *Lullula arborea* (Linnaeus, 1758), поэтому меньше участие стенотопных силвантов, к специфичным видам относится красноголовый сорокопуд *Lanius senator* Linnaeus, 1758) (Бескаравайный, 2001; Костин, 2014, 2021).

Специфичным видом нагорных районов (яйл) является пестрый каменный дрозд *Monticola saxatilis* (Linnaeus, 1766), но по численности здесь доминируют жаворонки, а в полосе приайлинских криволесий – виды горно-лесостепной группировки: лесной конек *Anthus trivialis* (Linnaeus, 1758), коноплянка, зеленушка *Chloris chloris* (Linnaeus, 1758), черноголовая славка *Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758). Западные яйлы (Я-17) отличаются присутствием клеста, лесной завирушки *Prunella modularis* (Linnaeus, 1758), Восточные (Я-18) – серой куропатки, кряквы, коростеля *Crex crex* (Linnaeus, 1758), удода в связи с развитыми каровыми полями (Ю. Костин и др., 1999).

Горно-лесные и нагорные районы Крыма, заселенные в основном дендрофилами Европейского и Евро-Китайского типов, а также широко распространенными синантропными склерофилами Номадийского типа фаун, мы относим в Крымский горно-лесной округ, выделяемый Б.А. Кузнецовым (1950), однако рассматриваем его в Крымско-Кавказской провинции Европейской подобласти.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате комплексного анализа авифауны Крыма, с учетом распределения эколого-фаунистических группировок птиц по зонально-биотопическим выделам, соотношения между представителями различных фаунистических комплексов и типов фаун, а также наличия специфических видов выделен 21 район в составе 4 округов, 3 провинций и 2 подобластей. По северным предгорьям проходит граница крупных зоохоронов – Сахаро-Гобийской и Европейской подобластей. На это указывает низкий коэффициент сходства (22 %) гнездовых фаун равнинной и горно-лесной частей. В равнинном Крыму преобладают виды Номадийского типа и тропической группы, в горно-лесном поясе – виды неморальных комплексов Европейского и Евро-Китайского типов фаун. По видовому составу фауна переходного предгорного пояса имеет наибольшее сходство с фауной равнинного Крыма (53 %), тогда как с фауной среднегорного пояса сходство составляет 42 %. Отличия между фаунами предгорного и равнинного Крыма нивелирует антропогенное воздействие, связанное с лесо- и гидромелиоративной деятельностью в равнинном Крыму (Костин, 2023).

Работа выполнена в рамках выполнения тем государственного задания ФГБУН Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН.

Список литературы

Белик В. П. Орнитогеографическое районирование Степного Подонья: современная статика и динамика территориального распределения птиц // Беркут. – 1996. – Т. 5, вып. 2. – С. 111–124.

- Белик В. П. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 3. – С. 298–316. DOI: 10.1134/S0013873806100022
- Белик В. П. Орнитогеографические связи и районирование Большого Кавказа (новые подходы в анализе фауны) // Стрепет. – 2013. – Т. 1, № 1. – С. 5–88.
- Бескаравайный М. М. Биотопическое распределение птиц восточной части Горного Крыма // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2001. – Вып. 4. – С. 42–70.
- Жуков В. С. Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект. Аналитический обзор // Серия Экология. – Новосибирск, 2004. – Вып. 74. – 182 с.
- Кишинский А. А. Принципы реконструкции истории авифаун биогеографическим методом // Адаптивные особенности и эволюция птиц. – М.: Наука, 1977. – С. 33–39.
- Кишинский А. А. Птицы Корякского нагорья. – М.: Наука, 1980. – 336 с.
- Кишинский А. А. Орнитофауна северо-востока Азии: История и современное состояние. – М.: Наука, 1988. – 288 с.
- Коблик Е. А., Архипов В. Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. Зоологические исследования, № 14. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 171 с.
- Костин С. Ю. Каталог птиц Крыма. – Симферополь: ИТ АРИАЛ, 2020. – 244 с.
- Костин С. Ю. Птицы Крымского природного заповедника // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан». – 2014. – Вып. 5. – С. 122–204.
- Костин С. Ю. Современная структура авифауны и особенности распределения птиц Крыма // Зоологический журнал. – 2021. – Т. 100, № 8. – С. 897–913. DOI: 10.31857/S0044513421060088
- Костин С. Ю. Особенности географо-генетической структуры фауны птиц Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2023. – Вып. 147. – С. 127–134. DOI: 10.25684/0513-1634-2023-147-127-134
- Костин Ю. В., Дулицкий А. И., Костин С. Ю. Эколого-географическая характеристика зонально-биотопических выделов и состав их фауны // Вопросы развития Крыма: Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. Вып. 11: Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. – Симферополь: Сонат, 1999. – С. 35–54.
- Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР. – М.: Изд-во МОИП, 1950. – 176 с.
- Назаренко А. А. Ценогические реликты и ландшафтная приуроченность неморальной орнитофауны юга Дальнего Востока // Орнитология. – 1968. – Вып. 9. – С. 121–130.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоологический журнал. – 1947. – Т. 26, вып. 3. – С. 221–230.
- Современные ландшафты Крыма и сопредельных акваторий / [Науч. ред. Е. А. Позаченюк]. – Симферополь: Бизнес-Информ, 2009. – 672 с.
- Степанян Л. С. Горно-пустынная авифаунистическая группировка Передней Азии и ее орнитогеографическая оценка // Орнитология. – 1967. – Вып. 8. – С. 123–132.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1, вып. 2. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – 156 с.
- Щербак Н. Н. Зоогеографическое деление Украинской ССР // Вестник зоологии. – 1988. – № 3. – С. 22–31.

Kostin S. Yu. Ornithogeographic zoning of the Crimean Peninsula // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 90–100.

As a result of a comprehensive analysis of the avifauna of Crimea 21 districts were identified, taking into account the distribution of ecological and faunal groupings of birds according to zonal and biotopic divisions, the scheme of their dominance, the study of the relationships between species of various faunal complexes and types, as well as the presence of specific species. The border of the Sahara-Gobi and European subregions runs along the northern foothills. The species of Nomadic-type and tropical groups predominate in the lowland Crimea, and species of Nemoral complexes of European and Euro-Chinese types predominate in the mountain-forest belt. The northern foothills which are characterized by the transitional nature of the fauna that bears significant similarities with lowland Crimea (53 %), are attributed to the Crimean Foothills District. A belt of hemixerophytic forests, woodlands, tomillaries and savannoids of the Southern coast forms the Southern Coastal District. Both districts are considered part of the Western European Province of the European Subregion.

Key words: fauna, ornithocomplexes, geographical and genetic analysis, zoogeography, the Crimean Peninsula.

*Поступила в редакцию 17.04.24
Принята к печати 23.05.24*

Биоценоз *Mya arenaria* (Linnaeus, 1758) в Керченском проливе (Азово-Черноморский бассейн)

Терентьев А. С.

Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Отдел Керченский)
Керчь, Республика Крым, Россия
iskander65@bk.ru

Двустворчатый моллюск *Mya arenaria* является недавним вселенцем в Азово-Черноморский бассейн. К настоящему времени она стала одним из доминантных видов в Керченском проливе. Ее биоценоз располагался на илах и заиленной ракушке. В составе ее биоценоза насчитывается 13 видов животных. Плотность видов колеблется от 1 до 10 и в среднем равняется $5,0 \pm 0,3$ вид/0,1 м². В видовом богатстве преобладают двустворчатые моллюски. Численность находится в пределах от 40 до 2620, в среднем 590 ± 130 экз./м². Биомасса изменяется от 58 до 1599 и в среднем составляет 770 ± 67 г/м². По численности и биомассе доминируют двустворчатые моллюски. Огромную роль в численности также играют ракообразные. На долю доминантного вида в среднем приходится 6–11 % численности и 78–85 % биомассы биоценоза. В целом видовой состав биоценоза на разных грунтах характеризуется довольно высоким сходством. При трансформации биоценоза *Cerastoderma glaucum* в биоценоз *M. arenaria* видовое богатство уменьшилось в 3,5 раза, при этом практически не изменилась плотность видов. Общая численность биоценоза осталась на прежнем уровне. Общая биомасса, за счет биомассы *M. arenaria*, увеличилась в 3,8–5,9 раза. В дальнейшем при трансформации биоценоза *M. arenaria* в биоценоз *Anadara kagoshimensis* видовое богатство увеличилось в 3,8 раза, а плотность видов — в 1,5–2,0 раза. При этом общая численность и общая биомасса биоценоза статистически не изменились. Для всех трех биоценозов в видовом богатстве сохраняется ядро, состоящее из одних и тех же видов. Изменение видовой состав происходило в основном за счет редких видов. Трансформация биоценозов происходила в основном за счет внедрения видов-вселенцев, которые занимали лидирующее положение в биоценозе. Фактически происходила последовательная смена доминантов. Биоценоз *M. arenaria* центральной части Керченского пролива оказался промежуточным между биоценозами церастодермы и анадары.

Ключевые слова: *Mya arenaria*, Керченский пролив, Азово-Черноморский бассейн, биоценоз, зообентос, сукцессия.

ВВЕДЕНИЕ

В прошлом столетии, в результате повышения активности судоходства, в Азово-Черноморский бассейн проник двустворчатый моллюск мия (*Mya arenaria* Linnaeus, 1758). В настоящее время этот вид распространился в обеих частях северного полушария, как на обоих побережьях Атлантического океана, так и на восточном побережье Тихого океана, а также в Черном море (Strasser, 1999). Первоначально мия вселилась в Азовское море (Савчук, 1980; Бульшева и др., 2020) и колонизировала его вплоть до Таганрогского залива (Савикин, 2020). В Азовском море мия сформировала собственный биоценоз (Фроленко, 1999; Фроленко, Студеникина, 1999; Терентьев, 2009; Terentijev, Litvinenko, 2000). В настоящее время биоценоз *M. arenaria* сформировался и в Керченском проливе. Также этот биоценоз сформировался в районе Одессы (Воробьева, Синегуб, 2014).

Этот биоценоз представляет особый интерес, так как он оказался достаточно новым образованием для Азово-Черноморского бассейна.

Цель настоящих исследований – изучить видовое богатство, оценить численность и биомассу биоценоза *M. arenaria* в Керченском проливе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовались материалы, собранные в Керченском проливе с 1986 по 2016 год. Пробы отбирались дночерпателем Петерсена, площадью охвата 0,1 м². Всего выполнено 352 станций (рис. 1).

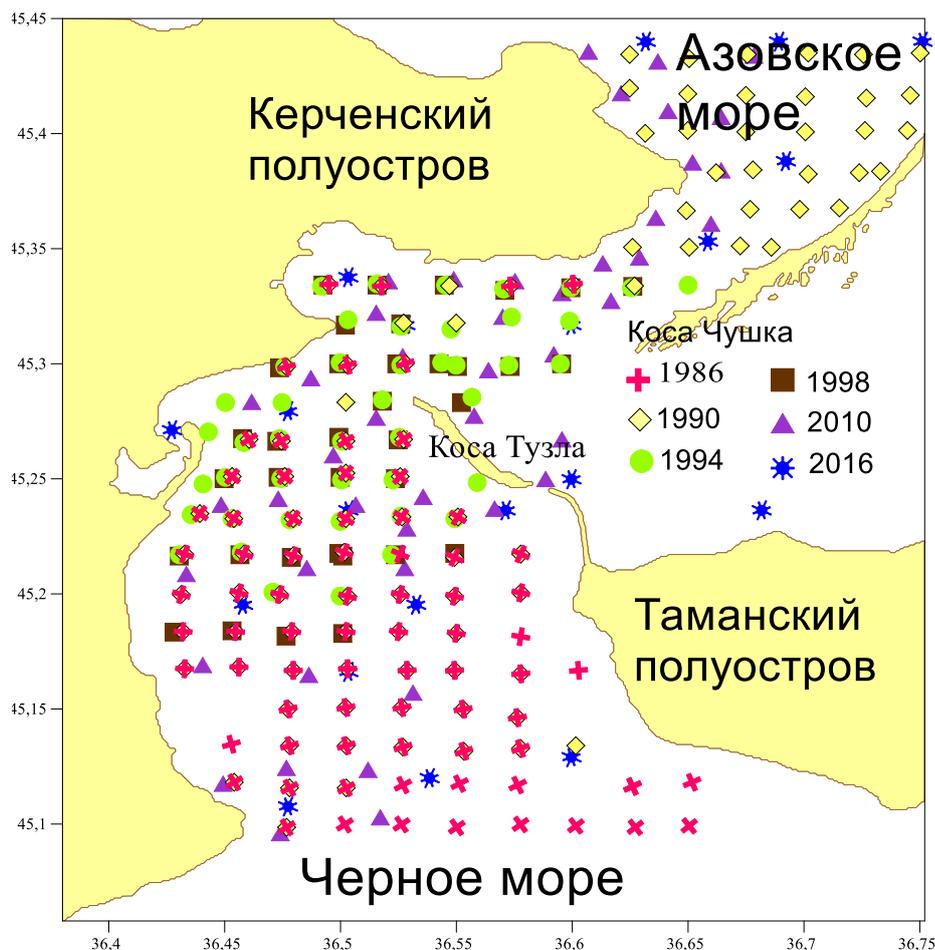


Рис. 1. Карта-схема гидробиологических станций в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Сбор материала осуществлялся по общепринятым методикам (Жадин, 1960). На каждой станции оценивалось количество видов, их численность и биомасса. Крупные животные взвешивались с точностью до 0,1 г, мелкие – до 0,001 г. Список видов приведен по Определителю фауны Черного и Азовского морей (1968, 1969, 1972), с уточнениями по номенклатурным изменениям (Pilombo, 2004; Wesselingh et al., 2019; WoRMS, 2024). Биоценоз выделялся по виду, имеющему наиболее высокую биомассу, с учетом его численности (Воробьев, 1949). Такой способ выделения биоценоза является традиционным для Азовского и Черного морей. В зависимости от встречаемости виды разделялись на руководящие более 50 %, характерные – 25–50 %, менее 25 % – редкие (Броцкая, Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939; Bodenheimer, 1955; Balogh, 1958). Виды, представленные одной особью, относились в категорию очень редких видов.

Поскольку выявление количества видов (видовое богатство) недостаточно для описания видового разнообразия (Hurlbert, 1971; Песенко, 1982). Для оценки выравненности видового состава использовался индекс полидоминантности Симпсона (Simpson, 1949) в его обратной форме (Песенко, 1982; Розенберг, 2007).

$$D = \frac{N(N-1)}{\sum_i n_i(n_i-1)}$$

где: n_i – численность i -го вида; N – общая численность.

По мнению Г.С. Розенберга (2007) индекс полидоминантности является весьма чувствительным индикатором доминирования одного или нескольких видов.

В качестве меры сходства использовался индекс Чекановского-Сёренса

$$I_{CS} = \frac{2c}{a + b}$$

и Синкевича-Симпсона

$$I_{SZS} = \frac{c}{a}, \text{ при } b \geq a$$

где: a и b – количество видов в первом и втором списке; c – количество общих видов.

Степень влияния различных факторов оценивался с помощью дисперсионного анализа (Любищев, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Керченском проливе биоценоз *M. arenaria* был обнаружен в 1994 г в центральной части пролива (рис. 2). Он был сильно фрагментирован. Отдельные участки располагались между косами Чушка и Тузла, а также вдоль берега Крыма.

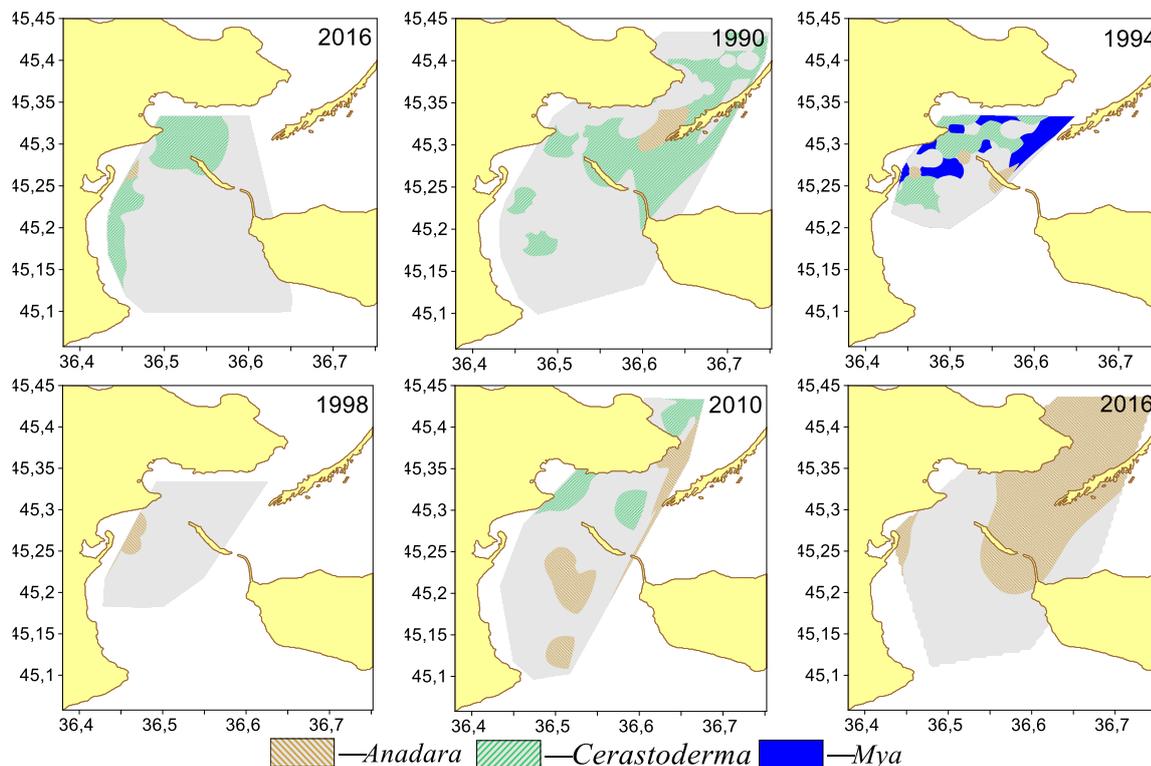


Рис. 2. Биоценозы *Anadara kagoshimensis*, *Cerastoderma glaucum* и *Mya arenaria* в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Биоценоз мии в Керченском проливе оказался неустойчивым. Неустойчивость биоценоза мии в Черном море отмечалась также в Одесском районе (Воробьева, Синегуб, 2014). В тоже время в Белом и Баренцовом морях этот биоценоз достаточно устойчив (Смольникова, 2009; Смольникова, Мещеряков, 2022; Филиппова и др., 2023).

Его видовое богатство в проливе насчитывало 13 видов животных или 9 % всех видов макрозообентоса Керченского пролива обнаруженных в дночерпательных пробах (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав и средний уровень развития биоценоза *Mya arenaria* в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Вид	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Встречаемость, %
Полихеты:			
<i>Alitta succinea</i>	6,40±1,20	1,460±0,350	30–61
<i>Melinna palmata</i>	2,73±0,62	0,055±0,014	13–41
<i>Nephtys hombergii</i>	11,80±1,70	1,280±0,290	39–70
Сумма	20,90±2,20	2,800±0,460	
Ракообразные:			
<i>Ampelisca diadema</i>	1,82±0,54	0,027±0,009	6–30
<i>Amphibalanus improvisus</i>	241,00±90,00	6,400±2,000	21–52
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	14,50±2,90	8,000±2,400	30–61
Сумма	257,00±90,00	14,400±3,100	
Брюхоногие моллюски:			
<i>Tritia neritea</i>	0,91±0,40	0,027±0,012	1–18
Сумма	0,91±0,40	0,027±0,012	
Двустворчатые моллюски:			
<i>Anadara kagoshimensis</i>	7,30±1,20	66,000±20,000	39–70
<i>Cerastoderma glaucum</i>	251,00±90,00	58,000±17,000	59–87
<i>Lentidium mediterraneum</i>	2,70±1,20	0,091±0,040	1–18
<i>Mya arenaria</i>	50,90±3,80	628,000±64,000	100
<i>Mytilaster lineatus</i>	0,91±0,40	0,970±0,430	1–18
Сумма	313,00±90,00	753,000±69,000	
Асцидии:			
<i>Molgula appendiculata</i>	1,82±0,54	0,095±0,037	6–30
Сумма	1,82±0,54	0,095±0,037	
Общая сумма	590,00±130,00	770,000±67,000	

Плотность видов колебалась от 1 до 10 вид/0,1м², а в среднем равнялась 5,0±0,3 вид/0,1м².

В видовом богатстве преобладали двустворчатые моллюски, далее шли ракообразные и полихеты (рис. 3). Общая численность биоценоза колебалась от 40 до 2620 экз./м², биомасса – от 58 до 1599 г/м².

Как по численности, так и по биомассе доминировали двустворчатые моллюски, включая и доминантный вид. Их плотность видов в среднем равнялась 2,09±0,07 вид/0,1м², а доля в видовом богатстве биоценоза была 38 %. Плотность видов могла достигать до 3 вид/0,1м².

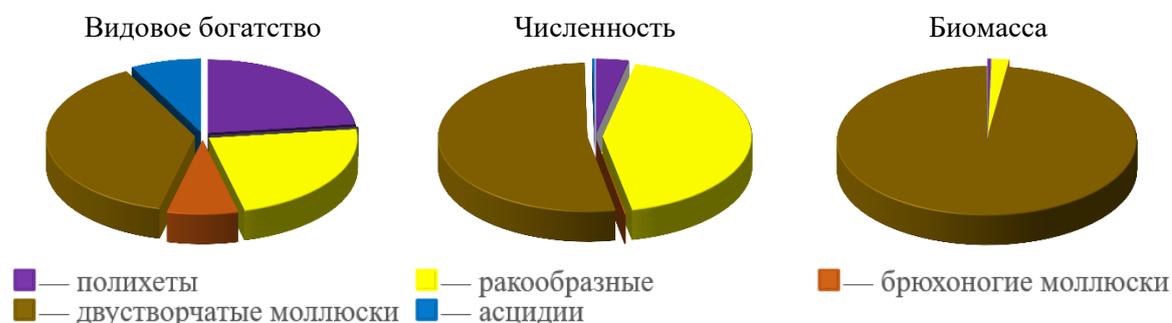


Рис. 3. Доля различных таксономических групп в видовом богатстве, численности и биомассе биоценоза *Mya arenaria* в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Численность двустворчатых моллюсков колебалась от 30 до 2340 экз./м², биомасса от 58 до 1598 г/м². На их долю приходилось не менее 2 %, в среднем 49–56 % численности и не менее 55 %, в среднем 96–99 % биомассы биоценоза. Важную роль среди двустворчатых моллюсков играла *C. glaucum*. Ее доля в общей численности была даже выше, чем у доминантного вида 38–46 % против 4–13 %. Но по биомассе она сильно уступала ему 6–9 % против 78–85 %. В основном церастодерма была представлена мелкими, недавно осевшими особями.

На втором месте по численности стояли ракообразные. Их встречаемость была высокой – 48–79 %. Плотность видов в среднем равнялась 0,82±0,13 вид/0,1м² и не превышала 3 вид/0,1м². На их долю приходилось 23 % видового богатства биоценоза. Численность ракообразных могла достигать до 2280 экз./м², биомасса – до 65 г/м². На их долю в среднем приходилось 39–47 % общей численности и 1–3 % общей биомассы биоценоза. По численности они немногим уступали двустворчатым моллюскам. Среди ракообразных доминировал морской желудь *A. improvisus*. На его долю в среднем приходилось 87–99 % общей численности и 35–53 % общей биомассы ракообразных. Этот вид в качестве субстрата очень часто используют живые и мертвые раковины двустворчатых моллюсков. Высокой биомассой также отличался голландский крабик *R. harrisii*. Однако, он встречался реже и отличался довольно низкой численностью. Хотя на отдельных участках биоценоза она доходила до 60 экз./м². Его высокая доля в биомассе ракообразных объясняется только крупными размерами самого животного.

На долю полихет приходилось 23 % видового богатства биоценоза. их встречаемость была очень высокой – 79–94 %. На их долю приходилось в среднем 2–5 % численности и 0,3–0,4 % биомассы биоценоза. На отдельных участках биоценоза их численность могла достигать до 25 экз./м², а биомасса до 1,93 г/м².

Брюхоногие и асцидии встречались довольно редко. На их долю в среднем приходилось 0,2–0,7 % численности и 0,01–0,02 % биомассы биоценоза. Причем эта доля нигде не превышала 12 % по численности и 0,25 % по биомассе.

Таким образом, основная часть видового богатства биоценоза приходилась на долю двустворчатых моллюсков, полихет и ракообразных. По численности также, как и по биомассе, доминировали двустворчатые моллюски. На втором месте по численности после двустворчатых моллюсков стояли ракообразные.

Руководящие, характерные, редкие и очень редкие виды играли разную роль в видовом богатстве, численности и биомассе биоценоза. На долю доминантного вида приходилось 8 % видового богатства, в среднем 6–11 % численности и 78–85 % биомассы биоценоза (рис. 4). Причем по биомассе доля доминанта в биоценозе не опускалась ниже 42 %.

К руководящим видам кроме доминантного относились: *A. kagoshimensis*, *C. glaucum* и *N. hombergii*. На их долю, без учета доминантного вида, приходилось 23 % видового богатства, 43–48 % общей численности и 14–19 % общей биомассы биоценоза. На отдельных



Рис. 4. Доля доминанта, руководящих, характерных, редких и очень редких видов в видовом богатстве, численности и биомассе биоценоза *Mya arenaria* в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

участках биоценоза их доля по численности доходила до 88 %, а по биомассе до 43 %. Плотность видов в среднем равнялась $1,82 \pm 0,12$ вид/ $0,1\text{ м}^2$. Средняя численность руководящих видов равнялась 270 ± 91 экз./ м^2 , при биомассе 125 ± 25 г/ м^2 . На отдельных участках она доходила до 2300 экз./ м^2 , при биомассе 445 г/ м^2 . Доминантом второго порядка была *S. glaucum*. На ее долю приходилось 90–95 % общей численности руководящих видов и 41–51 % их биомассы. Анадара имела практически такую же биомассу, как и церастодерма. На ее долю в среднем приходилось 43–63 % от общей биомассы руководящих видов. Но сильно уступала ей по численности. Ее доля была всего 2–3 %.

К характерным видам относились: морской желудь *A. improvisus*, *A. succinea*, *M. palmata* и *R. harrisii*. Их плотность видов в среднем равнялась $1,54 \pm 0,17$ вид/ $0,1\text{ м}^2$, а на отдельных участках доходила до 4 вид/ $0,1\text{ м}^2$. Средняя численность равнялась 265 ± 91 экз./ м^2 , при биомассе $15,9 \pm 3,3$ г/ м^2 . На отдельных участках их численность доходила до 2290 экз./ м^2 , при биомассе 73 г/ м^2 . На их долю приходилось 31 % видового богатства биоценоза, 6–9 % численности и 0,2–0,4 % биомассы. На отдельных участках биоценоза их доля в численности доходила до 97 %, а в биомассе до 44 %. Среди характерных видов доминировал *A. improvisus*. На его долю в среднем приходилось 88–94 % численности и 30–50 % биомассы характерных видов.

На долю редких видов приходилось 23 % видового богатства биоценоза. К ним относились: *A. diadema*, *L. mediterraneum* и *M. appendiculata*. Их плотность видов в среднем равнялась $0,36 \pm 0,07$ вид/ $0,1\text{ м}^2$ и, как правило, не превышало 1 вид/ $0,1\text{ м}^2$. Средняя численность редких видов равнялась $6,4 \pm 1,4$ экз./ м^2 , при биомассе $0,214 \pm 0,053$ г/ м^2 и не превышала 30 экз./ м^2 , при биомассе 1 г/ м^2 . На их долю в среднем приходилось 0,8–1,3 % численности и 0,02–0,03 % биомассы биоценоза и не превышала 9 % по численности и 0,24 % по биомассе.

Очень редко встречались: *M. lineatus* и *T. neritea*. Их встречаемость в целом была невысокой – 6–30 %. Плотность видов в среднем равнялась $0,18 \pm 0,05$ вид/ $0,1\text{ м}^2$ и не превышала 1 вид/ $0,1\text{ м}^2$. Численность в среднем равнялась $1,82 \pm 0,54$ экз./ м^2 , а биомасса $1,00 \pm 0,43$ г/ м^2 . При этом их численность не превышала 10 экз./ м^2 , а биомасса 11 г/ м^2 . На их долю в среднем приходилось 15 % видового богатства, 0,26–0,35 % численности и 0,07–0,19 % биомассы биоценоза. При этом, их численность не превышала 3 %, а биомасса 9 %.

Главную роль в видовом богатстве играли характерные виды. По численности доминировали руководящие и характерные виды. Основная часть биомассы биоценоза приходилась на долю доминантного вида.

Большая часть (59–86 % от общей площади) биоценоза располагалась на иле. Заиленная ракуша занимала 14–41 % общей площади. На других типах грунтов он обнаружен не был. Различия основных показателей уровня развития биоценоза довольно сильно зависело от типа грунта (табл. 2). Сильнее всего это сказывалось на плотности видов, выровненности видовой структуры биоценоза, доли недоминантных видов по численности. Сильное влияние тип грунта оказывал также на общую биомассу биоценоза, численность и биомассу доминантного вида, и долю недоминантных видов в общей биомассе биоценоза. Менее всего от типа грунта зависели общая численность биоценоза и численность недоминантных видов. В пределах этих двух типов грунта его уровень развития зависел в основном от не организованных факторов.

Видовое богатство биоценоза на заиленной ракуше и иле было одинаковым. Как на ракуше, так и на иле было обнаружено по 11 видов животных. При этом, плотность видов на заиленной ракуше в среднем была выше, чем на иле (табл. 3). Плотность видов на заиленной ракуше колебалась от 1 до 10 вид/ $0,1\text{ м}^2$, а на иле от 3 до 6 вид/ $0,1\text{ м}^2$. В целом плотность видов на иле отличалась большей стабильностью.

На заиленной ракуше численность биоценоза колебалась от 60 до 2340 экз./ м^2 на иле – от 40 до 2620 экз./ м^2 . Биомасса биоценоза на иле была напротив, выше чем на заиленной ракуше, где она изменялась от 119 до 1081 г/ м^2 . На иле она колебалась от 58 до 1599 г/ м^2 . При этом индекс полидоминантности как на заиленной ракуше, так и на иле имел близкие значения, но на заиленной ракуше отличался большим разбросом значений.

Таблица 2

Влияние типа грунта уровень развития биоценоза *Mya arenaria* в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Организованный фактор	Влияние фактора (%)	
	Организованного	Не организованного
Плотность видов	74–76	24–26
Численность	21–26	74–79
Биомасса	57–60	40–43
Значения индекса полидоминантности Симпсона	71–72	28–29
Доминантный вид		
Численность	64–65	35–36
Биомасса	52–53	47–48
Недоминантные виды		
Численность	18–23	77–82
Биомасса	22–27	73–78
Доля недоминантных видов		
Численность	75–77	23–25
Биомасса	41–54	46–59

Таблица 3

Уровень развития биоценоза *Mya arenaria* на разных грунтах в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Характеристики биоценоза	Тип грунта	
	Заиленная ракуша	Ил
Общие характеристики биоценоза		
Видовое богатство	11	11
Плотность видов, вид/0,1м ²	5,7±0,6	4,8±0,1
Численность, экз./м ²	950±160	460±120
Биомасса, г/м ²	640±65	819±70
Индекс полидоминантности Симпсона	2,30±1,30	2,46±0,24
Доминантный вид		
Численность	46,70±3,10	52,50±4,2
Биомасса	444±47	697±69
Недоминантные виды		
Численность	900±170	410±120
Биомасса	196±38	122±25
Доля в общей численности, %	91–98	84–93
Доля в общей биомассе, %	27–31	13–17

Численность доминантного вида на заиленной ракуше изменялась от 20 до 60 экз./м², а на иле от 10 до 90 экз./м². Статистически достоверной разницы между численностью доминантного вида на этих грунтах не обнаружено. Его биомасса на заиленной ракуше колебалась от 50 до 719 г/м². На иле она была в среднем выше и находилась в пределах от 34 до 1597 г/м².

В среднем по всему биоценозу на долю недоминантных видов приходилось 87–96 % численности и 16–21 % биомассы. При этом, она никогда не превышала 58 % от общей биомассы биоценоза.

Часть биоценоза мии, лежащая на иле отличается более высокой плотностью видов и общей численностью, но имеет более низкую биомассу (рис. 5).

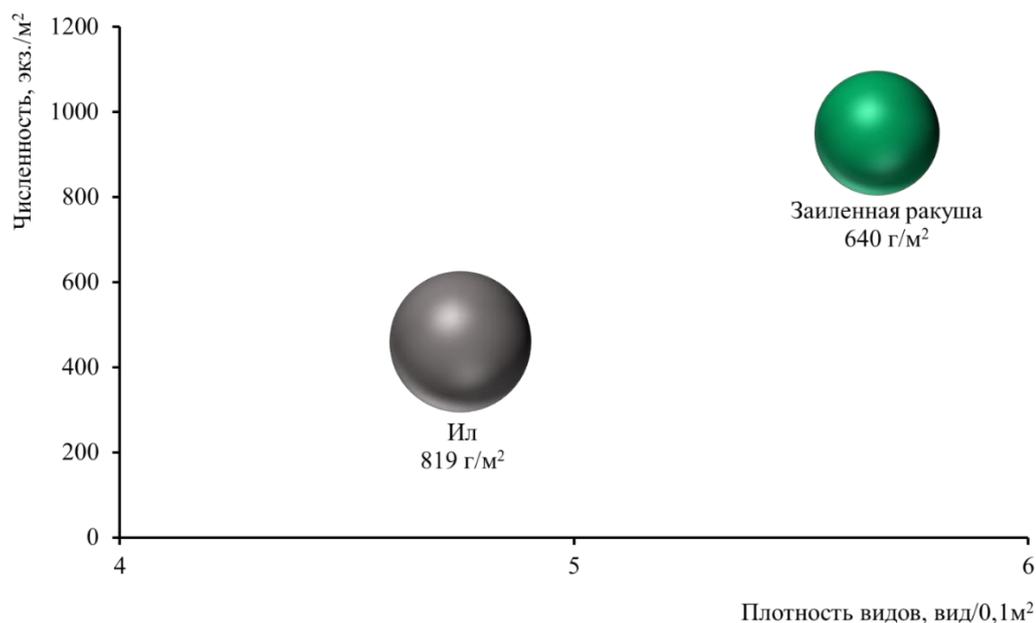


Рис. 5. Зависимость, плотности вида, численности и биомассы биоценоза *Mya arenaria* от типа грунта в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Видовое богатство обеих частей биоценоза было одинаковым. При этом, его часть, лежащая на заиленной ракуше, отличалась более высокой плотностью видов, она была в 1,1–1,3 раза выше, чем на иле. Также в этой части численность биоценоза была в 1,6–2,5 раза выше. В тоже время часть биоценоза, лежащая на иле, отличалась более высокой биомассой. В среднем она была в 1,2–1,4 раза выше, чем на заиленной ракуше.

Видовой состав биоценоза *M. arenaria* на заиленной ракуше и иле отличается очень высоким уровнем сходством (табл. 4).

Таблица 4

Уровень сходства биоценоза *Mya arenaria* на разных грунтах в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Индекс сходства Чекановского-Сёренса		
Тип грунта	Заиленная ракуша	Ил
Заиленная ракуша		0,82
Ил	0,82	
Индекс сходства Синкевича-Симпсона		

На иле не были отмечены *M. lineatus* и *T. neritea*, а на заиленной ракуше – *L. mediterraneum* и *N. hombergii*. Первые три вида в целом были достаточно редкими для этого биоценоза.

Биоценоз мии образовался на месте, ранее существовавшего там биоценоза *C. glaucum*. Биоценоз церастодермы широко распространен и в Азовском море (Воробьев, 1949; Экологический атлас..., 2011; Ревков, Болтачева, 2021; Болтачева и др., 2022). По сравнению с исходным биоценозом видовое богатство уменьшилось в 3,5 раза, при этом плотность видов практически не изменилась. Из видового богатства полностью исчезли книдарии и иглокожие. Видовое богатство брюхоногих моллюсков уменьшилось в 8 раз, полихет в 4, двустворчатых моллюсков в 3, ракообразных и асцидий в 2 раза (рис. 7).

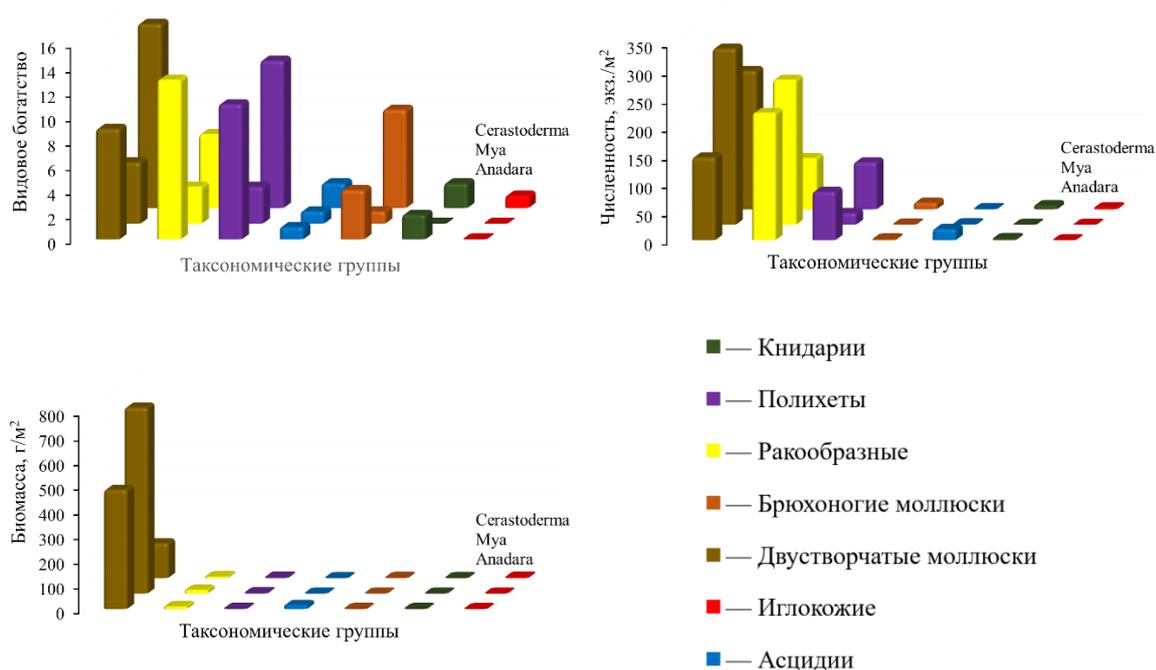


Рис. 7. Динамика видового богатства, численности и биомассы при трансформации биоценоза *Cerastoderma glaucum* в биоценоз *Mya arenaria*, а его в биоценоз *Anadara kagoshimensis* в Керченском проливе (1986–2016 гг.)

Реже стали встречаться *M. palmata* и *M. lineatus*. Чаше – *A. improvisus*, *A. kagoshimensis* и *R. harrisii*. Сокращение видового богатства произошло в основном за счет редких видов. При этом, видовое богатство биоценозов оказалось достаточно высоким. Индекс Чекановского-Сёренса равнялся 0,51. Но из-за резкого сокращения видового богатства индекс Синкевича-Симпсона был довольно низким (0,28). Следует отметить, что все виды животных, входящие в состав биоценоза *M. arenaria*, встречались и в биоценозе *C. glaucum*.

Статистически значимого изменения в общей численности биоценоза также, как и численности, ранее доминировавшей *C. glaucum*, не произошло. Однако, ее доля в общей численности биоценоза уменьшилась в среднем до 5,4–9,6%. Численность *M. arenaria* увеличилась в 21–57 раз. В 1,4–4,3 раза увеличилась численность ракообразных. В 2,1–5,9 раза уменьшилась численность полихет.

Общая биомасса биоценоза в среднем выросла в 3,8–5,9 раз. Биомасса, ранее доминировавшей *C. glaucum* уменьшилась в 1,2–2,8 раз, а биомасса *M. arenaria* наоборот выросла в 542–707 раз. На долю *C. glaucum* в биоценозе мии приходилось 0,2–0,3% от общей биомассы. Биомасса ракообразных увеличилась в 1,2–3,5 раз, биомасса полихет в 1,2–1,9 раз.

При трансформации биоценоза *M. arenaria* в биоценоз *A. kagoshimensis* видовое богатство увеличилось в 3,8 раз. Плотность видов выросла в 1,5–2,0 раз. Более чем 4 раза увеличилось видовое богатство ракообразных. В 4 раза выросло видовое богатство брюхоногих моллюсков, в 3,7 – полихет, в 1,8 двустворчатых моллюсков. Чаше стали встречаться *A. equina*, *A. improvisus*, *M. palmata*, *M. appendiculata*, *M. lineatus* и *P. exiguum*, реже – *N. hombergii*. Встречаемость, ранее доминировавшей мии, снизилась до 4–20%. При этом, видовое богатство биоценоза *M. arenaria* и *A. kagoshimensis* также имели довольно сходное видовое богатство. Индекс Чекановского-Сёренса равнялся 0,48. Но так как видовое богатство при этом сильно увеличилось, индекс Синкевича-Симпсона был невысоким (0,32). Также все виды животных, входящие в состав биоценоза *M. arenaria*, встречались и в биоценозе *A. kagoshimensis*.

Общая численность при этом зообентоса осталась практически на прежнем уровне. Численность мии уменьшилась в 20–22 раза. Ее доля в общей численности не превышала 1 %. Численность *A. kagoshimensis* выросла в 3–7 раза. Ранее, в Балтийском море у берегов Швеции, была установлена обратная отрицательная зависимость между плотностью взрослого населения мии и церастодермы и недавно осевшими личинками двустворчатых моллюсков (Andre, Rosenberg, 1991). Препятствие к оседанию молоди двустворчатых, вероятно является одной из причин, препятствующих восстановлению этих биоценозов. Также поселения мии неустойчиво к заилению, вызванному антропогенными причинами (Baker, Mann, 1990). В Керченском проливе это переосаждение илов при дноуглубительных работах при очистке и углублению судоходного канала. Численность *C. glaucum* уменьшилась в 5–18 раз. Общая численность двустворчатых моллюсков уменьшилась в 1,4–2,8 раза. Численность ракообразных осталась практически на прежнем уровне. В 6–16 раз увеличилась численность асцидий, в 1,8–6,4 полихет. Статистически достоверного изменения численности брюхоногих моллюсков не произошло.

Общая биомасса зообентоса, при трансформации биоценоза *M. arenaria* в биоценоз *A. kagoshimensis* статистически значимо не изменилась. При этом, биомасса мии уменьшилась в 37–60 раз. Ее доля в общей биомассе биоценоза в среднем не превышала 6 %. Биомасса *A. kagoshimensis* также, как и численность, выросла в 3–7 раза. Статистически достоверного увеличения биомассы *C. glaucum* не произошло. Однако, их средняя масса увеличилась с 0,1–0,3 г в биоценозе *M. arenaria* до 0,2–1,9 г в биоценозе *A. kagoshimensis*, что еще раз подтверждает предположение о том, что препятствием к восстановлению биоценоза *C. glaucum* может служить препятствие к оседанию ее молоди. Общая биомасса двустворчатых моллюсков уменьшилась в 1,2–1,9 раза. Статистически значимого изменения биомассы полихет и ракообразных не произошло. Несмотря на то, что биомасса асцидий и брюхоногих моллюсков сильно выросла, они по-прежнему играют небольшую роль в общей биомассе биоценоза *A. kagoshimensis*, где на их долю в среднем приходится 0,7–3,7 % от общей биомассы этого биоценоза. В основном трансформация биоценоза *M. arenaria* в биоценоз *A. kagoshimensis* произошла за счет смены доминантных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоценоз *Mya arenaria* в Керченском проливе располагался на иле и заиленной ракушке. На других типах грунта отсутствовал. Образовался на месте биоценозов *Cerastoderma glaucum*. В его составе насчитывается 13 видов животных. Плотность видов колеблется от 1 до 10 и в среднем равняется $5,0 \pm 0,3$ вид/ $0,1 \text{ м}^2$. В видовом богатстве преобладают двустворчатые моллюски. Численность находится в пределах от 40 до 2620, в среднем 590 ± 130 экз./ м^2 . Биомасса изменяется от 58 до 1599 в среднем 770 ± 67 г/ м^2 . Главную роль в численности и биомассе биоценоза играют двустворчатые моллюски. Огромную роль в численности биоценоза также играют ракообразными. На долю доминантного вида в среднем приходится 6–11 % численности и 78–85 % биомассы биоценоза. При трансформации биоценоза *C. glaucum* в биоценоз *M. arenaria* видовое богатство уменьшилось в 3,5 раза, при этом практически не изменилась плотность видов. Общая численность биоценоза осталась на прежнем уровне. Общая биомасса, за счет биомассы мии, увеличилась в 3,8–5,9 раза. В дальнейшем при трансформации биоценоза мии в биоценоз *Anadara kagoshimensis* видовое богатство увеличилось в 3,8 раза, а плотность видов в 1,5–2,0 раза. При этом общая численность и общая биомасса биоценоза статистически не изменились. Для всех трех биоценозов в видовом богатстве сохраняется ядро, состоящее из одних и тех же видов. Изменение видового состава происходило в основном за счет редких видов. Трансформация биоценозов происходила в основном за счет внедрения видов-вселенцев, которые занимали лидирующее положение в биоценозе. Фактически происходила последовательная смена доминантов. Биоценоз мии центральной части Керченского пролива оказался промежуточным между биоценозами церастодермы и анадары.

Список литературы

- Болтачева Н. А., Ревков Н. К., Надольный А. А., Аннинская И. Н. Донная фауна юго-западной части Азовского моря. Таксономический состав и биоценотическая организация макрозообентоса в 2016–2017 гг. // Морской биологический журнал. – 2022. – Т. 1, № 2. – С. 3–22.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИРО. – 1939. – Т. IV. – С. 5–126.
- Большаева Н. И., Сёмин В. Л., Шохин И. В., Савикин А. И., Коваленко Е. П., Бирюкова С. В. Чужеродные виды зообентоса в экосистемах Нижнего Дона и Азовского моря на рубеже XX–XXI вв. // Труды Южного научного центра РАН. – 2020. – Т. 8. – С. 256–273.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря // Труды АзЧерНИРО. – 1949. – Вып. 13. – 193 с.
- Воробьева Л. В., Синегуб И. А. Зообентос биоценозов Одесского морского региона Черного моря // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 198–206.
- Жадин В. И. Методы гидробиологических исследований. – М.: Высшая школа. – 1960. – 191 с.
- Лейбсон Р. Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива // Труды ВНИРО. – 1939. – Т. IV. – С. 127–198.
- Любищев А. А. Дисперсионный анализ в биологии. – Москва: МГУ. – 1986. – 200 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 1. Свободноживущие беспозвоночные. Простейшие, губки, кишечнополостные, черви, щупальцевые. – Киев: Наукова думка. – 1968. – 437 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. – Киев: Наукова думка. – 1969. – 536 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. Свободноживущие беспозвоночные. Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые. – Киев: Наукова думка. – 1972. – 340 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – Москва: Наука. 1982. – 287 с.
- Ревков Н. К., Болтачева Н. А. Донная фауна юго-западной части Азовского моря: трансформация биоценоза макрозообентоса в начале XXI века // Экосистемы. – 2021. – Вып. 26 (56). – С. 51–66.
- Розенберг Г. С. Несколько слов об индексе разнообразия Симпсона // Самарская Лука. – 2007. – Т. 16, № 3 (21). – С. 581–584.
- Савикин А. И. Новые данные о распространении *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 в Таганрогском заливе Азовского моря // Наука юга России. – 2020. – Т. 16, № 4. – С. 84–87.
- Савчук М. Я. *Mya arenaria* L. – новый элемент в фауне Азовского моря // Вестник зоологии. – 1980. – № 5. – С. 11–15.
- Смольникова О. В., Биоценоз *Mya arenaria* на литорали Кандалашского залива Булого моря // Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт: Материалы Международной научно-практической конференции. Мурманск: МГПУ. – 2009. – С. 257–259.
- Смольникова О. В., Мещеряков Н.И. Биология двустворчатого моллюска *Mya arenaria* (Linnaeus, 1758) губы Хлебная Кольского залива Баренцева моря // Труды Кольского научного центра РАН. Вып. 10 (Океанология. Вып. 4/2022(3)). – Апатиты. – 2022. – С. 86–99.
- Терентьев А. С. Макрозообентос юго-западной части Азовского моря в условиях эксплуатации газоконденсатных месторождений // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зоны и комплексное использование ресурсов шельфа: Сборник научных трудов. – 2009. – Вып. 17. – С. 327–348.
- Филиппова Н. А., Герасимова А. В., Козин В. В., Кайров А. И., Максимова Н. В. Организация сообщества макрозообентоса мягких грунтов литорали губы Чула Белого моря: многолетние аспекты // Труды Зоологического института РАН. – 2023. – Том 327, № 2. – С. 350–376.
- Фроленко Л. Н. Особенности формирования донных биоценозов Азовского моря в современный период // XI Всероссийская конференция по промысловой океанологии. Тезисы докладов. – 1999. – С. 136.
- Фроленко Л. Н., Студеникина Е.И. Роль вселенцев в донных сообществах Азовского моря в современный период // XI Всероссийская конференция по промысловой океанологии. Тезисы докладов. – 1999. – С. 136–137.
- Экологический атлас Азовского моря / [Гл. ред. акад. Г. Г. Матишов; отв. ред. Н. И. Голубева, В. В. Сорокина]. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН. – 2011. – 328 с.
- Andre, C., Rosenberg, R. Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* // Marine Ecology Progress Series. – 1991. – Vol. 71. – P. 227–234
- Baker, P., Mann, R. L. Habitat Requirements for the Softshell Clam, *Mya arenaria* in the Chesapeake Bay. Special Scientific Report – 1990. – N 125. Virginia Institute of Marine Science, William & Mary. <https://dx.doi.org/doi:10.25773/v5-jc3f-tk19>
- Balogh J. Lebensgemeinschaften der Landtiere. – Berlin, 1958. – 560 p.
- Bodenheimer F. S. Precisd'ecologieanimal. – Paris, 1955. – 315 p.
- Wesselingh F. P., Neubauer T. A., Anistratenko V. V., Vinarski M. V., Yanina T., ter Poorten J. J., Kijashko P., Albrecht C., Anistratenko O. Yu., D'Hont A., Frolov P., Gándara A. M., Gittenberger A., Gogaladze A., Karpinsky M., Lattuada M., Popa L., Sands A. F., van de Velde S., Vandendorpe J., Wilke T. Mollusc species from the Pontocaspian region – an expert opinion list // ZooKeys 827. – 2019 – P. 31–124.

- Hurlbert S. H. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // Ecology. – Vol. 52, N 4. – 1971. – P. 577–586.
- Pilombo F. B. Phylogenetic analysis of the Balanidae (Cirripedia, Ballanomorpha) // Zoologica Scripta. – Vol. 33, N 3. – 2004. – P. 261–276.
- Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. – 1949. – Vol. 163. N 688. – 688 p.
- Strasser M. *Mya arenaria* on ancient invader of the North Sea coast // Helgoländer Meeresuntersuchungen. – 1999. – Vol. 52. – P. 309–324.
- Terentijev A. S., Litvinenko N. M. Biocenosis of intruders *Mya arenaria* and *Cunearca cornea* (Scapharca) in the north-western Azov Sea // The Black Sea ecological problems / International symposium "Black Sea Strategic Action Plan Implementations (1996-2000)". – Odessa: SCSEIO. – 2000. – P. 315–317.
- World Register of Marine Species (WoRMS). URL <https://www.marinespecies.org/index.php> (дата обращения 29.03.2024)

Terentev A. S. Biocoenosis of *Mya arenaria* (Linnaeus, 1758) in the Kerch Strait (Azov and Black Sea Basin) // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 101–112.

The bivalve mollusk *Mya arenaria* is a species recently introduced to the Azov and Black Sea Basin. Presently, it has become one of the dominant species in the Kerch Strait. Its biocoenosis keeps to silt and silty shell bottoms and comprises 13 animal species. The species density varies from 1 to 10 species/0.1m² with 5.0±0.3 species/0.1m² being the average value. In terms of species richness, bivalve mollusks are the most prevalent. The abundance is in the range from 40 to 2620 ind./m² with 590±130 ind./m², on average. The biomass ranges from 58 to 1599 g/m²; it is 770±67 g/m² on average. The bivalve mollusks are the most prevalent in terms of abundance and biomass. A sizable part of the abundance belongs to crustaceans. The dominant species account for an average of 6 to 11 % of the total abundance and 78 to 85 % of the overall biomass. In general, the species composition of the biocoenosis on various substrates is characterized by a rather high degree of similarity. When the biocenosis dominated by *Cerastoderma glaucum* transformed into a *M. arenaria* one, the species richness decreased by 3.5 times, while the species density was relatively unchanged. The total abundance of the biocoenosis remained constant. The total biomass increased by 3.8–5.9 times due to the soft-shell clam (sand gaper) biomass. Then, upon the transformation of *M. arenaria* biocoenosis into *Anadara kagoshimensis* one, the species richness increased by 3.8 times and the species density increased by 1.5–2.0 times. Along with that, the total abundance and total biomass of the biocoenosis remained statistically the same. In terms of species richness, all three biocoenoses had the same core species. The changes in the species composition mainly resulted from the changes in rare species. Transformation of the biocoenoses occurred mostly due to the introduction of invasive species which took the leading position within the biocenotic community. In fact, there was a successive replacement of dominant species. The biocoenosis of *M. arenaria* in the central part of the Kerch Strait is an intermediate one between the biocoenoses of lagoon cockle and half-crenated ark.

Key words: *Mya arenaria*, Kerch Strait, Azov and Black Sea Basin, biocoenosis, zoobenthos, succession.

Поступила в редакцию 03.03.24

Принята к печати 23.05.24

Эколого-ценотическая роль инвазионных древесных растений в лесостепных экосистемах

Лепешкина Л. А., Клевцова М. А.

Воронежский государственный университет

Воронеж, Россия

lilez1980@mail.ru, marin-m@yandex.ru

В работе рассматривается эколого-ценотическая роль инвазий чужеродных древесных растений лесостепных экосистем. Установлено их влияние на состав, структуру и экологию местообитаний. Сообщества с доминированием адвентивных деревьев и кустарников характеризуются низким видовым богатством – в 2–3 раза ниже по сравнению с фоновыми лесостепными фитоценозами. Выявлены изменения экологических параметров байрачных дубрав и лугово-степных сообществ. Для склоновой луговой степи на известняках увеличиваются балльные значения влажности почв (от 9,5 до 12,4), гумидности климата (от 7,5 до 7,8), богатства почв азотом (с 4,6 до 6,3), освещенности/затенения (от 2,6 до 4,2); снижаются показатели континентальности климата (от 9,4 до 8,6), кислотности почв (от 8,8 до 7,4) и температуры почв (от 8,8 до 8,5). Для склоновой лесостепи на мелах увеличиваются следующие балльные параметры: влажность почв (от 9,0 до 9,6), солевой режим (от 6,8 до 7,3), богатство почв азотом (от 4,1 до 4,6) и освещенность/затенение (от 2,1 до 2,6), наблюдается снижение кислотности почв (от 8,8 до 7,6). Эколого-ценотическая стратегия инвазионных видов в регионе направлена на трансформацию зональных и аazonальных типов экосистем с ослаблением и замещением аборигенных эдификаторов. Экологические антропогенные местообитания успешно занимают сообщества с *Acer negundo* L. и *Robinia pseudoacacia* L., блокируя развитие зональных фитоценозов из *Acer tataricum* L. и *Prunus spinosa* L. Изменение экологии скальных местообитаний ведет к преобразованиям луговой степи на известняках и исчезновению популяций светолюбивых термофильных кальцефитно-петрофитных растений. Особо охраняемые природные территории теряют свою экологическую ценность как эталонные объекты биосферы.

Ключевые слова: инвазионный вид, чужеродный вид, фитоценоз, экологические шкалы, экосистема, биотоп, Среднерусская лесостепь.

ВВЕДЕНИЕ

Задачей современных научных изысканий является расширение знаний об антропогенной эволюции геосистем высокоосвоенных территорий. Особенно актуальны исследования влияния чужеродных видов на трансформацию нативных сообществ (Виноградова и др., 2010; Гусев, 2016, 2019; Стародубцева, 2020). С 2004 года нами ведутся исследования биологических инвазий в экосистемах лесостепи, формируется база данных чужеродных (адвентивных) видов растений, разрабатываются мероприятия по повышению устойчивости природных фитоценозов в условиях ценотического пресса инвазионных видов (Лепешкина и др., 2016). Цель работы – изучить основные характеристики сообществ с доминированием чужеродных видов; определить параметры экологических шкал основных биотопов лесостепи и направленность процесса их трансформации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись сообщества широколиственных лесов и кальцефитно-петрофитных (известняковых и меловых) степей, которые слагают склоновую лесостепь в пределах Среднерусской возвышенности. На севере возвышенности наибольшее ландшафтно-экологическое значение играют девонские известняки мощностью около 300 м. Характерна густая долинно-балочная сеть, высокая интенсивность эрозионных процессов. На юге и юго-западе возвышенности основную ландшафтно-экологическую роль выполняют писчий мел и мергель (Бережной и др., 2007). Географическое положение региона диктует господство умеренно континентального климата. Среднегодовая температура воздуха

составляет +5,5 °С. Степень континентальности закономерно возрастает с северо-запада на юго-восток. Годовая величина осадков уменьшается от 550 мм в северо-западной части до 500 мм на юго-востоке и даже 450 мм в ее восточной части. На севере возвышенности представлены серые лесостепные почвы и оподзоленные черноземы, в центре – выщелоченные черноземы, на юге – типичные черноземы. Исследуемая территория характеризуется «островизацией» зональной растительности (Бережной и др., 2007). Природные условия Среднерусской возвышенности представляют собой некий ландшафтно-экологический фон, где происходит натурализация и расселение чужеродных видов растений.

В период 2005–2023 годов были обследованы участки лесных массивов и их экотонные участки, подверженные внедрению инвазионных древесных растений. В Орловской области – «Дядьков лес», «Ботвинский лес» и «Шатиловский лес» (Новодеревеньковский район), а также «Коньчев лес», «Толстый лес», урочище «Каменка», «Репище», «Широкое», «Майорова балка» (Краснозоренский район). Объектами исследования в Липецкой области явились «Хомутов лес» в окрестностях с. Пироговка Измалковского района, «Елец-Лозовский лес» в окрестностях с. Елецкая Лозовка Хлевенского района, лесной массив близ с. Полибино (Данковский район). В Воронежской области – выходы меловых обнажений в окрестностях с. Борщево и с. Костенки (Хохольский район), дубравы в районе с. Писаревка (Рамонский район), три массива дубрав в окрестностях г. Воронежа и дубравы ботанического сада ВГУ. В Курской области – лесные экосистемы близ с. Баркаловка (Горшеченский район) и с. Екатериновка (Мантуровский район). В Белгородской области – петрофитные степи урочища «Высокое» (Красногвардейский район).

В качестве материалов использованы данные геоботанических описаний выполненных на 245 учетных площадок размером 100 м² по общепринятым методикам (Миркин и др., 2002). Индикационная оценка экологических параметров местообитаний получена при обработке описаний в среде программы *Cyganov_scale_new alg* (Бузук, Созинов, 2009). В выборке участвовали геоботанические описания, сгруппированные по формационному признаку, природных сообществ без присутствия чужеродного компонента во флоре и сообществ с активным участием древесных инвазионных видов в пределах одного объекта исследования. Балльная оценка экологических параметров местообитаний была рассчитана по экошкалам Д. Н. Цыганова с использованием средних арифметических значений (Бузук, Созинов, 2009). Оценивались следующие балльные показатели: терморезим климата (ТМ), континентальность климата (КН), аридность/гумидность климата (ОМ), криоклиматический (СР), влажность почв (НД), трофность почв (ТР), богатство почв азотом (НТ), кислотность почв (RC), освещенность/затенение (LC), переменность увлажнения (FH). Вектор изменения указанных выше величин определяет сукцессии и генезис биотопов при участии растений-трансформаторов.

Анализ экологических шкал изученных биотопов проведен с использованием ранее полученных результатов для экосистем Среднерусской лесостепи (Лепешкина, Клевцова, 2018; Лепешкина и др., 2020; Лепешкина, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Инвазионная флора Среднерусской лесостепи насчитывает 74 вида (Лепешкина, 2022). Наиболее распространенными «трансформерами» являются 15 видов (20,3 %): *Acer negundo* L., *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Arrhenatherum elatius* (L.) J. & C. Presl, *Bidens frondosa* L., *Caragana arborescens* Lam., *Impatiens parviflora* DC., *Echinocystis lobata* Torr. et Gray, *Lonicera tatarica* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Robinia pseudoacacia* L., *Sambucus racemosa* L., *Solidago canadensis* L., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Phalacrolooma anuum* (L.) Dumort., *Viburnum lantana* L., из которых 53 % – древесные растения.

Ранее установлено, что процессы фитоинвазий закономерны для лесостепного региона и наблюдаются в сообществах пойменных лесов и лугов, коренных и производных боров и суборей, широколиственных и смешанных лесов, плакорных, склоновых луговых и кальцефитно-петрофитных степей (Лепешкина, 2023). Дубравы склоновой лесостепи

подвержены инвазиям 8 видов древесно-кустарниковых эргазиофитов: *A. negundo*, *A. spicata*, *C. arborescens*, *L. tatarica* L., *P. quinquefolia*, *Quercus rubra* L., *R. pseudoacacia*, *S. racemosa*, *V. lantana*. Их спонтанное расселение в природные экосистемы лесостепи из мест интродукции началось в конце 1930-х годов, когда были зафиксированы первые находки чужеродных видов в заповедных сообществах (Курской, 2020).

Один из распространенных североамериканских эргазиофитов, который широко используется при создании сосновых насаждений и защитных лесополос с 1930-х годов, является *R. pseudoacacia*. В качестве декоративного, медоносного растения робиния лжеакация культивируется в ботанических садах, дендрариях, на приусадебных участках. В ботаническом саду ВГУ в 1970-х годах были заложены культуры данного вида в квартале 6 участок 3, где впоследствии сформировался робинник кленовый (*R. pseudoacacia* – *Acer campestre* ± *Acer platanoides*) на выщелоченном черноземе. Первый ярус слагает *R. pseudoacacia* высотой 15–18 м. II ярус – *A. campestre* и *A. platanoides* – 5–12 м. Сомкнутость крон 0,8–0,9, травяной покров не выражен (рис. 1), видовая насыщенность на 100 м² не превышает 8. Доля синантропных видов 25,0–37,5 %, адвентивных – 12,5–25,0 %. В таких условиях светолюбивая робиния лжеакация под пологом не возобновляется и не проникает в сообщества прилегающей с юга байрачной дубравы.



Рис. 1. Робинник кленовый (квартал 6, участок 3) (a) и американокленовник на окраине дубравы в окрестностях с. Писаревка (Воронежская область, Рамонский р-он, 2023 г.) (b)

В квартале 18 (участки 4 и 5) робиния лжеакация была высажена на опушке дубравы при закладке питомника древесных растений в конце 1990-х годов. Возраст насаждений 23–25 лет. Ее активное семенное расселение на этом участке началось только с 2008 года. За последние 16 лет данный анемохорный вид захватил площадь порядка 1,5 га, вышел в первый ярус и проявляет себя как эдификатор. При этом робиния успешно внедряется в заросли *Prunus spinosa* L., но избегает плотных молодых группировок из *Betula pendula* Roth и *Populus tremula* L. В условиях зарастающей опушки сомкнутость крон не превышает 0,3–0,5. В напочвенном ярусе представлены опушечно-лесные, луговые и сорно-луговые травы: *Agrimonia eupatoria* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Oenothera biennis* L., *Poa nemoralis* L., *Prunella vulgaris* L., *Solidago canadensis* L., *Veronica spicata* L. и другие. Видовое богатство сообществ с *R. pseudoacacia* (100 м²) насчитывает 15–26 видов. Доля синантропных видов – 38,9–59,3 %, адвентивных – 10,3–15,1 %. В Воронежском государственном биосферном

заповеднике *R. pseudoacacia* проявляет себя как эдификатор в условиях свежей субори (Стародубцева, 2020а).

Еще один североамериканский древесный вид с ярко выраженными свойствами эдификатора – *A. negundo*. В условиях лесостепного региона он формирует обширные американокленовники, которые тяготеют не только к окраинам полей, поймам рек и обочинам дорог, но и опушкам ценных широколиственных и смешанных лесов. Установлено, что *A. negundo* встречается в составе древостоев всех дубрав Подворонежья. На некоторых участках он представлен практически в каждом ярусе, в других идет примесью к клену остролистному и дубу черешчатому. В Воронежском государственном биосферном заповеднике *A. negundo* занимает обширные площади в квадрате 537 как доминирующая порода (Стародубцева, 2020).

Изучение монодоминантных группировок из *A. negundo* по днищам лесных балок показывает, что в их составе практически не представлено других древесных видов, а в травяном покрове встречаются главным образом синантропные теневыносливые лесные растения: *Arctium lappa* L., *Chelidonium majus* L., *Geum urbanum* L., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Urtica dioica* L. и другие (рис. 1).

Видовое богатство сообществ с *A. negundo* (100 м²) 5–24 вида. Доля синантропных видов 58,2–100 %, адвентивных – 25,4–45,1 %. В фоновых сообществах окрестных дубрав на 100 м² в разных точках отмечено от 19 до 50 видов и более низкая синантропизация – 5–14 % и адвентизация – 6,1–8,5 %. Также формируются мертвопокровные древостои из *A. negundo* с высокой затененностью и неразвитым травяным покровом (проективное покрытие напочвенного яруса не превышает 5–8 %, видовое богатство – 6–10 видов), как например, близ северной окраины урочища «Дядьков лес» и восточной окраины урочища «Ботвинский лес» (Орловская область), а также в южной части «Елец-Лозовского леса» и «Хомутова леса» (Липецкая область), где возраст клена американского составляет более 40 лет.

Однако, при внедрении в группировки клена американского широколиственных теневыносливых древесных растений может произойти смена эдификатора. Например, в ботаническом саду ВГУ вдоль лесного оврага близ восточной байрачной дубравы имеются остатки старых американокленовников возрастом более 65 лет, заросшие высокорослыми и аборигенными видами – *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall. и *A. platanoides* L. высотой 18–20 м. Сомкнутость крон 0,6–0,8. Высота деревьев *A. negundo* 9–12 м, диаметр ствола 25–35 см. Большинство имеют искривленные и лежащие стволы, которые со временем развили придаточные корни и обновили побеговую систему, но семеношение у них не отмечено. В травяном покрове представлены типичные неморальные травы: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Aristolochia clematitis* L., *Pulmonaria obscura* Dumort. Ранней весной эфемероиды не формируют сплошного ковра как в прилегающем массиве дубравы.

По окраинам байрачных дубрав Подворонежья в небольших по площади американокленовниках (до 100 м²) в качестве сопутствующих древесных видов встречаются *Acer tataricum* L., *Padus avium* Mill., *Sambucus racemosa* и *S. nigra* L. Ранневесенние синузиды эфемероидов развиты хорошо с высоким обилием *Scilla siberica* Haw., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Anemone ranunculoides* L., *Ficaria verna* Huds. (рис. 2).

Для всех изученных лесных экосистем прослеживается постепенное снижение численности подроста *A. negundo* в направлении от опушек вглубь обследуемого участка. На расстоянии 500–700 м от границы леса отмечаются только единичные растения клена американского на полянах, где по разным причинам погибли древостои *Fraxinus excelsior* L., *Malus sylvestris* Mill., *A. tataricum* L. *A. negundo* наиболее успешно проникает и длительно удерживает в экотонных биотопах байрачных дубрав, где днища балок часто подвержены антропогенному воздействию – рекреация, мусорные свалки, складирование почвенных отвалов.

На примере «Воронежской нагорной дубравы» установлено, что внедрение инвазионных древесных видов не приводит к значительным изменениям экологических особенностей



Рис. 2. Ранневесенняя синузия эфемероидов в американокленовнике по днищу балки на границе с «Воронежской нагорной дубравой» (2022 г.)

Таблица 1

Показатели экологических шкал дубравы без чужеродного компонента во флоре (X_n) и с участием во флоре инвазионных древесных растений (X_i)

Тип	TM	KN	OM	CR	HD	TR	NT	RC	LC	FH
«Воронежская нагорная дубрава» (2023)										
X_n	8,6	8,4	7,8	8,0	11,9	6,8	5,7	7,6	4,3	5,7
X_i	8,7	8,6	7,8	8,2	12,3	6,8	6,0	7,6	4,3	5,7
Дубравы Среднерусской лесостепи (Лепешкина и др., 2020)										
X_n	8,5	8,5	7,9	7,9	11,8	6,7	5,6	7,5	4,4	5,8
X_i	8,6	8,6	7,9	8,0	12,2	6,7	6,0	7,5	4,2	5,8

лесных местообитаний. Наблюдается увеличение ступеней экологических шкал по увлажнению (от 11,9 до 12,3) и богатству почв азотом (от 5,7 до 6,0) (табл. 1), что соответствует общей тенденции для биотопов дубрав Среднерусской лесостепи (Лепешкина, 2020). Однако данные виды изменяют физико-химические свойства почв и растительный подлесок, снижают освещенность лесных полей. Формируемая подстилка из листьев медленно разлагается и создает физический барьер, ограничивающий прорастание семян и рост травянистых растений. Например, изменения в свойствах почвы и растительности под воздействием инвазионного *Q. rubra* указывают на то, что этот вид может влиять на структуру и функции лесных экосистем (Stanek et. al., 2020) и стать новым эдификатором.

В последние 10 лет реализуется вторая волна интродукции дуба красного в лесные насаждения региона. Его натурализация со статусом агрофит и семенное возобновление отмечены во всех областях Центрального Черноземья (Лепешкина и др., 2016). Самосев *Q. rubra* встречается в сосняках на супесчаных почвах, в широколиственных лесах на серых лесных почвах и черноземе выщелоченном. Источником новых инвазий являются плодоносящие деревья, представленные в лесопарках и лесных культурах. Инвазионная активность *Q. rubra* отмечена в заповеднике «Белогорье» на площади порядка 4 га (Арбузова, 2002). В Орловской области в пределах урочища «Дядьков лес» наблюдается самосев и сформировавшийся подрост на площади 1,5 га, в «Шатиловском лесу» – 2,5 га. В дубравах ботанического сада ВГУ подрост отмечен на площади около 9 га, в «Воронежской нагорной дубраве» – 6 га.

В широколиственных лесах лесостепного региона имеются очаги инвазий южноевропейского вида *V. lantana* – «Воронежская нагорная дубрава», дубравы Ботанического сада ВГУ (Воронежская область), дубравы в окрестностях с. Ключики Краснозороенского района Орловской области («Коньчев лес», «Толстый лес», урочище «Репище» и «Широкое»), в дубравах Липецкой области близ с. Полибино, в Курской области в лесном массиве близ сел Баркаловка и Екатериновка. Роль вида в сложении лесных экосистем еще мало изучена. На светлых полянах и опушках отмечено регулярное семеношение. Под пологом леса при сильном затенении образует стланиковую форму, занимая обширные пространства. Похожую стратегию почвопокровного поведения выбирает южноевропейско-кавказский вид *Lonicera caprifolium*. В сообществах «Воронежской нагорной дубравы», где она натурализовалась с начала 1990-х годов отмечено сильное угнетение аборигенных травянистых растений. В напочвенном ярусе практически полностью исчезают ранневесенние эфемероиды и отсутствуют типичные неморальные виды летней синузиды (рис. 3).



Рис. 3. Ранневесенняя синузидя эфемероидов («Воронежская нагорная дубрава», 20.03. 23) (a) и *Lonicera caprifolium* в напочвенном ярусе («Воронежская нагорная дубрава», 20.03. 23) (b)

Видовое богатство сообществ с *L. caprifolium* (100 м²) насчитывает 10–15 видов. Доля синантропных видов – 26,7,2–48,5 %, адвентивных – 15,1–20,6 %.

Склоновая луговая степь на известняках подвержена более глубоким демутиациям – активному зарастанию скал древесной растительностью. Еще в начале XX века на территории Липецкой области склоны заповедника «Галичья гора» были заняты травянистыми сообществами, а скалы – реликтовой флорой. К началу XXI века увеличилась облесенность четырех резерватов (7–11 участков), где в сложении древесного яруса большую роль играет *A. negundo* (Скользнева, Кирик, 2007). В настоящее время в урочищах «Галичья гора», «Морозова гора» и «Быкова шея» активно расселяется не только *A. negundo*, но и *L. tatarica*.

Изменение таких микроклиматических параметров, как увеличение затененности, снижение температуры почвы скальных местообитаний ведет к сокращению численности популяций светолюбивых термофильных кальцефитно-петрофитных растений: *Clematis integrifolia* L., *Schivereckia podolica* (Besser) Andr. ex DC., *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Potentilla pimpinelloides* L. и других.

Выявлено, что под воздействием древесно-кустарниковых чужеродных видов трансформация экологических параметров склоновых биотопов заповедника «Галичья гора» (табл. 2) происходит в сторону увеличения влажности почв (от 9,5 до 12,4), гумидности климата (от 7,5 до 7,8), богатства почв (от 4,6 до 6,3), затенения (от 2,6 до 4,2); снижения континентальности климата (от 9,4 до 8,6), кислотности почв (от 8,8 до 7,4) и термоклиматического показателя (от 8,8 до 8,5). Балльные значения по экологическим шкалам (X_n , X_i) практически соответствуют таковым для склоновой лесостепи на известняках (табл. 2) (Лепешкина, 2021).

Таблица 2

Показатели экологических шкал склоновой степи на известняках без чужеродного компонента во флоре (X_n) и с участием во флоре инвазионных древесных видов (X_i)

Тип	TM	KN	OM	CR	HD			TR	NT	RC	LC	FN
			Урочища заповедника «Галичья гора» (2023)									
X_n	8,8	9,4	7,5	7,8	9,5			7,8	4,6	8,8	2,6	6,8
X_i	8,5	8,6	7,8	7,7	12,4			6,3	6,3	7,4	4,2	6,7
			Склоновая лесостепь на известняках (Лепешкина, 2021)									
X_n	8,7	9,3	7,4	7,7	9,4			7,7	4,5	8,7	2,7	6,7
X_i	8,4	8,7	7,9	7,6	12,3			6,4	6,1	7,5	4,1	6,6

Пример, когда *A. negundo* выполняет важную роль эдификатора, можно наблюдать в Красноренском районе Орловской области. На территории археологического памятника природы «Елагино» (долина реки Любовша) на выходах девонского известняка мощностью 4–7 м найдена самая крупная в регионе по числу особей популяция *Asplenium ruta-muraria*. Клен американский занимает крайний и хорошо освещенный участок скал, где формирует необходимый конверт теней и создает эколого-ценотические условия существования этого краснокнижного скального папоротника (Лепешкина, 2009). В 2014 и 2017 годах после санитарных рубок и удаления части деревьев *A. negundo* отмечалась массовая гибель растений *A. ruta-muraria* на двух участках известняковых скал, которые были полностью открыты для прямых солнечных лучей.

Во флоре аazonальных сообществ Среднерусской лесостепи видовое разнообразие инвазионных растений не так высоко. В трансформированных ксерофильных урочищах меловых обнажений юга и юго-запада лесостепи чужеродные древесные виды *Elaeagnus angustifolia* L., *R. pseudoacacia* и *L. tatarica* имеют большой успех в распространении. Сопутствующие меловым комплексам эрозионные формы рельефа (ложбины стока, овраги, днища балок) активно заселяют *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, *A. negundo* и *L. tatarica* (урочище «Высокое» Белгородской области). Они начали свою экспансию из приводораздельных полезащитных лесонасаждений. В окрестностях с. Борщово и с. Костенки Хохольского района Воронежской области некоторые меловые овраги и склоны заросли *A. negundo* (рис. 4), а задернованные местообитания – *L. tatarica*. Активного расселения чужеродных видов в сложившиеся коренные сообщества меловой степи нами не отмечено. Прогнозируемое изменение климата с повышением количества осадков для лесостепного региона (Доклад о климатических рисках..., 2017) может спровоцировать расширение ареалов сообществ с инвазионными древесными эдификаторами, что приведет к трансформации отдельных крупных аazonальных урочищ.

В таблице 4 приведена общая характеристика сообществ с доминированием древесных чужеродных видов: *R. pseudoacacia*, *A. negundo*, *L. caprifolium*, *L. tatarica*.

Таблица 4

Характеристика сообществ с доминированием чужеродных древесных растений
в одном из ярусов

Биотоп	Лесной; опушечный	Лесной – днище балки; опушечный	Лесной	Лугово-степной на известняках; степной на мелах
	Доминирующие виды			
Показатель	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Acer negundo</i>	<i>Lonicera caprifolium</i>	<i>Acer negundo</i> / <i>Lonicera tatarica</i>
Видовое богатство на 100 м ²	5–8; 15–26	5–24; 21–32	10–15	15–38 / 29–46; 13–32 / 20–36
Доля чужеродных видов в проективном покрытии, %	90–100; 35–40	65–100; 45–65	70–90	15–45 / 10–15; 10–25 / 10–15
Доля синантропных видов, %	25–38; 9–59	58–100; 45–66	7–49	9–15 / 5–13; 6–7 / 3–5
Доля адвентивных видов, %	13–25; 10–15	25–45; 15–32	15–21	5–8 / 3–5; 4–5 / 3–5
Возраст существования сообществ, лет	45–48; 14–16	15–20; 12–15	28–31	20–25; 30–34

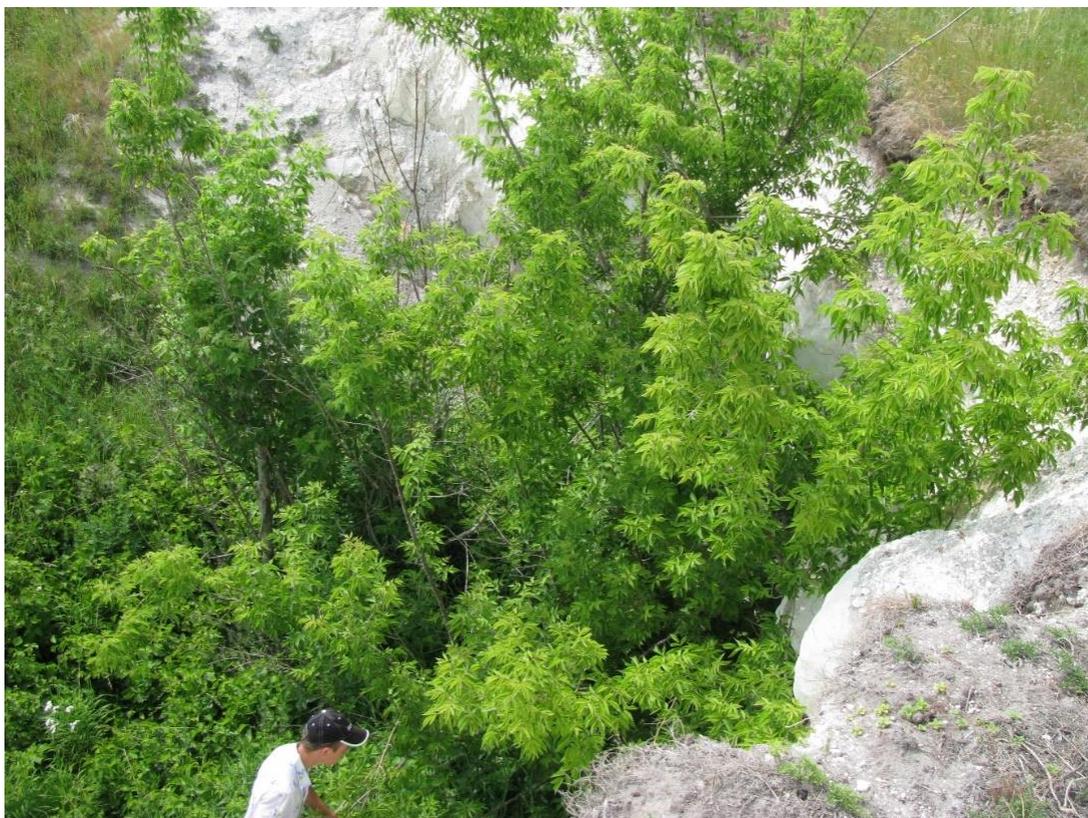


Рис. 4. Заросли *Acer negundo* в меловом овраге близ с. Борщово (Хохольский район Воронежской области, 2013 г.)

При зарастании меловых склонов *A. negundo* и *L. tatarica* изменение значений по экологическим шкалам происходит в направлении увеличения по следующим параметрам: термоклиматическому (от 9,1 до 9,2), солевому режиму почв (от 6,8 до 7,3), влажности почв (от 9,0 до 9,6), богатству почв азотом (от 4,1 до 4,6) и освещенности/затенению (от 2,1 до 2,6). Практически равные значения отмечены по аридности/гумидности (от 7,3 до 7,4), переменности увлажнения (от 6,4 до 6,5). Без изменений – криоклиматический фактор (8,1 и 8,1). Заметно снижение кислотности почв (от 8,8 до 7,5) (табл. 3). Показатели X_n и X_i для биотопа в окрестностях с. Борщово имеют близкие значения для склоновой лесостепи на мелах (Лепешкина, 2021).

Таблица 3

Показатели экологических шкал склоновой степи на мелах без чужеродного компонента во флоре (X_n) и с участием во флоре инвазионных древесных видов (X_i)

Тип	ТМ	KN	OM	CR	HD	TR	NT	RC	LC	FH
Меловые склоны в окрестностях с. Борщово (2023)										
X_n	9,1	9,8	7,3	8,1	9,0	6,8	4,1	8,8	2,1	6,4
X_i	9,2	9,8	7,4	8,1	9,6	7,3	4,6	7,6	2,6	6,5
Склоновая лесостепь на мелах (Лепешкина, 2021)										
X_n	9,0	9,7	7,4	8,0	9,1	6,9	4,2	8,7	2,2	6,5
X_i	9,2	9,8	7,4	8,1	9,5	7,2	4,5	8,6	2,4	6,5

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологические условия местообитаний, фитоценотическое окружение, возраст древостоев и особенности природопользования значительно влияют на ценотическую роль чужеродных древесных видов. Наблюдения свидетельствуют, что сообщества с доминированием *A. negundo* и *R. pseudoacacia* могут длительно существовать без признаков смены доминанта. Американокленовники в определенных условиях успешно сменяются фитоценозами с широколиственными аборигенными видами, что подтверждает наличие возможностей экосистемы к восстановлению. Видовое богатство фитоценозов с доминированием чужеродных древесных видов в 2–3 раза ниже, чем в фоновых сообществах, а доля синантропных видов может достигать до 100 % в сообществах с *A. negundo*.

Реализация эколого-ценотических стратегий инвазионных растений в природных экосистемах лесостепи сопровождается изменением структуры, состава сообществ и трансформацией экологических характеристик биотопов. Открытые травяно-кустарничковые сообщества петрофитных степей на известняках и мелах трансформируются в древесно-кустарничковые фитоценозы. Это ведет к уменьшению светового режима травяного покрова и связанные с ним показатели микроклимата. Повышается влажность воздуха, а также периодически повышается влажность почвы. Последнее особенно заметно на склоновых известняковых и меловых биотопах, где благодаря внедрению древесных видов наблюдается более поздний сход снегового покрова.

В условиях склоновой лесостепи это выражается в изменении экологических параметров местообитаний. Для всех рассмотренных лесных и лугово-степных экосистем отмечено увеличение ступеней экологических шкал по увлажнению и богатству почв азотом, но в лесных биотопах эти показатели имеют сглаженный характер: Hd (от 11,9 до 12,3) и Nt (от 5,7 до 6,0).

Особенно четко изменения прослеживаются для склоновой луговой степи на известняках. Увеличиваются влажность почв (от 9,5 до 12,4), гумидность климата (от 7,5 до 7,8), богатство почв азотом (от 4,6 до 6,3), освещенность/затенение (от 2,6 до 4,2); снижаются значения континентальности климата (от 9,4 до 8,6), кислотности (от 8,8 до 7,4) и температуры (от 8,8 до 8,5) почв. Для склоновой лесостепи на мелах увеличиваются

параметры: влажность почв (от 9,0 до 9,6), солевой режим (от 6,8 до 7,3), богатство почв азотом (от 4,1 до 4,6) и освещенность/затенение (от 2,1 до 2,6). Наблюдается снижение кислотности почв (от 8,8 до 7,6). Изменения параметров объясняются трансформацией структуры сообщества – формируется древесный ярус, меняется тип растительности и блокируется естественных ход сукцессий.

Древесные инвазионные виды представляют наибольшую опасность для коренного сообщества, так как способны занять место доминанта или содоминанта хотя бы в одном из ярусов. В дальнейшем это позволит внедриться еще большему числу чужеродных растений, а в совокупности с антропогенным воздействием может привести к трансформации и деградации сообщества.

Подобные трансформации – результат антропогенной эволюции экосистем, которые сопровождаются коренными преобразованиями лесостепной растительности. Дубравы развиваются по механизму ослабления и замещения аборигенного эдификатора *Q. robur* чужеродными древесными породами; в экотонных местообитаниях наблюдается замена зональных татарокленовников и терновников на американокленовники и робинники; склоновая луговая степь на известняках и петрофитная на мелах утрачивает свои реликтовые черты под воздействием древесно-кустарниковой растительности с доминированием *A. negundo*; заповедные территории теряют свою эталонную ценность как особо охраняемые природные территории.

Список литературы

- Арбузова М. В. Древесные интродуценты в лесных фитоценозах заповедника «Лес на Ворскле» // Лесоведение. – 2002. – № 4. – С. 19–23.
- Бережной А. В. Горбунов А. С., Бережная Т. В. Вертикальная дифференциация ландшафтов среднерусской лесостепи: монография. – Воронеж: Научная книга, 2007. – 274 с.
- Бузык Г. Н., Созинов О. В. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д. Н. Пыганова) // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. – 2009. – Вып. 37. – С. 356–362.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – 511 с.
- Гусев А. П. Инвазивные виды растений как причина торможения восстановительных сукцессий // Сибирский экологический журнал. – 2019. – Т. 26, № 3. – С. 264–271.
- Гусев А. П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси) // Российский журнал прикладной экологии. – 2016. – № 3 (7). – С. 10–14.
- Доклад о климатических рисках на территории Российской Федерации. – Санкт-Петербург, 2017. – 106 с.
- Курской А. Ю. Время появления и распространение инвазионных видов растений на юго-западе Среднерусской возвышенности // Флора и растительность Центрального Черноземья: Материалы межрегиональной научной конференции, посвященной 85-летию Центрально-Черноземного государственного природного биосферного заповедника имени проф. В. В. Алехина. – Курск, 2020. – С. 135–139.
- Лепешкина Л. А. Особенности фитоинвазий в условиях особо охраняемых природных территорий Среднерусской лесостепи // Сохранение биоразнообразия и рациональное природопользование через стратегии устойчивого развития: Материалы научно-практической конференции с международным участием, посвященной 50-летию заповедника «Мыс Мартыан» (23-26 октября 2023 г.) г. Ялта. – 2023. – С. 172–177.
- Лепешкина Л. А. Экологические последствия фитоинвазий в условиях Среднерусской лесостепи // Сохранение растений в связи с изменениями климата и биологическими инвазиями: Материалы международной научной конференции (Украина, 31 марта 2021 г.). – Белая Церковь: ТОВ «Білоцерківдрук», 2021. – С. 212–217.
- Лепешкина Л. А. Black-list чужеродных инвазионных видов растений лесостепного региона // Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться: Материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Серия «Ботанический сад биологического факультета МГУ». – Москва, 2022. – С. 176–179.
- Лепешкина Л. А., Воронин А. А., Клевцова М. А. Кодекс управления инвазионными чужеродными видами растений в интродукционных центрах Центрального Черноземья. – Воронеж: Изд-во «Научная книга», 2016. – 57 с.
- Лепешкина Л. А., Клевцова М. А. Эколого-ценотические аспекты изучения инвазионного компонента сообществ ольховых лесов // Лесной вестник / Forestry Bulletin. – 2018. – Том 22, № 4. – С. 117–122.
- Лепешкина Л. А., Клевцова М. А., Воронин А. А. Эколого-ценотическая роль чужеродных видов растений в лесных экосистемах городского округа г. Воронеж // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2020. – Т. 6 (72), № 1. – С. 88–96.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2002. – 264 с.
- Скользнева Л. Н., Кирик А. И. Динамика растительности Галичьей горы за 95 лет // Вестник ВГУ, Серия: Химия, Биология, Фармация. – 2007. – № 2. – С. 100–109.

Стародубцева Е. А. Ценотическая роль *Robinia pseudoacacia* L. в растительных сообществах Воронежского заповедника // Разнообразие растительного мира. – 2020. – № 2 (5). – С. 14–28.

Стародубцева Е. А. Ценотическая роль *Acer negundo* L. в сообществах Воронежского заповедника // Флора и растительность Центрального Черноземья: Материалы межрегиональной научной конференции, посвященной 85-летию Центрально-Черноземного государственного природного биосферного заповедника имени проф. В. В. Алехина. – Курск, 2020. – С. 154–159.

Stanek M., Piechnik Ł., Stefanowicz A. M. Invasive red oak (*Quercus rubra* L.) modifies soil physicochemical properties and forest understory vegetation // Forest Ecology and Management. – 2020. – Vol. 472. – 118253.

Lepeshkina L. A., Klevtsova M. A. Ecological and Cenotic Role of Invasive Woody Plants in Forest-Steppe Ecosystems // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 113–123.

The paper examines the ecological and cenotic role of invasive woody plant species in forest-steppe ecosystems. The impact of discussed plants on the composition, structure, and ecology of these habitats was determined. Communities dominated by adventive trees and shrubs are characterized by low species richness – approximately 2-3 times less compared to background forest-steppe phytocenoses. Changes in the ecological parameters of oak forest and meadow-steppe communities were revealed. For the sloping limestone meadow steppe, there is an increase in the values of soil moisture (from 9.5 to 12.4), climate humidity (from 7.5 to 7.8), soil nitrogen content (from 4.6 to 6.3), illumination/shading (from 2.6 to 4.2); while indicators of climate continentality (from 9.4 to 8.6), soil acidity (from 8.8 to 7.4) and soil temperatures (from 8.8 to 8.5) decrease. For the sloping cretaceous forest-steppe, the following parameters increase: soil moisture (from 9.0 to 9.6), salt regime (from 6.8 to 7.3), soil nitrogen content (from 4.1 to 4.6) and illumination/shading (from 2.1 to 2.6) while there is a decrease in soil acidity (from 8.8 to 7.6). The ecological and cenotic strategy of invasive species in the region is aimed at transforming zonal and azonal ecosystem types with weakening and replacement of native ecosystem engineers. Ecotone anthropogenic habitats successfully occupy communities which were successfully colonized by communities of *Acer negundo* and *Robinia pseudoacacia*, blocking the development of zonal phytocenoses from *Acer tataricum* L. and *Prunus spinosa* L. The change in the ecology of rocky habitats leads to the transformation of the meadow steppe on limestone and the disappearance of populations of light-loving thermophilic calciferous-petrophytic plants. Protected areas are losing their ecological value as reference biosphere objects.

Key words: invasive species, alien species, phytocenosis, ecological scales, ecosystem, biotope, Central Russian forest-steppe.

Поступила в редакцию 02.03.24

Принята к печати 30.05.24

Уточнение морфологии и экологии двух видов рода *Pectenogammarus* Reid, 1940 (Gammaridae, Amphipoda) из Черного и Азовского морей (Крым)

Гринцов В. А.

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

Исследовали морфологию и экологию двух видов из рода *Pectenogammarus* – *Pectenogammarus olivii* (H. Milne Edwards, 1830) и *Pectenogammarus foxi* (Schellenberg, 1928) из Черноморского и Азовоморского побережья Крыма. Установлено, что вид *P. foxi* предпочитает галечно-песчаные пляжи, а вид *P. olivii* – каменистые и каменисто-валунные пляжи. Морфологический анализ *P. foxi* и *P. olivii* показал, что различия шипов или щетинок между этими видами касаются прежде всего эпимеральной и абдоминальной части тела. Проанализированы: характер расположения, количество шипов, тип (простые, перистые) и количество щетинок на эпимеральных пластинках второго и третьего сегментов эпимерона, дорсального и субдорсального участков уросома, внешнего края наружной ветви уропода 3, внутреннего края внутренней ветви уропода 3, наружного края лопастей тельсона. Особенности расположения, количество и тип щетинок и шипов у вида *P. foxi*, предпочитающего зону заплеска пляжей с регулярно двигающейся галькой и песком, следующие: 1) третья эпимеральная пластинка вооружена только щетинками; 2) на субдистальном участке внутреннего края внутренней ветви уропода 3 с увеличением размера особи увеличивается не только количество шипов и щетинок, но разнообразие их типов, что свидетельствует о возрастании полифункциональности этого участка с ростом особи; 3) на субдорсальных и дорсальных участках первого уросомального сегмента наблюдаются преимущественно щетинки, и лишь изредка шипы (не более 26 % особей). Особенности расположения, типы щетинок и шипов у вида *P. olivii*, предпочитающего скопления камней, валунов и других массивных твердых субстратов в зоне заплеска следующие: 1) третья эпимеральная пластинка вооружена не только щетинками, но и крепкими шипами; 2) на субдистальных участках внутреннего края внутренней ветви уропода 3 присутствуют только перистые щетинки независимо от района исследования; 3) на субдорсальных и дорсальных участках первого уросомального сегмента наблюдаются исключительно шипы. Установлено, что у вида *P. olivii* при сложном сочетании массивных искусственных (бетонные конструкции) и естественных (валуны, камни) субстратов на фоне открытого прибою участка побережья, уменьшается количество перистых щетинок на внешнем крае наружной ветви уропода 3, а также на внутреннем крае внутренней ветви уропода 3. Предполагается, что все выявленные различия связаны с подвижностью грунта, а также гидродинамикой, в данных сложных местообитаниях.

Ключевые слова: амфиподы, *Pectenogammarus*, экология, функциональная морфология, Черное море, Азовское море.

ВВЕДЕНИЕ

Амфиподы – один из отрядов класса ракообразных Malacostraca, наиболее успешно освоивший все сообщества и глубины Мирового океана, в том числе благодаря пластичной морфологии и уникальному сочетанию конечностей разного типа. В значительной степени это связано с функциональной составляющей морфологии, понимание которой – один из ключей познания механизмов выживания амфипод в самых различных условиях Мирового океана. Вместе с тем публикации в данной области исследования весьма малочисленны и касаются прежде всего ротовых органов (Цветкова, 1975; Watling, 1993; Mayer et al., 2009; Pavesi, Olesen, 2017). Меньше работ известно в области исследования морфологии гнатопод (Holmquist, 1982), коксальных пластинок (Moore, 2009) и переопод (Гурьянова, 1951). Особенности специфических выростов конечностей представителей семейства Hyalidae Вульчева, 1957, связанные с гидродинамикой, упоминаются в работе (Bousfield, Hendrycks, 2002). Анализ морфологических изменений в процессе эволюции наиболее полно сделан Е. Ф. Гурьяновой (1951), С. В. Василенко (1974) а также Барнаром и Караманом (Barnard, Karaman, 1991).

Анализ функционального значения морфологии амфипод, обитающих в экстремальных зонах, таких как зона заплеска, в связи с предпочитаемым биотопом или сообществом, практически не проводился. Вместе с тем, именно такие условия требуют от видов наиболее эффективных приспособлений.

Цель настоящей работы – изучить особенности экологии и функциональной морфологии двух видов из рода *Pectenogammarus*: *Pectenogammarus olivii* (H.Milne Edwards, 1830) и *Pectenogammarus foxi* (Schellenberg, 1928).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особей *P. olivii* (Gammaridae, Amphipoda) собирали в зоне заплеска в четырех районах Крыма: м. Тарханкут (дата отбора пробы – 13.06.2008); Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты (дата отбора пробы – 23.06.2010); м. Казантип (дата отбора пробы – 31.05.2023), Севастопольская бухта (дата отбора пробы – 27.08.2023). Все особи собраны из скоплений оторванных водорослей (0–3 м от берега) или под камнями. Особей *P. foxi* отбирали в трех районах Крыма: Севастополь, пляж вблизи базы Мокроусова (дата отбора пробы – 26.07.2011); м. Казантип (дата отбора пробы – 31.05.2023); Карадаг, б. Пуццолановая (дата отбора пробы – 08.04.2011). Типы грунтов в районах отбора проб представлены в таблице 1.

Таблица 1

Районы отбора проб и типы грунтов

Районы отбора проб	Типы грунтов
м. Казантип, Азовское море	Каменистый, галечно-песчаный
м. Тарханкут	Каменистый, галечно-песчаный
Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты	Скалы, бетонные конструкции, валуны
Севастопольская бухта, вблизи р. Черной	Валуны, галька, бетонные конструкции
Севастополь, пляж вблизи базы Мокроусова	Галечно-песчаный
Карадаг, б. Пуццолановая	Галечно-песчаный

Пробы с особями фиксировали 96 % этанолом. В лаборатории особей отбирали с использованием микроскопа Микмед 5 и светового биологического микроскопа МБС 9. Исследовали только взрослых самцов, чтобы исключить половые и возрастные различия. Различия, связанные с размером особей, были по возможности нивелированы, хотя и эти данные были получены и будут представлены в данной статье. Исследованные элементы морфологии, и количество проанализированного материала соответственно районам отбора проб представлено в таблице 2.

Измерения проводили с помощью окуляр-микрометра светового биологического микроскопа МБС 9. Фотографии габитусов и частей тела взрослых самцов сделаны с использованием микроскопа Hitachi SU 3500. Препараты для SEM фотографирования подготавливали следующим образом: особей помещали в 96 % этанол. После выдерживания сутки, особей очищали от посторонних частиц с использованием иголки и пипетки, а затем переносили для сушки. Сушку проводили методом критической точки в приборе Leica EM CPD300 в 96 % этаноле. После сушки препараты помещали на столик с двусторонним скотчем и переносили в прибор Leica EM ACE200 для напыления смесью золото-палладий. После напыления препараты помещали в микроскоп Hitachi SU 3500 и фотографировали. Для анализа были выбраны элементы вооружения частей тела и придатков взрослых самцов.

Таблица 2

Исследованные элементы морфологии двух видов *Pectenogammarus* (взрослые самцы), районы отбора проб и количество проанализированного материала

Исследованные элементы морфологии	Виды (районы отбора проб, количество проанализированного материала)
Уросом	<i>P. olivii</i> – м. Казантип – 50 экз.; Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты – 50 экз.; Севастопольская бухта вблизи р. Черной – 50 экз.; м. Тарханкут – 50 экз. <i>P. foxi</i> – м. Казантип – 50 экз.; Севастополь, пляж базы Мокроусова – 50 экз.; Карадаг, б. Пуццолановая – 50 экз.
Эпимеральные пластинки 2-й пары	<i>P. olivii</i> – м. Казантип – 100 пластинок; Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты – 80 пластинок; Севастопольская бухта вблизи р. Черной – 100 пластинок; м. Тарханкут – 96 пластинок. <i>P. foxi</i> – м. Казантип – 63 пластинки; Севастополь, пляж базы Мокроусова – 100 пластинок; Карадаг, б. Пуццолановая – 100 пластинок
Эпимеральные пластинки 3-й пары	<i>P. olivii</i> – м. Казантип – 100 пластинок; Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты – 80 пластинок; Севастопольская бухта вблизи р. Черной – 100 пластинок; м. Тарханкут – 96 пластинок. <i>P. foxi</i> – м. Казантип – 63 пластинки; Севастополь, пляж базы Мокроусова – 99 пластинок; Карадаг, б. Пуццолановая – 100 пластинок
Уропод 3-й пары наружная ветвь	<i>P. olivii</i> – м. Казантип – 25 ветвей; Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты – 25 ветвей; Севастопольская бухта вблизи р. Черной – 25 ветвей; м. Тарханкут – 25 ветвей. <i>P. foxi</i> – м. Казантип – 23 ветви; Севастополь, пляж базы Мокроусова – 25 ветвей; Карадаг, б. Пуццолановая – 25 ветвей
Уропод 3-й пары внутренняя ветвь	<i>P. olivii</i> – м. Казантип – 25 ветвей; Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты – 25 ветвей; Севастопольская бухта вблизи р. Черной – 25 ветвей; м. Тарханкут – 25 ветвей. <i>P. foxi</i> – м. Казантип – 23 ветви; Севастополь, пляж базы Мокроусова – 25 ветвей; Карадаг, б. Пуццолановая – 25 ветвей
Лопасты тельсона	<i>P. olivii</i> – м. Казантип – 120 лопастей; Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты – 80 лопастей; Севастопольская бухта вблизи р. Черной – 99 лопастей; м. Тарханкут – 98 лопастей. <i>P. foxi</i> – м. Казантип – 64 лопасти; Севастополь, пляж базы Мокроусова – 100 лопастей; Карадаг, б. Пуццолановая – 98 лопастей

За шипы были приняты выросты кутикулы игловидной формы, не сгибающиеся при воздействии; за щетинки – выросты кутикулы волосовидной формы, поддающиеся сгибанию при воздействии (по Barnard, Karaman, 1991).

Идентификацию особей проводили с использованием определителей (Мордухай-Болтовской и др., 1969; Bellan-Santini, 1998; Grintsov, Sezgin, 2011; Гринцов, 2022).

Для статистического анализа использовали программы MS Exel и PAST. Рассчитывались среднее значение и стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экология и функциональная морфология

Два вида – *P. foxi* и *P. olivii* (рис. 1) – обитают в одной и той же зоне моря – заплеске галечно-песчаных и каменистых пляжей, иногда во время штормов укрываясь на большей глубине или забиваясь в щели под крупными валунами. Однако наблюдения и многочисленные сборы в Черном и Азовском морях показали, что один из них *P. foxi* преимущественно заселяет галечно-песчаные пляжи, в то время как *P. olivii* преимущественно поселяется в пространстве под камнями и валунами. При этом *P. olivii* можно обнаружить в значительных количествах в зоне заплеска в скоплениях оторванных макрофитов, приносимых волнами. *P. foxi* также встречаются в этих скоплениях, но в меньшем количестве. Таким образом, данные два вида в основном разделили зону обитания и вместе встречаются реже, часто образуя моновидовые поселения.

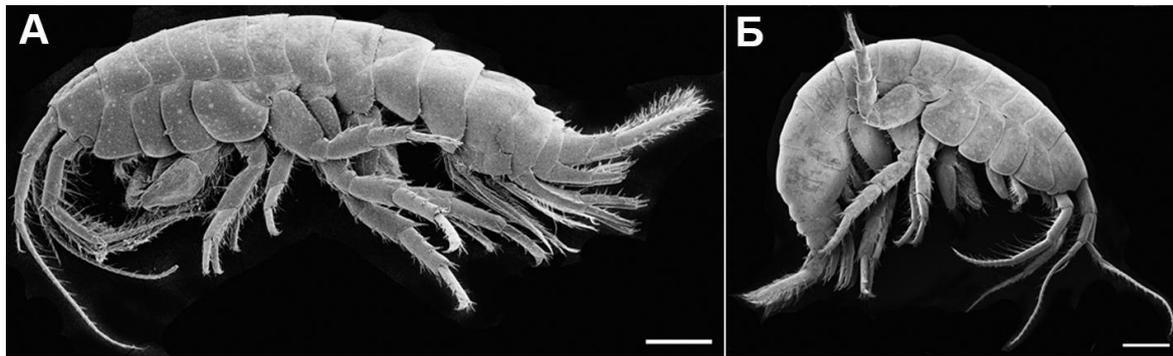


Рис. 1. Внешний вид самцов *Pectenogammarus olivii* (А) и *P. foxi* (Б) (вид сбоку, масштабная линейка – 1 мм)

Морфологические приспособления выростов кутикулы в условиях постоянно перемещающейся штормами гальки и песка, и относительно стабильных камней (особенно валунов) могут различаться предположительно по причине различия типов грунтов и генерируемой морем различной гидродинамики соответственно типу грунта. Рассмотрим щетинки и шипы, и их возможную функциональную роль, поскольку как указывал А. Н. Северцов (1949), каждый орган полифункционален, но в зависимости от обстоятельств какая-то из функций доминирует. Щетинки амфипод полифункциональны, поскольку ряд функций уже выявлен и доказан. Щетинки используются как органы, помогающие очищать определенные части тела (Цветкова, 1975) помогать продвижению пищи к ротовому отверстию (Исрапов, 1992), играть роль элементов ловчего аппарата на гнатоподах и антеннах для сбора частиц детрита и взвеси (Bellan-Santini, 1998), функционировать как чувствительные органы (Цветкова, 1975). Дополнительно можно предположить, что щетинки играют роль элементов, смягчающих удар животного об твердые предметы во время шторма. Шипы амфипод прежде всего органы защиты от хищников, но они могут быть и сенсорными органами, поскольку часто на концах они снабжены тонкими волосками. На дистальных концах гнатопод и переопод группы шипов являются дополнительным органом захвата субстрата, действуя вместе с когтем как зажим. Они получили название «запирательных» шипов (Цветкова, 1975). Шипы могут быть и дополнительным элементом «расклинивания» амфипод в щелях под камнями во время шторма. Шипы, как и щетинки, могут участвовать в очищении особи от налета на теле и конечностях (Цветкова, 1975).

Морфологический анализ показал, что различия выростов кутикулы (шипов или щетинок) между *P. foxi* и *P. olivii* охватывают прежде всего эпимеральную и абдоминальную части тела – вооружения наружной поверхности эпимеральных пластинок вблизи их вентрального края, особенно антеровентральной части, дорсальной и субдорсальной частей

уросомальных сегментов, вооружения уропода 3, как наружной, так и внутренней ветвей, а также лопастей тельсона.

Рассмотрим эти различия между *P. foxi* и *P. olivii* с привлечением знаний об функциональных назначениях щетинок и шипов. Анализ выборок взрослых самцов показал стабильное различие в кутикулярных образованиях не только в зависимости от вида, но и районов отбора, что отражает кроме прочего и степень variability этих элементов.

Сегменты уросомы, дорсальные и субдорсальные участки. Сегменты уросомы, дорсальные и субдорсальные участки представлены на рисунке 2.

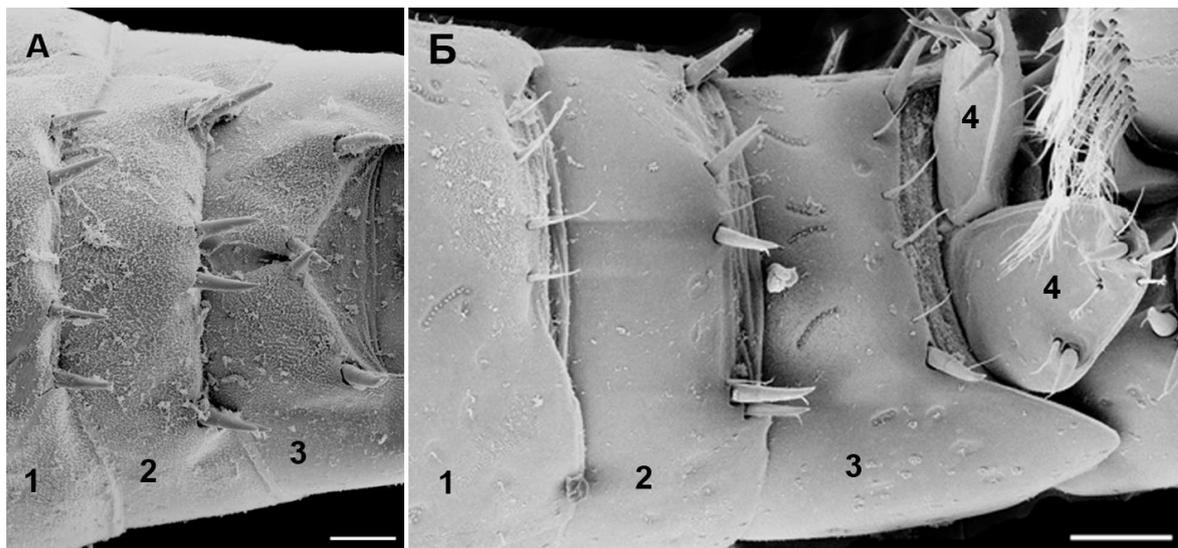


Рис. 2. Внешний вид уросомальных сегментов *Pectenogammarus olivii* (А) и *P. foxi* (Б) (вид сверху)

1 – первый сегмент уросома; 2 – второй сегмент уросома; 3 – третий сегмент уросома; 4 – лопасти тельсона. Масштабная линейка – 0,1 мм.

Кутикулярные выросты дорсальной и субдорсальной частей сегментов уросомы для Gammaridae используются систематиками как важная часть морфологического описания видов или таксонов более высокого ранга (Цветкова, 1975; Грезе, 1977, 1985). Тем не менее, например, формулы числа щетинок и шипов дорсальной и субдорсальной частей уросомальных сегментов уросомы, которые приводились в этих описаниях, касались отдельных экземпляров, по которым они описывались. Однако, анализ этих элементов на данных участках сегментов и даже их тип (щетинки, шипы) у различных особей могут варьировать, что не совпадает с описанием. Представляется крайне важным при описании делать по возможности анализ variability некоторых признаков, которые считаются важными для определения. К сожалению, это не выполняется во многих описаниях, что затрудняет процесс идентификации вида и приводит к появлению множества «видов», которые приходится потом сводить в синонимы.

Анализ двухсот экземпляров *P. olivii* из районов с разными условиями, в двух морях (Азовское море – м. Казантип; Черное море – м. Тарханкут; внешний рейд Севастопольской бухты), показал, что шипы и щетинки в дорсальной и субдорсальной части уросомальных сегментов подвержены variability. Различается как их количество, так и состояние (под последним понимается насколько массивными могут быть шипы и щетинки). Так, около 10 % особей во всех исследованных регионах имели в разной степени утонченные шипы в дорсальном ряду третьего сегмента уросомы, вплоть до замены их щетинками, хотя в описании Грезе (Грезе, 1985) у черноморских особей отмечены только шипы. Исследование кутикулярных образований *P. foxi* (150 экз.) в области дорсальной и субдорсальных участков сегментов уросомы также показало, что наряду с обычно отмечаемыми щетинками для

дорсального и субдорсальных участков первого сегмента уросомы, у некоторых особей встречаются крепкие, развитые шипы. Доля взрослых самцов с шипами на вышеуказанных участках составляет для района Севастополя (пляж вблизи базы Мокроусова) 17 % от всех исследованных особей; района м. Казантип (Азовское море) – 6%; района бухты Пуццолановой (Карадаг, Черное море) – 26 %. При этом наблюдается тенденция увеличения доли особей с шипами на вышеуказанных участках с возрастанием средней длины особей. Так, наименьшая доля (6 %) приходится на м. Казантип, при средней длине особи $6,13 \pm 0,72$ мм (средняя длина \pm стандартное отклонение), среднее значение (17 %) приходится на район базы Мокроусова вблизи Севастополя (средняя длина особи – $8,14 \pm 1,02$ мм), а наибольшее значение (26 %) – на бухту Пуццолановую, Карадаг (средняя длина особи – $11,64 \pm 1,21$ мм). Нет сомнения, что эти признаки контролируются генетически, но проявление шипа или щетинки в данном участке предположительно может иметь и регуляцию со стороны внешней среды – так, можно предположить, что более крупным особям в некоторых случаях нужны и шипы как защитные элементы во время штормов, когда галька движется и может травмировать особь. Не исключено что возможный механизм образования шипов у некоторых особей включается при определенном сочетании влияющих факторов, например, размерного состава фрагментов гальки и песка, в интерстициали которой живут особи *P. foxi*, а также размеры самих особей. Возможно, чем больше размер особи по сравнению с размерами гальки, тем вероятнее опасность гибели от травмирования и тем важнее шипы, снижающие опасность столкновения особей сдвигающейся галькой. Представляется, что по мере роста особи вероятность таких столкновений сдвигающимся субстратом возрастает и включается генетический механизм появления шипов как дополнительных элементов защиты.

Эпимеральные пластинки второго сегмента плеосомы. Эпимеральные пластинки второго сегмента плеосомы представлены на рисунке 3 EP2.

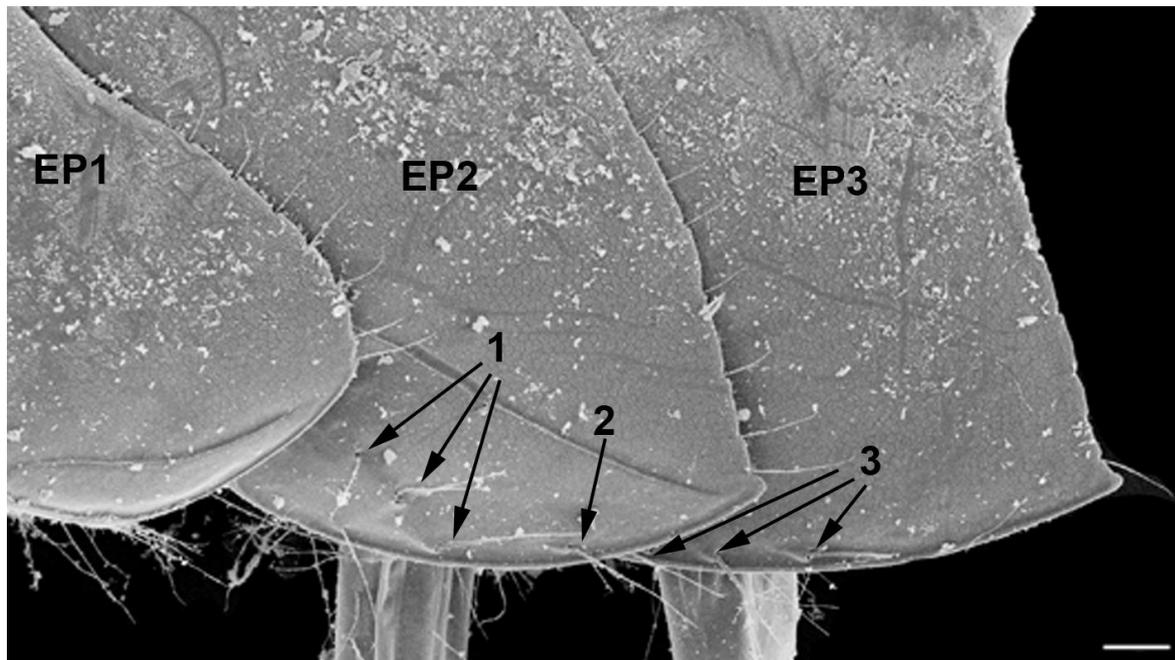


Рис. 3. Эпимеральные пластинки *Pectenogammarus foxi* (вид сбоку)

EP1, EP2, EP3 – эпимеральные пластинки 1, 2 и 3 сегментов эпимерона; 1 – кутикулярные выросты косога ряда второй эпимеральной пластинки; 2 – дополнительные кутикулярные выросты второй эпимеральной пластинки; 3 – кутикулярные выросты третьей эпимеральной пластинки. Масштабная линейка – 0,1 мм.

***Pectenogammarus olivii*.** Эпимеральные пластинки 2-го сегмента плеосомы имеют шипы и щетинки, расположенные в определенных участках наружной поверхности пластинки. Это

участок вблизи антеро-вентрального края пластинки и немного в сторону от него (рис. 3). Обычно шипы и/или щетинки в разном сочетании располагается по косой к вентральному краю. Иногда отмечаются дополнительные шипы или щетинки, расположенные или в стороне от косога ряда, или/и вдоль средней части вентрального края или чуть дальше к его заднему краю (рис. 3). Еще один важный момент – и щетинки и шипы ориентированы по направлению к задней части тела, что может снижать вероятность травмирования базиподита седьмого переопода шипом на эпимеральной пластинке при движении переопода. Расположение косога ряда неслучайно, Ряд расположен вдоль заднего края базиподита седьмого переопода, когда особь подгибает плеон и уросом или седьмой переопод движется назад. Количественный анализ числа шипов и щетинок на эпимеральной пластинке 2 показал следующее: у особей из м. Казантип при средней длине особи $7,14 \pm 0,81$ мм (средняя длина \pm стандартное отклонение), число шипов косога ряда колебалось между их отсутствием и тремя шипами. Такие же пределы были и у щетинок. При этом, с ростом особи число щетинок и шипов увеличивалось. Так при длине особи от 5,10 до 6,25 мм отмечено только 0, 1 или 2 шипа; а в диапазоне длины 6,26–8,8 мм появлялся третий дополнительный шип и/или щетинка. Дополнительно к косогу ряду были отмечены дополнительные шипы и щетинки также от одного до трех, а их количество тоже увеличивалось с возрастанием длины особей аналогично шипам и щетинкам косога ряда. Однако количество данных элементов варьировало, на что указывает их отсутствие у 30 % самых крупных особей.

В районе внешнего рейда Севастопольской бухты при средней длине особи $7,96 \pm 0,92$ мм, как и на м. Казантип, отмечали от 1 до 3 шипов, а число щетинок оказалось меньше – от 0 до 2 практически при той же самой длине особей. Дополнительных шипов и щетинок также оказалось меньше чем на м. Казантип – от 0 до 2. Особи из района Севастополя оказались более шиповатыми относительно м. Казантип в косога ряду и менее вооруженными дополнительными элементами кутикулы.

В районе м. Тарханкут при средней длине особей $6,64 \pm 0,84$ мм диапазоны числа щетинок и шипов практически совпали с таковыми для м. Казантип и так же отличались от диапазонов этих элементов для района внешнего рейда Севастопольской бухты. Наконец, в Севастопольской бухте вблизи р. Черной (район защищен от шторма) при средней длине особей $7,47 \pm 1,28$ мм появляются особи, у которых нет либо шипов, либо щетинок в косога ряду, подобно особям из удаленных районов м. Тарханкут и м. Казантип, что сближает их больше между собой, чем с соседним, близко расположенным районом внешнего рейда Севастопольской бухты. Однако дополнительных элементов (шипов, щетинок) у них меньше, чем у других трех районах исследования, большинство особей их не имеют совсем.

Сам по себе факт подобного варьирования свидетельствует о возможном влиянии внешней среды, что весьма важно как для выживания, так и для эволюции, поскольку допускает выживание особей с тем или иным количеством шипов и щетинок при самых разных воздействиях окружающей среды.

Участок на внешнем рейде Севастопольской бухты расположен в прибойной зоне. Дополнительно к этому данный участок – сложное сочетание камней, валунов и искусственных бетонных конструкций, что, возможно, способствовало (за счет гидродинамики) увеличению числа шипов на поверхности эпимеральных пластинок вторых плеосомальных сегментов. На других участках побережья нет такого сочетания твердых субстратов, как на внешнем рейде Севастопольской бухты: на м. Казантип и м. Тарханкут – это обломки валунов и камни, а внутри Севастопольской бухты субстрат как на двух предыдущих мысах плюс закрытое от штормов место.

Pectenogammarus foxi. Количественный анализ числа шипов и щетинок на эпимеральной пластинке 2 показал следующее: у особей из м. Казантип при средней длине особи $6,11 \pm 0,71$ мм (средняя длина \pm стандартное отклонение), число шипов косога ряда колебалось между их отсутствием и двумя шипами. Число щетинок колебалось в большем диапазоне от 1 до 5. Доля особей с шипами была невелика и составляла 6,25 %. Щетинки косога ряда были отмечены у всех особей. Дополнительно к косогу ряду были отмечены только щетинки,

количество которых колебалось между их отсутствием и двумя щетинками. Щетинки присутствовали у 61 % просмотренных элементов.

В районе Севастополя (база Мокроусова) при средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм шипы были отмечены только на косом ряду в 3 % от числа проанализированных элементов. И их максимальное количество было 2. Число щетинок колебалось в большем диапазоне, чем в районе м. Казантип – от 0 до 8. И присутствовали они у 98 % просмотренных элементов. Дополнительно к косому ряду были отмечены только щетинки, количество которых колебалось между их отсутствием и пятью щетинками. Щетинки присутствовали у 94 % просмотренных элементов.

В районе б. Пуццолановой (Карадаг) при средней длине особи $11,64 \pm 1,21$ мм шипы были отмечены только на косом ряду в 4 % от числа проанализированных элементов, и в случае их присутствия был только 1 шип. Число щетинок колебалось в большем диапазоне, чем в районе м. Казантип, но сопоставимо с районом Севастополя – от 2 до 9. И присутствовали они у всех просмотренных элементов. Дополнительно к косому ряду были отмечены только щетинки, количество которых колебалось между их отсутствием и пятью щетинками. Щетинки присутствовали у 85 % просмотренных элементов.

В результате анализа не выявлено значительных различий в показателях щетинок и шипов. Все они объяснимы различием в размерах особей. По щетинкам более мелкие в среднем особи м. Казантип соответственно имеют меньшее их число. По шипам различия вообще не просматриваются, эти элементы редки у данного вида, а их число на эпимеральных пластинках второго сегмента плеосомы мало.

Эпимеральные пластинки третьего сегмента плеосомы. Эпимеральные пластинки третьего сегмента плеосомы представлены на рисунке 3 EP3. В отличие от эпимеральной пластинки второго сегмента плеосомы, эти эпимеральные пластинки имеют ряды шипов и щетинок только вблизи вентрального края и не отклоняются от него в сторону (рис. 3 EP3). Рассмотрим их в соответствие с районами, где собран материал.

***Pectenogammarus olivi*.** Казантип. Отмечено, что на данном участке эпимеральной пластинки либо шипы, либо щетинки могут отсутствовать вовсе. Количество шипов на одну эпимеральную пластинку колеблется от 1 до 3, щетинок – от 1 до 4. Общее количество выростов кутикулы может достигать до четырех в разном сочетании шипов и щетинок.

Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты, открытое море. Почти все особи на эпимеральных пластинках 3 пары имеют шипы. Из 100 исследованных эпимеральных пластинок только на 2 не было шипов, тогда как в районе м. Казантип таких пластинок было 42 из 100 исследованных. Количество щетинок в районе внешнего рейда Севастопольской бухты было напротив меньше, чем в районе м. Казантип. Если в последнем отмечали 9 эпимеральных пластинок с 4 щетинками из 100 исследованных, то в районе внешнего рейда их не было совсем.

Севастополь, Севастопольская бухта вблизи р. Черная, район, закрытый от шторма. Данные по этому району очень близки к таковым удаленного от него м. Казантип, и весьма далеки от расположенного вблизи внешнего рейда Севастопольской бухты. Так в бухте Севастополя у значительного числа эпимеральных пластинок 3 пары отсутствовали шипы (24 пластинки из 80 исследованных), максимальное количество шипов на одну эпимеральную пластинку не превышало 3, а количество щетинок даже больше, чем у особей из акватории у м. Казантип и доходит до 5 на одну пластинку. Общее количество элементов на одну пластинку доходит до 5 в разном сочетании шипов и щетинок.

Тарханкут. Как и в двух других районах – м. Казантип и Севастопольская бухта, вблизи р. Черной, в районе м. Тарханкут значительная часть эпимеральных пластинок 3-й пары не имеют шипов вовсе (64 из 96 исследованных), а наибольшее количество шипов не превышает 3. Число щетинок на одну эпимеральную пластинку доходит до 4. Все эти особенности существенно отличают м. Тарханкут от района внешнего рейда Севастопольской бухты на открытом побережье. Таким образом из всех районов явно выделяется внешний рейд Севастопольской бухты – открытый штормам участок. Он отличается большим количеством шипов и меньшим – щетинок. Единственное его отличие, возможно влияющее

на элементы морфологии, например, от м. Тарханкут, в сложном сочетании массивных искусственных и естественных субстратов, создающих сложную комбинацию пустот между этими конструкциями. Такая комбинация в сочетании со штормами, вероятно, генерирует множество турбулентных завихрений воды, к которым особям *P. olivii* приходится приспосабливаться. Возможно, шипы помогают как-то расклиниваться особям в щелях и не вымываться потоками воды, что и способствует большей генерации шипов особями.

***Pectenogammarus foxi*.** На наружной поверхности этой пары эпимеральных пластинок вблизи вентрального края есть только щетинки, шипы совершенно отсутствуют.

В районе м. Казантип при средней длине особи $6,11 \pm 0,71$ мм число щетинок колебалось от 2 до 7, составляя в среднем 4 щетинки. В районе Севастополя (база Мокроусова) при средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм число щетинок колебалось от 3 до 8, составляя в среднем 6 щетинок.

В районе б. Пуццолановой (Карадаг) при средней длине особи $11,64 \pm 1,21$ мм число щетинок колебалось от 3 до 9, составляя в среднем 5 щетинок. Таким образом, тенденция увеличения числа щетинок хотя и просматривается, но весьма нечетко учитывая тот момент, что средняя длина особей в исследованных выборках различается почти вдвое (6,11 мм и 11,64 мм), а среднее количество щетинок колеблется в очень узких пределах (4-6 щетинок). Это указывает на необходимость в достаточно большом числе щетинок даже у относительно небольших особей. Возможно, щетинки на данных участках эпимеральных пластинок играют роль помимо других еще и амортизатора, поскольку особи этого вида обитают в регулярнодвигающемся субстрате – песке и гальке, перекатываемыми волнами. В подобной среде важную роль может играть быстрота реакции на изменяющиеся условия и эффективная защита при ударе об движущиеся камни. Важно, что все щетинки направлены больше в сторону уросома и слегка наискось вентрально, что может помочь особям успешнее двигаться вперед, поскольку направленные таким образом щетинки частично препятствуют движению особи назад. Отсутствие шипов может указывать на большую важность для быстрого передвижения особи, чем расклинивание её в щелях, как это имеет место у особей *P. olivii*. Щетинки для расклинивания особи совершенно неэффективны вследствие своей эластичности.

Третья пара уropод, наружная ветвь. Третья пара уropод, наружная ветвь представлена на рисунке 4 NV. Данная пара уropод у обоих видов весьма развита и играет роль рулей при движении особей вследствие специфичности своей формы, выростов кутикулы и подвижности сустава.

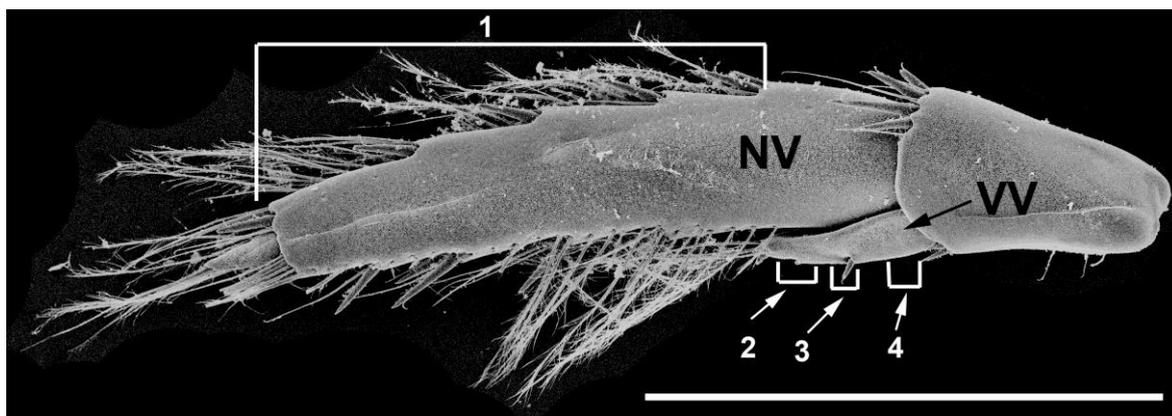


Рис. 4. Внешний вид третьей уropоды *Pectenogammarus foxi* (вид сверху)

NV – наружная ветвь; VV – внутренняя ветвь; 1 – внешний край наружной ветви; 2 – субдистальный участок внутреннего края внутренней ветви; 3 – средний участок внутреннего края внутренней ветви; 4 – проксимальный участок внутреннего края внутренней ветви. Масштабная линейка – 0,1 мм.

Характерным для обоих видов является большее развитие наружной ветви, имеющей форму вытянутой ланцетовидной лопасти, вооруженной по краям как шипами, так и щетинками различного типа – перистыми и простыми. На конце ее имеется маленький второй членик. Наибольшее количество щетинок относится к типу перистых. Возможно, перистые щетинки, как и перья у птиц, играют роль элементов, поддерживающих особь в данном случае в толще воды при ее движении за счет увеличения поверхности сопротивления воде. Чем больше щетинок данного типа, тем больше площадь этой поверхности. Можно предположить, что в пресной воде вооружение такими щетинками должно быть больше, чем в морской, поскольку плотность пресной воды ниже таковой морской. Однако анализ материала показал некоторые особенности, не совпадающие с данной гипотезой. Рассмотрим колебания числа перистых щетинок обоих исследованных видов, взяв за образец наружный край первого членика наружной ветви, поскольку вооружение наружного и внутреннего краев этой ветви весьма близки.

Pectenogammarus olivii. Отметим, что средняя длина особей с учетом стандартного отклонения не отличается значимо между всеми районами исследования. Для м. Казантип она составила $8,10 \pm 1,42$ мм (средняя длина \pm стандартное отклонение); для внешнего рейда Севастопольской бухты – $7,64 \pm 0,73$ мм, для м. Тарханкут – $6,47 \pm 0,71$ мм, для Севастопольской бухты вблизи р. Черной – $7,48 \pm 1,37$ мм.

Казантип. Число перистых щетинок на наружном крае наружной ветви колебалось от 17 до 33, составляя в среднем 27 ± 4 . Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты открытое море, сложная комбинация субстратов (навалы бетонных конструкций и естественных твердых субстратов). Количество перистых щетинок колебалось от 2 до 16, составляя в среднем 5 ± 3 . Севастопольская бухта вблизи реки Черной. Число перистых щетинок на данном крае наружной ветви колебалось от 6 до 31, составляя в среднем 18 ± 6 .

Тарханкут. Число перистых щетинок на данном крае наружной ветви колебалось от 5 до 28, составляя в среднем 19 ± 4 .

Из полученных результатов следует, что не расстояние между районами играют роль, а особенности конкретных условий в данных районах. Именно особенности условий возможно запускают генетически детерминированные механизмы появления того или иного числа щетинок в наружном крае наружной ветви третьего уropода. Так, число перистых щетинок в двух близко расположенных районах Севастополя (бухта и открытый берег) различается больше, чем между Севастопольской бухтой и участком м. Казантип, расположенным в Азовском море. А участок м. Тарханкут, расположенный на открытом морю западном берегу Крыма, имеет параметры числа щетинок такие же, как и внутри Севастопольской бухты на участке, защищенном от прибоя. Наиболее всего отличается участок внешнего рейда Севастопольской бухты. Кроме того, что он находится в зоне открытого моря и подвержен прибюю, его особенность в сложной комбинации крупных бетонных элементов и естественного твердого субстрата, прежде всего валунов и камней. Возможно, именно размерный состав и специфика комбинации твердых субстратов влияет на набор микроусловий (щелей, углублений) и гидродинамику в них, а через эти параметры на необходимость появления того или иного числа перистых щетинок на данном участке наружной ветви третьей уropоды.

Pectenogammarus foxi. Все особи, собранные с трех районов побережья Крыма, обитали в сходных условиях, скопления гальки и песка в зоне заплеска пляжей. Все районы расположены на открытом море. Типы кутикулярных выростов (щетинки разного типа, шипы) наружного края наружной ветви третьей уropоды такие же, как и у *P. olivii*. М. Казантип. При средней длине особи $6,11 \pm 0,71$ мм число перистых щетинок колебалось от 7 до 16, составляя в среднем 11 ± 3 .

В районе Севастополя (пляж базы Мокроусова) при средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм число перистых щетинок колебалось от 9 до 20, составляя в среднем 13 ± 3 .

В районе б. Пуццолановой (Карадаг) при средней длине особи $11,64 \pm 1,21$ мм число перистых щетинок колебалось от 14 до 43, составляя в среднем 27 ± 8 .

Таким образом очевидно увеличение числа щетинок с ростом особей, что можно объяснить с функциональной точки зрения (большой размер особи требует большего числа щетинок для ее поддержания в воде). Вероятно вследствие сходства самой среды обитания во всех районах, где отбирали особи (галька и песок в зоне заплеска на открытых прибою участках), влияние среды на данный элемент морфологии явно не проявляется.

Третья пара уropод, внутренняя ветвь (рис. 4 VV). В отличие от наружной ветви у данных видов внутренняя ветвь намного меньше, чешуевидной формы и вооружена значительно слабее. Однако, эта ветвь может играть роль небольших рулей при поворотах особей. Наблюдается значительное разнообразие выростов кутикулы подобно таковому наружной ветви (шпы, щетинки простые и перистые). Выросты расположены в определенных участках внутреннего края этой ветви, что позволяет разделить край на участки. Концевые дистальные участки не рассматривались, поскольку они достаточно стабильны. Анализу были подвергнуты субдистальные участки внутреннего края (рис. 4 1), средняя часть края (рис. 4 2), а также проксимальные участки (рис. 4 3). Следует сразу отметить, что у некоторых особей на любом из этих участков отсутствовали выросты кутикулы, что может указывать на большое разнообразие условий, по всей вероятности, так или иначе запускающих генетически детерминированный механизм появления (или не появления) тех или иных кутикулярных выростов. Рассмотрим их.

Pectenogammarus olivii

Поскольку средняя длина особей, собранных со всех районов исследований, значимо не отличается, при анализе длина не будет учитываться.

Субдистальный участок внутреннего края внутренней ветви уropода 3. Во всех районах отмечены только перистые щетинки.

Казантип. Щетинки отмечены у 66 % от всех исследованных внутренних ветвей. Количество щетинок на 1 ветвь в случае их наличия колебалась от 1 до 3.

Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты открытое море. Отмечены щетинки только у 8 % особей, подавляющее число ветвей в данном участке не имело щетинок. Количество щетинок в случае их наличия не превышало одной.

Севастопольская бухта вблизи реки Черной. Подавляющее большинство проанализированных ветвей (88 %) имели щетинки в этой части. В случае их наличия их количество колебалось от 1 до 4.

Тарханкут. Большинство проанализированных ветвей имели в данной части щетинки (62 %). В случае наличия щетинок их количество колебалось от 1 до 3. Формирование только перистых щетинок свидетельствует о вполне конкретной функциональной нагрузке данного участка ветви. Скорее всего, это поддержание особи в воде.

Обращает внимание один момент, как и на наружной ветви, на данном участке внутренней ветви резко снижается количество перистых щетинок в районе внешнего рейда Севастопольской бухты – открытого района со сложной комбинацией массивных искусственных и естественных твердых субстратов. Возможная причина рассматривалась выше.

Средний участок внутреннего края, внутренней ветви третьего уropода.

Казантип. Отмечено два типа кутикулярных выростов – перистые щетинки и шпы. Более половины проанализированных ветвей имели шпы (56 % ветвей, по 1 шпю на ветвь). Ветвей с перистыми щетинками было намного меньше (4 % ветвей, по 1-й щетинке на ветвь).

Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты открытое море. Отмечены только шпы, но зарегистрированы они у подавляющего большинства исследованных ветвей (82 % ветвей, по 1 шпю на ветвь).

Севастопольская бухта вблизи реки Черной. Отмечены три типа выростов кутикулы – перистые щетинки, простые щетинки и шпы. Подавляющее большинство исследованных ветвей имели шпы в этой части ветки (82 % ветвей, по 1 шпю на ветвь). Перистые щетинки отмечались реже, они зарегистрированы у 62 % ветвей (по 1-й или 2-м щетинкам на ветвь). Наконец, простые щетинки отмечались намного реже, только у 8 % просмотренных ветвей (1 щетинка на ветвь). М. Тарханкут. Зарегистрировано два типа кутикулярных выростов –

перистые щетинки и шипы. Шипы отмечены у большинства проанализированных ветвей (74 % ветвей, по 1 шипу на ветвь). Перистые щетинки отмечались намного реже (8 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь).

Обращает внимание два момента. Первый – снижение разнообразия кутикулярных выростов до одного типа – шипов в районе внешнего рейда Севастопольской бухты. Возможные причины рассмотрены выше. Второй – увеличение разнообразия типов кутикулярных выростов в районе Севастопольской бухты, защищенной от прибоя, что возможно объяснить, в том числе, и необходимостью большего поддержания тела этих амфипод при ослаблении турбулентности как правило вызываемой штормами.

Проксимальный участок внутреннего края, внутренней ветви третьего уропода.

Казантип. На данном участке ветви отмечены только простые щетинки у подавляющего большинства проанализированных ветвей (82 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь).

Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты открытое море. Отмечены только простые щетинки у большинства исследованных ветвей (62 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь).

Севастопольская бухта вблизи реки Черной. Отмечены два типа выростов кутикулы – перистые и простые щетинки. Простые щетинки зарегистрированы у подавляющего большинства исследованных ветвей (98 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь). Перистые щетинки регистрировались намного реже (14 % ветвей, по 1 или 2 щетинкам на ветвь).

Тарханкут. Зарегистрированы только простые щетинки у большинства проанализированных ветвей (78 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь).

Как и в случае со средней частью внутреннего края внутренней ветви на данном участке отмечается те же два момента проанализированные выше.

***Pectenogammarus foxi*.** Субдистальный участок внутреннего края, внутренней ветви третьего уропода.

Казантип при средней длине особей $6,13 \pm 0,72$ мм отмечали единичные случаи (4 % исследованных ветвей) появления только перистых щетинок.

Севастополь (пляж базы Мокроусова) при средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм отмечали перистые щетинки (4 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь), и шипы (2 % ветвей, по 1 шипу на ветвь).

Карадаг, б. Пуццолановая при средней длине особей $11,64 \pm 1,21$ мм чаще отмечали перистые щетинки (40 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь), шипы (16 % ветвей, по 1 шипу на ветвь) и простые щетинки (12 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь). Таким образом, с ростом особей увеличивается не только количество кутикулярных выростов, но разнообразие их типов. Объяснить подобную тенденцию только потребностями эффективно маневрировать в воде было бы неверно. Вероятно назначение этих кутикулярных элементов более полифункционально.

Средний участок внутреннего края, внутренней ветви третьего уропода.

Казантип при средней длине особей $6,13 \pm 0,72$ мм чаще отмечали шипы (66 % ветвей, по 1 или 2 шипам на ветвь), чем перистые щетинки (2 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь).

Севастополь (пляж базы Мокроусова) при средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм у большинства ветвей были шипы (84 % ветвей, по 1 или 2 шипам на ветвь), существенно реже перистые щетинки (5 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь).

Карадаг, б. Пуццолановая при средней длине особей $11,64 \pm 1,21$ мм почти все ветви были с шипами (92 % ветвей, по 1 или 2 шипам на ветвь), и изредка с перистыми щетинками (4 % ветвей, по 1 или 2 щетинкам на ветвь). Обращает внимание разный характер изменения числа шипов и щетинок при увеличении длины особей. Если число случаев с шипами с ростом особи последовательно увеличивается, то число случаев появления щетинок почти не изменяется. Это может указывать на разное функциональное назначение шипов и щетинок на данном участке ветви уропода.

Проксимальный участок внутреннего края, внутренней ветви третьего уропода.

Казантип при средней длине особей $6,13 \pm 0,72$ мм отмечали перистые щетинки (66 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь). Севастополь (пляж базы Мокроусова) при средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм отмечали перистые щетинки (54 % ветвей, по 1 или 2 щетинкам на ветвь).

Карадаг, б. Пущолановая при средней длине особей $11,64 \pm 1,21$ мм отмечали как перистые щетинки (42 % ветвей, по 1 щетинке на ветвь), так и изредка шипы (6 % ветвей, по 1 шипу на ветвь). Таким образом, на данном участке подобно субдистальному участку с ростом особей возрастает как частота появления кутикулярных выростов, так и их разнообразие, что может указывать на разную функциональную нагрузку тех или иных типов выростов кутикулы.

Тельсон. Как и в случае анализа внутреннего края внутренней ветви, возможно проанализировать разные участки наружного края вследствие постоянного расположения кутикулярных выростов вдоль края (рис. 5).

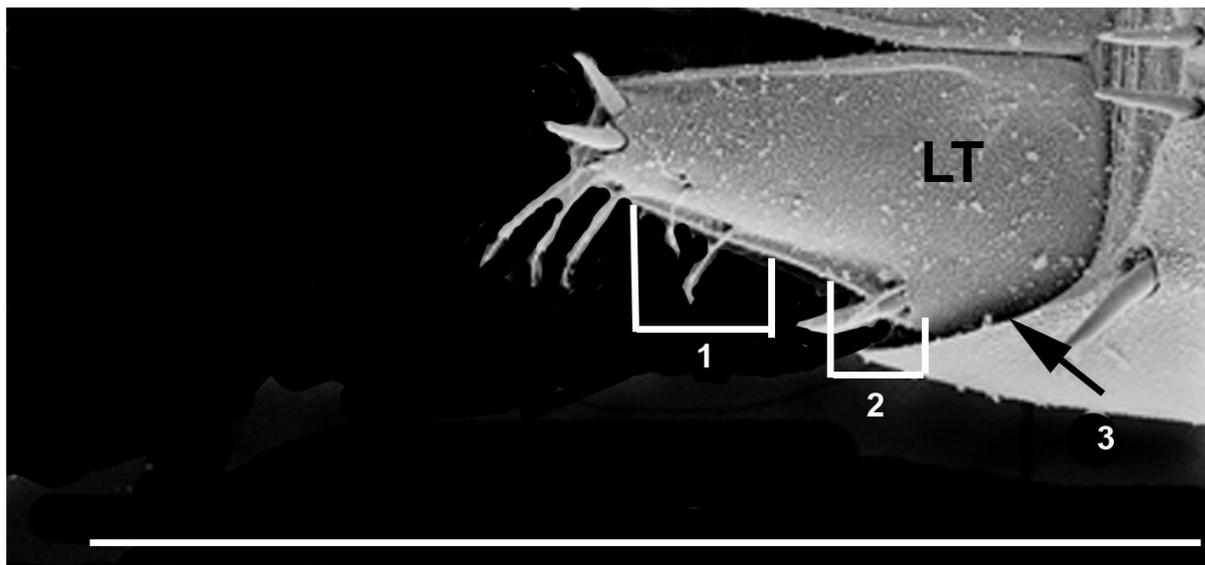


Рис. 5. Лопасть тельсона

LT – лопасть тельсона; 1 – субдистальный участок наружного края лопасти; 2 – средний участок наружного края лопасти; 3 – проксимальный участок наружного края лопасти. Масштабная линейка – 0,1 мм.

Pectenogammarus olivii. Поскольку средняя длина особей, собранных со всех районов исследований, значительно не отличается, анализ данного параметра будет проводиться без учета этой длины.

Субдистальный участок. Во всех районах исследования отмечен только один тип щетинок – простые.

Казантип. Почти все исследованные лопасти тельсона имели щетинки (98 % лопастей) на этом участке.

Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты открытое море. Почти все исследованные лопасти тельсона имели щетинки (96 % лопастей, 1 или 2 щетинки на лопасть).

Севастопольская бухта вблизи реки Черной. Почти все исследованные лопасти тельсона были с щетинками (99 % лопастей, 1, 2 или 3 щетинки на лопасть).

Тарханкут. Почти все лопасти были с щетинками (96 % лопастей, 1 или 2 щетинки на лопасть).

Таким образом, данный участок тельсона характеризуется стабильным типом кутикулярных выростов, которые присутствуют почти у всех исследованных лопастей из всех районов исследования. Вероятно, подобный элемент на данном участке тельсона весьма важен, и выполняет какую-то определенную функцию для выживания особи.

Средний участок наружного края лопастей тельсона. Во всех районах исследования на этом участке отмечены два типа кутикулярных выростов – простые щетинки и шипы.

Казантип. Почти все исследованные лопасти тельсона имели шипы (93 % лопастей, 1 или 2 щетинки на лопасть). Простые щетинки отмечены реже, (26 % лопастей, 1 или 2 щетинки на лопасть).

Севастополь, внешний рейд Севастопольской бухты открытое море. Большинство лопастей имели шипы (85 % лопастей, 1 шип на лопасть). Щетинки отмечали реже (16 % лопастей, 1 щетинка на лопасть).

Севастопольская бухта вблизи реки Черной. Все исследованные лопасти имели шипы, (1 или 2 шипа на лопасть). Щетинки отмечены у 37 % лопастей (1 щетинка на лопасть).

Тарханкут. Зарегистрировано наличие шипов почти у всех исследованных лопастей (92 %, 1 или 2 шипа на лопасть). Щетинки отмечены у 19 % лопастей, (1 щетинка на лопасть).

Таким образом, подобно субдистальному участку, на среднем участке также наблюдается стабильный набор типов кутикулярных выростов, один из которых (простые щетинки) во всех районах исследования регистрировался намного реже. Это может свидетельствовать о вполне определенной функции кутикулярных выростов, независимо от района исследования.

Проксимальный участок наружного края лопастей тельсона в отличие от других участков имеет только простые щетинки и только в районе Севастополя, на внешнем рейде Севастопольской бухты. Число лопастей тельсона, с данной щетинкой на этом участке мало (9 % лопастей). Функциональное назначение данного элемента кутикулы неясно, возможно оно как-то связано с особенностями гидродинамики в случае наличия сложной комбинации массивных твердых субстратов искусственного и естественного происхождения.

Pectenogammarus foxi. Субдистальный участок наружного края лопастей тельсона вооружен только простыми щетинками во всех районах исследования.

Казантип, при средней длине особей $6,13 \pm 0,72$ мм щетинки отмечали у большинства лопастей (69 % лопастей, от 1 до 3 щетинок на лопасть).

Севастополь (пляж базы Мокроусова) при средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм щетинки отмечали на всех лопастях (1–4 щетинки на лопасть).

Карадаг, б. Пуццолановая при средней длине особей $11,64 \pm 1,21$ мм щетинки отмечали часто (96 % лопастей, 1–4 щетинки на лопасть).

Таким образом, данный тип кутикулярных выростов стабилен во всех районах исследования, присутствует у подавляющего большинства особей и незначительно количественно возрастает с увеличением длины особей. Это свидетельствует, возможно, о вполне определенной функциональной роли данных щетинок в жизнедеятельности особей данного вида.

Средний участок наружного края тельсона вооружен простыми щетинками и шипами во всех районах исследования. Единичный случай наличия перистой щетинки отмечен в районе Карадага, б. Пуццолановой.

Казантип. При средней длине особей $6,13 \pm 0,72$ мм простые щетинки отмечали в большинстве лопастей (80 % лопастей, 1–3 щетинки на лопасть). Шипы отмечены в большинстве лопастей (86 % лопастей, 1 шип на лопасть).

Севастополь (пляж базы Мокроусова). При средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм простые щетинки отмечали в большинстве лопастей (94 % лопастей, 1–3 щетинки на лопасть). Шипы отмечали практически во всех лопастях (99 % лопастей, 1 или реже 2 шипа на лопасть).

Карадаг, б. Пуццолановая. При средней длине особей $11,64 \pm 1,21$ мм, щетинки отмечали в большинстве лопастей (92 % лопастей, 1–3 щетинки на лопасть). Шипы отмечали в большинстве лопастей (97 % лопастей, 1 или 2 шипа на лопасть).

Таким образом, варианты типов кутикулярных выростов вне зависимости от района исследования оставался стабильным и сохранялся также диапазон числа элементов, что может указывать на вполне определенную функциональную роль этого участка для выживания.

Проксимальный участок наружного края тельсона вооружен простыми щетинками во всех районах исследования, а шипы не были отмечены только в б. Пуццолановой.

Казантип. При средней длине особей $6,13 \pm 0,72$ мм простые щетинки отмечали у меньшего числа лопастей (16 % лопастей, 1 или 2 щетинки на лопасть). Шипы также отмечены реже (16 % лопастей, 1 шип на лопасть).

Севастополь (пляж базы Мокроусова). При средней длине особей $8,14 \pm 1,02$ мм простые щетинки отмечали редко (6 % лопастей, 1 или 2 щетинки на лопасть). Шипы отмечались редко (4 % лопастей, 1 шип на лопасть).

Карадаг, б. Пуццолановая. При средней длине особей $11,64 \pm 1,21$ мм щетинку отметили в единственном случае. Шипы отсутствовали.

Таким образом, как и на других участках, типы кутикулярных выростов были те же за исключением особей из б. Пуццолановой у которых отсутствовали шипы. Однако все выросты кутикулы в этой части лопастей тельсона были отмечены у небольшого числа особей, что может указывать на рудиментарный характер данных образований, возможно развитый у предковых форм.

ВЫВОДЫ

1. Особи *P. olivii*, населяющие заплеск открытого побережья с сочетанием массивных искусственных и естественных субстратов (бетонных конструкций, валунов, камней) имеют менее вооруженные перистыми щетинками ветви третьей уropоды, а эпимеральные пластинки больше вооружены шипами, чем у особей из других районов с другим сочетанием элементов субстрата.

2. Эпимеральные пластинки третьей пары у вида, предпочитающего галечно-песчаный пляж (*P. foxi*) вооружены только щетинками, тогда как у вида предпочитающего каменисто-валунный пляж (*P. olivii*) на данном элементе тела наблюдаются также и шипы.

3. Субдорсальные и дорсальные участки первого уросомального сегмента у вида, предпочитающего галечно-песчаный пляж (*P. foxi*) преимущественно вооружены щетинками, и лишь изредка шипами, тогда как у вида, предпочитающего каменисто-валунный пляж (*P. olivii*), на данном элементе тела наблюдаются шипы.

4. Дорсальные участки третьего уросомального сегмента у вида, предпочитающего каменисто-валунный пляж (*P. olivii*) преимущественно вооружены массивными шипами, изредка щетинками или тонкими шипами, тогда как у вида *P. foxi* на данном участке тела отмечаются щетинки.

5. У вида *P. olivii* на субдистальном участке внутреннего края внутренней ветви уropода 3 отмечены только перистые щетинки независимо от района исследования,

6. У вида *P. foxi* на субдистальном участке внутреннего края внутренней ветви третьего уropода с увеличением размера особи увеличивается не только количество кутикулярных выростов, но разнообразие их типов.

Исследование выполнено в рамках темы госзадания. «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1).

Список литературы

- Василенко С. В. Капреллиды (морские козочки) морей СССР и сопредельных вод. – Л.: Наука, 1974. – 287 с.
- Гресе И. И. Амфиподы Чёрного моря и их биология. – Киев.: Наук. думка, 1977. – 154 с.
- Гресе И. И. Фауна Украины. Высшие ракообразные. Амфиподы. – Киев.: Наук. думка, 1985. – Т. 26, вып. 5. – 172 с.
- Гринцов В. А. Амфиподы Черного моря: иллюстрированный атлас-определитель. – Севастополь: ФИЦ ИНБИОМ, 2022. – 476 с.
- Гурьянова Е. Ф. Амфиподы морей СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 1029 с.
- Исрапов И. Экологическая структура таксоцена амфипод Каспийского моря: автореф. дис. ... докт. биол. наук: спец. 03.00.18 Гидробиология. – М.: ИО РАН, 1992. – 50 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Гресе И. И., Василенко С. В. Отряд амфиподы или разноногие. Amphipoda // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Т. 2. – Киев: Наук. думка, 1969. – С. 440–494.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. – М-Л.: Изд-во. АН СССР, 1949. – Т. 5. – 536 с.

Цветкова Н. Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод. – Л.: Наука, 1975. – 256 с.

Barnard J. L., Karaman G. S. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids) // Records of the Australian Museum. – 1991. – Suppl. 13 (Parts 1-2). – P. 866.

Bellan-Santini D. Ecology // The Amphipoda of the Mediterranean / [Ed. S. Ruffo]. – Monaco.: Musée océanographique, 1998. – Pt. 4. – P. 869–895. (Mémoires de l'Institut océanographique; vol. 13).

Bousfield E., Hendrycks E. The talitroidean amphipod family Hyalidae revised, with emphasis on the North Pacific fauna: systematics and distributional ecology // Amphipacifica. – 2002. – Vol. 3 (3). – P. 17–134.

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

Holmquist J. The Functional Morphology of Gnathopods: Importance in Grooming, and Variation with Regard to Habitat, in Talitroidean Amphipods // Journal of Crustacean Biology. – 1982. – Vol. 2, N 2. – P. 159–179.

Mayer G., Maier G., Mass A., Waloszek D. Mouthpart Morphology of *Gammarus roeselii* Compared to a Successful Invader, *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda) // Journal of Crustacean Biology. – 2009. – Vol. 29 (2). – P. 161–174.

Moore P. A functional interpretation of coxal morphology in *Epimeria cornigera* (Crustacea: Amphipoda: Paramphithoidae) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2009. – Vol. 61, iss. 3. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0025315400048189>

Pavesi L., Olesen J. Functional morphology and environmental adaptations of mouthparts in the driftwood amphipod *Macarorchestia remyi* (Schellenberg, 1950), and a comparison with the sandhopper *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) (Amphipoda: Talitridae) // Journal of Crustacean Biology. – 2017. – Vol. 37 (1). – P. 37–44. DOI: 10.1093/jcabi/ruw006

Watling L. Functional morphology of the amphipod mandible // Journal of Natural History. – 1993. – Vol. 27, iss. 4. – P. 837–849.

Grintsov V.A. Clarification of Morphology and Ecology of Two Species of the Genus *Pectenogammarus* Reid, 1940 (Gammaridae, Amphipoda) from the Black and Azov Seas (Crimea) // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 124–139.

The researchers studied the morphology and ecology of two species from the genus *Pectenogammarus* – *Pectenogammarus olivii* (H.Milne Edwards, 1830) and *Pectenogammarus foxi* (Schellenberg, 1928) from the Black and Azov Seas coasts of Crimea. It is found that the species *P. foxi* prefers pebble-sandy beaches, and the species *P. olivii* prefers rocky and rocky-boulder beaches. Morphological analysis of *P. foxi* and *P. olivii* shows that the differences in spines or setae between these species relate primarily to the epimeral and abdominal parts of the body. The nature of the location, the number of spines, the type (simple, plumose), and the number of setae on the epimeral plates of the second and third epimeron segments, the dorsal and subdorsal sections of the urosome, the outer edge of the outer ramus of the uropod 3, the inner edge of the inner ramus of the uropod 3, the outer edge of the lobes of the telson are analyzed. The features of the location, number, and type of setae and spines of the *P. foxi* species, which prefers a splash zone of beaches with regularly moving pebbles and sand, are the following: 1) the third epimeral plate is armed only with setae; 2) on the subdistal section of the inner edge of the inner ramus of the uropod 3, with an increase in the size of the individual, not only the number of spines and setae increases, but also the variety of their types. It indicates an increase in the polyfunctionality of this section as an individual grows; 3) on the subdorsal and dorsal sections of the first segment of the urosome, mainly setae are observed, and only occasionally spines (no more than 26 % of individuals). The features of the location and type of setae, and spines of the species of *P. olivii*, which prefers clusters of stones, boulders and other massive solid substrates in a splash zone are as follows: 1) the third epimeral plate is equipped not only with setae, but also with strong spines; 2) on the subdistal section of the inner edge of the inner ramus of uropods 3, only plumose setae are present, regardless of the study area; 3) on the subdorsal and dorsal sections of the first urosomal segment, only spikes are observed. It is revealed that the *P. olivii* species, inhabiting a complex environment comprising both massive artificial (concrete structures) and natural (boulders, stones) substrates in a surf-exposed coastal area, exhibits a reduction in the number of feathery setae on the outer edge of the outer ramus of the uropod 3, as well as on the inner edge of the inner ramus of the uropod 3. It is assumed that all the identified differences are related to the mobility of the substrates and hydrodynamic conditions in these complex habitats.

Key words: Amphipoda, *Pectenogammarus*, ecology, functional morphology, Black Sea, the Sea of Azov.

Поступила в редакцию 04.05.24

Принята к печати 17.06.24

УДК 634.13: 631.652.32

DOI: 10.29039/2413-1733-2024-38-140-149

Биоресурсная коллекция груши (*Pyrus L.*) Майкопской опытной станции ВИР: история формирования и использование в селекции

Шаповалов М. И.^{1,3}, Бандурко И. А.², Черчесова С. К.³

¹ Адыгейский государственный университет
Майкоп, Республика Адыгея, Россия
sharmaksim2017@yandex.ru

² Майкопский государственный технологический университет,
Майкоп, Республика Адыгея, Россия
55irina@bk.ru

³ Северо-Осетинский государственный университет имени К. Л. Хетагурова
Владикавказ, Республика Северная Осетия – Алания, Россия
cherchesova@yandex.ru

В статье рассматривается история формирования коллекции плодовых культур и ее составной части – коллекции груши (*Pyrus L.*), сохраняемой на базе Майкопской опытной станции ФИЦ Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова. Биоресурсная коллекция груши была заложена в 1930 году по инициативе академика Н. И. Вавилова, является одной старейших и крупных в Российской Федерации. В настоящее время коллекция включает 1123 образца, в том числе 875 сортов, 33 гибрида, 30 видов, 215 видообразцов и форм, зарегистрированных в постоянном каталоге ВИР. С привлечением образцов коллекции на базе МОС ВИР выведено более 80 новых перспективных форм и сортов груши, обладающих рядом хозяйственно ценных признаков. В результате многолетнего углубленного биолого-хозяйственного изучения генофонда груши на базе МОС ВИР, были выделены сорта – источники и доноры хозяйственно ценных признаков по приоритетным направлениям селекции (ограниченный объем кроны, скороплодность, позднее цветение, устойчивость высокие товарные и вкусовые качества, увеличенная масса плодов, яркая покровная окраска плодов, зимостойкость, сорта с признаками партенокарпии).

Ключевые слова: биологические ресурсы, груша, *Pyrus*, сорт, селекция плодовых, Майкопская опытная станция.

ВВЕДЕНИЕ

Майкопская селекционная станция (сейчас Майкопская опытная станция ВИР – МОС ВИР) основана в 1930 году известным ученым-генетиком, ботаником и селекционером, академиком Н. И. Вавиловым. Почвенно-климатические условия района расположения станции очень благоприятны для роста и развития самых разнообразных сельскохозяйственных культур, здесь в изобилии произрастают дикие сородичи многих плодовых растений (яблоня, груша, слива, алыча, терн).

Уже изначально Н. И. Вавилов возлагал большие надежды на Майкопскую опытную станцию ВИР и через несколько лет после ее организации, в работе «Перспективы Майкопской селекционной станции» (1933) писал: «Мы не сомневаемся в том, что через 2–3 года, когда будут плодоносить заложенные здесь огромные сады, питомники диких и культурных сортов плодовых, собранные в тысячах образцов, когда мы освоим огромные дикие плодовые ресурсы, которые покрывают холмы и горы около Майкопской станции, сюда будут приезжать пловооды со всего мира, чтобы здесь на месте изучать основы плововодства, видеть его эволюцию». «Здесь родина европейского плововодства...».

Майкопская опытная станция ВИР оправдала надежды Н. И. Вавилова и внесла значительный вклад в развитие сельского хозяйства России. В 2020 году станция отпраздновала свой 90-летний юбилей.

Целью работы является обзор исследований по формированию мировой биоресурсной коллекции груши на базе МОС ВИР, ее изучению, выявлению источников и доноров хозяйственно-ценных признаков (ограниченный объем кроны, скороплодность, позднее цветение, устойчивость высокие товарные и вкусовые качества, увеличенная масса плодов, яркая покровная окраска плодов, зимостойкость, устойчивость к болезням, сорта с признаками партенокарпии), а также использованию в селекционном процессе.

ОБЪЕКТ, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования является – коллекция генетических ресурсов рода *Pyrus L.* сосредоточенная на МОС ВИР. Коллекционные участки плодовых расположены в предгорной зоне Республика Адыгея в долине реки Белой, в бассейне реки Шунтук (19 км к югу от города Майкопа). Естественная растительность данного места бога и разнообразна. Особо следует отметить большие заросли диких плодовых – яблони, груши, алычи, терна и других, образующих нередко огромные массивы. Обилие диких плодовых, достаточное количество осадков и теплый климат определили основное направление работы станции – работа с плодово-ягодными, орехоплодными и овощными культурами, кормовыми травами.

Район расположения МОС ВИР отличается благоприятными почвенно-климатическими условия для роста и развития плодовых культур: среднегодовая температура воздуха составляет +10,4 °С; зима начинается обычно в конце ноября с понижением температуры до –5 °С, продолжительность безморозного периода составляет 180–200 дней. Увлажнение достаточное, отмечено выпадение 820–850 мм (иногда до 1000 мм) осадков в год, но распределение их неравномерное, более 60 % выпадает в течение вегетационного периода (март – сентябрь) (Пустовалова, 1967; Степанова, Игнатенко, 1981).

Изучение коллекции груши проводилось согласно методическим указаниям: Программа и методика изучения сортов коллекции плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда (1970); Изучение коллекции семечковых культур и выявление сортов интенсивного типа (1986); Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур (1995) и другие. Изучены архивные материалы, сохраняемые на Майкопской опытной станции ВИР (ежегодные отчеты, рукописи отдела плодоводства, материалы библиотеки).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование коллекции плодовых культур. С первых лет организации Майкопской станции важным аспектом ее работы стало функционирование плодового питомника, концентрирующего в себе огромное разнообразие видов и сортов. По поручению Н. И. Вавилова, ответственным исполнителем по формированию коллекции плодовых культур стал старший специалист отдела плодовых культур ВИРа – Г. А. Рубцов. В 1926–1929 годах он провел большую работу по выявлению и регистрации сортов груши, имеющихся в отечественных научных и садоводческих хозяйствах. В 1929–1930 годах отдельные образцы были закреплены в питомнике Отрады Кубанской (в дальнейшем стала называться Кубанская опытная станция ВИР), а в 1930–1937 годах, высажены в коллекционные сады Майкопской селекционной станции ВИР. Большая часть старых сортов была получена из коллекции плодовых Л. П. Симиренко (помологический питомник Млиевской опытной станции), из Никитского Ботанического сада, экспериментального хозяйства «Красный пахарь», питомника И. В. Мичурина и других учреждений.

Значительное количество местных сортов и основные местные дикие виды получены от экспедиционных обследований Г. А. Рубцова в Крыму, в Закавказье и Средней Азии в 1936–1940 годах. В 1929 году Е. Н. Синская привезла из Японии (Ботанический сад университета г. Киото) черенки восточных видов груши. Они были закреплены на Сухумской опытной станции ВИР, затем в 1937 году перенесены на Майкопскую опытную станцию. Значительное количество сортов груши поступило из Европы и США, в результате интродукции и во время

зарубежных поездок таких сотрудников ВИР как В. В. Пашкевич, Н. В. Ковалев и Ф. Д. Лихонос в период 1933–1939 годов.

В предвоенные годы коллекция груши насчитывала 20 видов и 630 сортов. Лучшие сорта, такие как Бере Жиффар, Любимица Клаппа, Вильямс, Бон-Луиз Авранш, Бере Боск, Бере Арданпон, Кюре активно размножались в питомнике станции и позже были районированы в регионах Северного Кавказа.

Первоначально коллекция плодовых была распределена по отдельным разнородным участкам на обширной территории станции, в том числе с очень крутыми склонами (так как станция расположена в предгорном районе), что затрудняло проведение сравнительной оценки различных сортов. В 1958 году по решению ВАСХНИЛ были начаты работы по реконструкции и расширению коллекционных насаждений плодовых культур станции. Перенос всех коллекций на новое место, включая и грушу, был завершен в 1965 году. Новый участок представлял собой плато, окруженное лесом, на высоте 500 м над уровнем моря.

В 50–70-е годы в коллекцию МОС ВИР поступило много новых и местных сортов груши из Англии, Франции, Италии, США, Китая, Японии и Передней Азии. Были привлечены и наиболее ценные новые отечественные сорта, выведенные в южной зоне плодового хозяйства. В результате обширных экспедиционных исследований А. С. Туза (1969–1973 гг.) собраны образцы аборигенных видов груши на Кавказе и в Крыму.

Количественный и качественный состав коллекции груши МОС ВИР за период ее существования постоянно изменялся. Ежегодно поступали новые образцы, а некоторые исключались из ее состава в результате апробации.

Современный состав коллекции груши. В 2000–2006 годы на Майкопской опытной станции ВИР были заложены новые коллекционные сады груши, яблони, сливы на участке площадью 14,3 га. В настоящее время коллекция груши МОС ВИР включает 1123 образца, в том числе, 875 сортов, 33 гибрида, 215 видообразцов и форм, зарегистрированных в постоянном каталоге ВИР (рис. 1). В коллекционных насаждениях представлено 30 видов груши из основных генцентров происхождения. Состав сортовой коллекции представлен на рисунке, из которой следует, что в коллекции преобладают сорта Западной Европы и Кавказа.

Около 60 % общего сортимента груши поступило в коллекцию до 1945 года. По срокам созревания преобладают осенние сорта (более 60 %), летних сортов 21 % и зимних 18 %. В настоящее время в коллекции сохраняется более 140 сортов народной селекции Кавказа и Крыма (рис. 2).

Работы по селекции груши и изучению коллекции. В разные годы на Майкопской опытной станции изучение биологических особенностей образцов коллекции груши проводили научные сотрудники: В. М. Драгожинская – в 1934–1959 годы, А. С. Туз – 1960–1990 годы, И. А. Бандурко – 1985–2016 годы, В. М. Котов – 2004–2010 годы. В результате этой работы были получены многолетние данные по фенологии и морфологии сортов и видов, их зимостойкости, устойчивости к болезням, скороплодности, урожайности, качеству плодов и по другим биологическим и хозяйственным показателям; проводилось изучение генетически слаборослых, полиплоидных и партенокарпных сортов. Значительное внимание уделяли решению вопросов происхождения, эволюции, систематики и классификации рода *Pyrus*.

Обобщение этой большой работы нашло отражение в подготовленных А. С. Тузом ряда статей и раздела «Груша» в издании «Культурная флора СССР» (Туз, 1983). Проведена ревизия рода *Pyrus*. и сделаны предложения по совершенствованию таксономии рода и классификации сортов *Pyrus communis* L. На основании проведенного изучения видовой и сортовой коллекции были разработаны классификаторы подсемейства Maloideae (Широкий унифицированный классификатор..., 1986; Международный классификатор..., 1989). Результаты работ по выделению в коллекции груши доноров и источников важнейших селекционных признаков, представлены в каталогах серии «Каталог мировой коллекции ВИР» (Каталог..., 1974, 1979, 1984, 1991а, 1991б, 1994, 2000, 2006).

Генофонд коллекции груши МОС ВИР активно использовался в селекционной работе научных учреждений страны. Ежегодно селекционерам различных регионов России

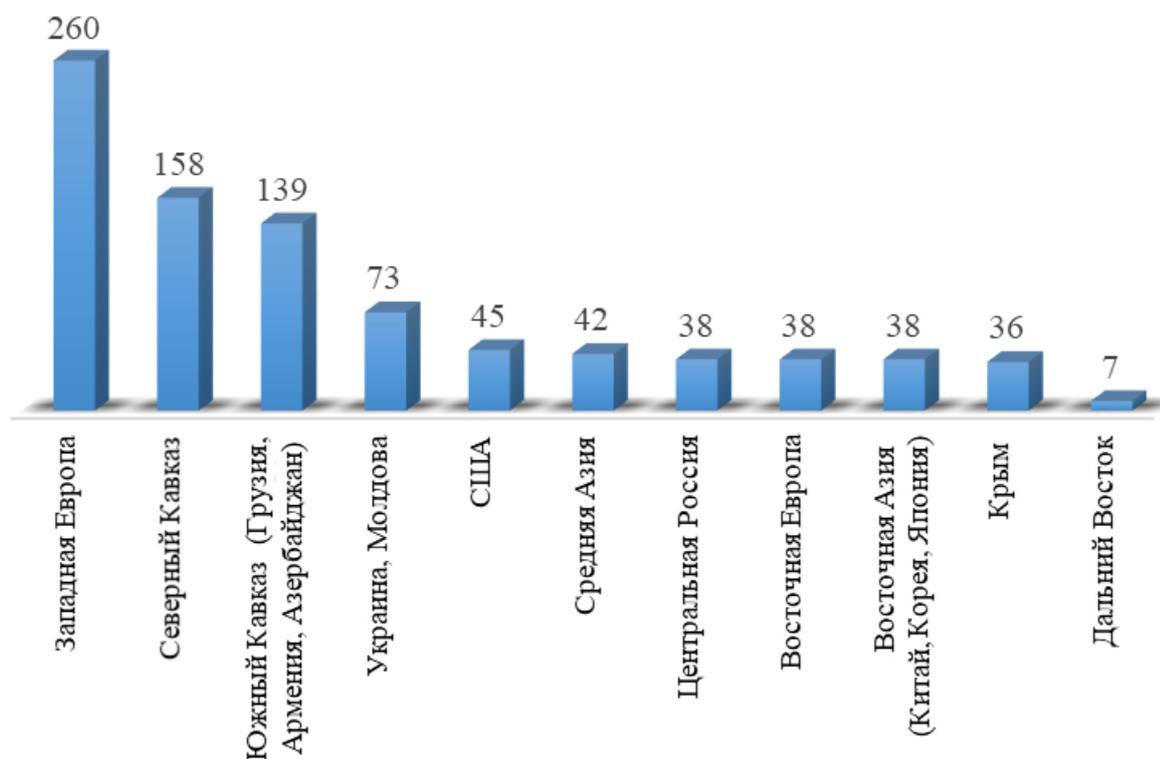


Рис. 1. Географический состав коллекции сортов груши МОС ВИР на 2022 год

отправляли по предварительным заявкам пакетобразцы пыльцы для опыления. Со многими селекционными учреждениями были заключены договора о сотрудничестве, которые предусматривали гибридизацию на базе коллекции и последующую высылку гибридных семян селекционерам. Наиболее активно эта работа проводилась под руководством А. С. Туза в 1974–1989 годы совместно с Северокавказским зональным НИИ садоводства и виноградарства (Краснодар), Украинским НИИ орошаемого садоводства (г. Мелитополь), ВНИИ генетики и селекции плодовых растений им. И. В. Мичурина (г. Мичуринск), ВНИИ селекции плодовых культур (г. Орел).

На Майкопской опытной станции ВИР велась значительная работа по селекции груши, с активным привлечением генофонда для межвидовой и внутривидовой гибридизации. Привлечение восточных видов рода *Pyrus* в качестве исходного материала для селекции иммунных сортов впервые начали Г. А. Рубцов и В. М. Драгожинская, в 1930 году была проведена серия скрещиваний европейских сортов с китайской грушей *Pyrus pyrifolia* (Wurm.) Nak., итогом которой послужил ряд новых сортов с высокой устойчивостью к парше, лучшие из которых – Дружба, Деканка Новая, Восточная Золотистая (Драгожинская, 1949).

Работа по межвидовой гибридизации была продолжена А. С. Тузом, который провел дальнейшие скрещивания наиболее удачных межвидовых гибридов с крупноплодными европейскими сортами. С привлечением восточно-азиатских видов груши (*Pyrus bretschneideri*, *P. betulifolia*, *P. uyematsuana*), были получены перспективные формы Кифанж, Бретфелпс, Комплексная, проявляющие комплексную устойчивость к грибным фитопатогенам. Под руководством И. А. Бандурко, проводились дальнейшие скрещивания указанных форм с крупноплодными европейскими сортами и выделены перспективные гибриды F₂ и F₃ беккроссных поколений культурных сортов с представителями обоих секций рода *Pyrus*, для селекции на иммунитет: Мартине × (*P. bretschneideri* × Фелпс) – Лучистая; Маргарита Марилья × (*P. communis* × *P. uyematsuana*); получены гибриды перспективные для селекции на позднее цветение: *P. pollweria* × Землячка, *P. pollweria* × Деканка Майкопская;

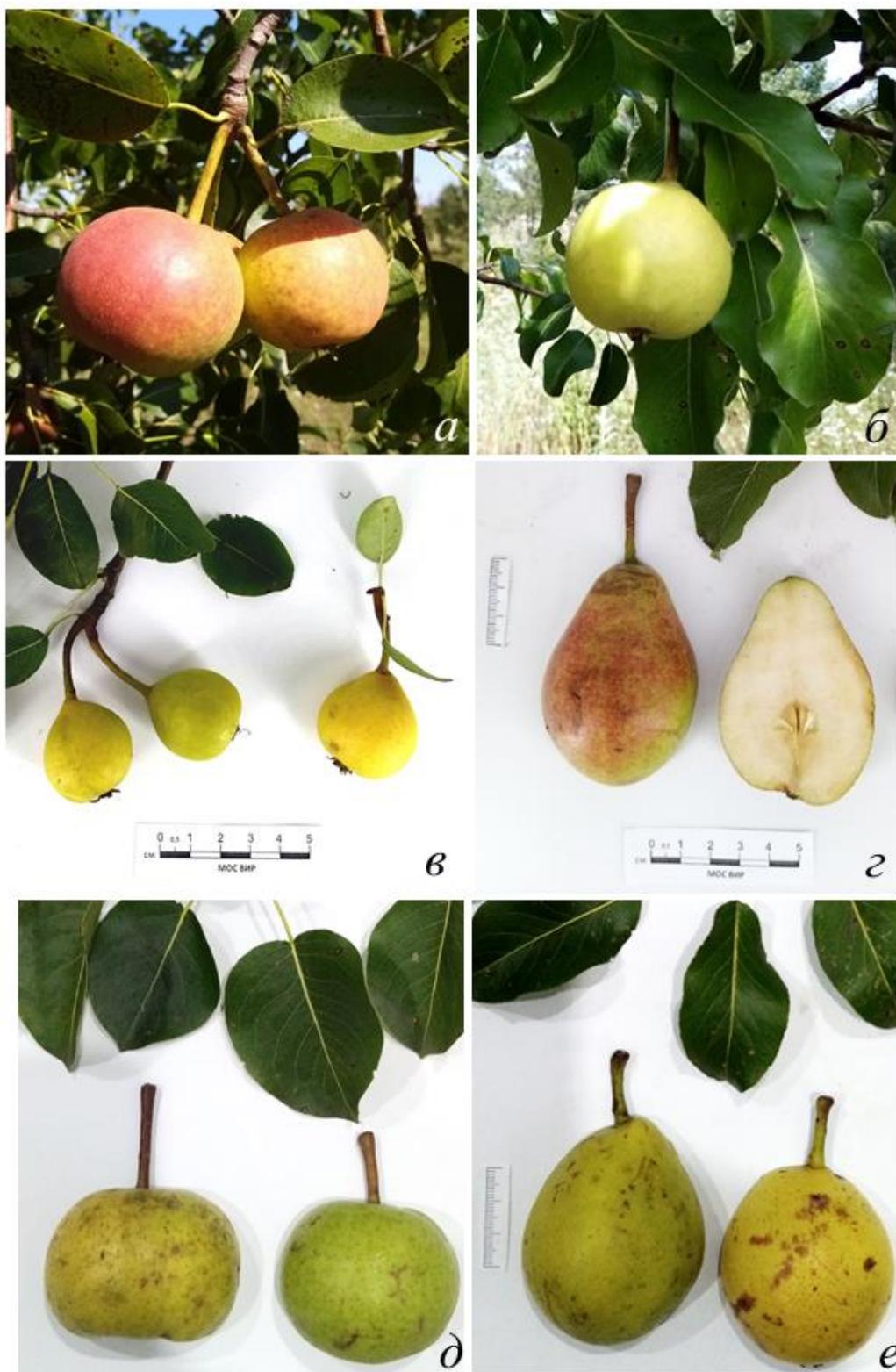


Рис. 2. Сорты груши народной селекции Крыма из коллекции МОС ВИР
a – Крымгени; *б* – Наар Армуд; *в* – Кертме; *г* – Харага Баюн Армуд; *д* – Аликуни; *е* – Кумыш Армуд
(фото М. И. Шаповалова).

для селекции на засухоустойчивость: *P. nivalis* × Макс Ред Бартлет; *P. elegantifolia* × Макс Ред Бартлет; Бере Арданпон × *P. salicifolia*) × Веснянка – Э-53-14; (Колет × (Бере Арданпон × *P. salicifolia*)) × Бирюзовая – Э-60-18 (Бандурко, 1993, 2007).

Межсортовая гибридизация груши на МОС ВИР была начата А.С. Тузом в 1960 году для разработки методик селекции по приоритетным направлениям, в том числе, создание генетически слаборослых сортов и сортов с антоциановой покровной окраской плодов, позднего срока созревания. Результатом этой работы являются выведение более 80 новых перспективных форм и сортов груши, закрепленных в коллекции МОС ВИР. Как исходный селекционный материал было привлечено более 40 сортов груши, в основном, западноевропейского происхождения. Наиболее широко в селекции использовались сорта: Макс Ред Барлет (с его участием получено 15 перспективных форм и сортов), Деканка Зимняя (14 сортов), Обильная Туза (12 сортов), Триумф Виенны, Жак Телье, Оливье де Серр (по 10 сортов), Адмирал Жерве (9 сортов), Бордовая (9 сортов), Маргарита Марилья (8 сортов), Реале Туринская (8 сортов) (Бандурко, 2007; Дьякова, Бандурко, 2008).

Выведено более 30 слаборослых форм и сортов груши. В селекции на слаборослость основными исходными формами послужили сорта Обильная Туза (Бергамот Эсперена × Барилье Дешам) и Жак Телье. Проведенный гибридологический анализ позволил выделить их в качестве доноров слаборослости (Бандурко, 1981, 1986; Туз и др., 1980). Доминантный ген в гетерозиготном состоянии контролирует карликовость у сорта груши Обильная Туза (Туз, Яковлев, 1983). С участием сорта Жак Телье получены новые слаборослые сорта – Добрыня, Ракета, Пассионария, Комета, Лира, Футуристка. Следует отметить, что сорт Жак Телье обладает некоторыми особенностями, которые затрудняют его использование в селекции: очень ранним началом цветения и мужской стерильностью цветков. Эти особенности достаточно устойчиво наследуются в потомстве. Сорт Обильная Туза является одним из родительских компонентов у слаборослых сортов Ракета, Червонка, Грация, Розина, Голубка, Станичная (Туз, Бандурко, 1992).

На Майкопской опытной станции выведено более 30 красноплодных сортов груши, лучшими из которых являются Краса Кубани, Малиновая, Незабудка, Соната, Бирюзовая. В селекции сортов с красной покровной окраской плодов широко использовался сорт Макс Ред Бартлет – антоциановый мутант сорта Вильямс. Окраска его плодов контролируется единичным доминантным геном С и в потомстве наследуется по схеме 1:1 (Туз, 1978). Наиболее эффективной в проводимых исследованиях оказалась комбинация Макс Ред Бартлет × Деканка Зимняя, так были получены красноплодные сорта Деканка Красная, Деканка Майкопская, Карминовая, Красная Шапочка, Кубанская Красная, Мальвина, Рубиновая, Чернолесская. Лучшим сортом в этой серии является Деканка Майкопская. В комбинации Адмирал Жерве × Макс Ред Бартлет были получены сорта Бордовая, Виола и Румянка, обладающие ярко красной покровной окраской плодов. Эти сорта послужили родительскими формами для новых скрещиваний. Эффективным оказалось использование в селекции сорта Бордовая, с участием которого были получены новые сорта – Бирюзовая, Краса Кубани, Незабудка, Амазонка. С участием сорта Виола получены сорта Зарница и Малиновая (Дьякова, Бандурко, 2008).

Перспективным способом увеличения адаптивности сортов груши на современном этапе рассматривается внедрение в производство полиплоидных сортов. В биоресурсной коллекции груши МОС ВИР имеется 50 цитологически установленных триплоидных ($2n=51$) сортов и 4 тетраплоидных клона ($2n=68$). Многие из них обладают ценными признаками: увеличенной массой плодов и их хорошим качеством, высокой продуктивностью. Представляет практический интерес скрещивание тетраплоидов между собой с целью увеличения разнообразия этих групп сортов, а также с лучшими диплоидными сортами для получения новых триплоидов (Туз, Лозицкий, 1970; Бандурко, 2007).

Многие новые сорта груши, полученные на МОС ВИР, в дальнейшем широко использовались в селекционной работе научных учреждений России и стран бывшего СССР. Перспективными для выращивания в южной зоне, являются следующие сорта селекции Майкопской станции ВИР: восточно-азиатской группы – Восточная Золотистая, Деканка

Новая, Дружба; западно-европейской группы – Соната, Чайка, Сильва (осенние); Амазонка, Бирюзовая, Веснянка (зимние).

В результате многолетнего углубленного биолого-хозяйственного изучения генофонда груши на базе МОС ВИР, были выделены сорта – источники и доноры хозяйственно-ценных признаков по приоритетным направлениям селекции (ограниченный объем кроны, устойчивость к болезням, скороплодность, партенокарпия, полиплоидия, яркая покровная окраска плодов и др.), что представляет практический интерес для селекционеров. Перечень основных данных сортов представлен ниже (табл. 1).

Таблица 1

Сорта груши, доноры и источники важнейших селекционных признаков
(по результатам изучения коллекции МОС ВИР)

Доноры и источники ограниченного объема кроны	
Анна Бретанская (к-19803) Барилье Дешам (к-2564) Бере Наполеон (к-2650) Бирюзовая (к-31675) Грация (к-35482) Жак Телье (к-2404) Жерве (к-2808)	Лира (к-31773) Обильная Туза (к-24702) Поздняя МОС ВИР (к-28524) Ракета (к-31784) Русалка (к-31786) Успенка (к-3199)
Источники скороплодности	
Вильямс (к-2700) Дево (к-20999) Дильбар (к-14420) Доктор Жюль Гюйо (к-2779) Земфира (к-31323)	Меллина (к-24044) Мунглоу (к-24560) Нелис Осенняя (к-2512) Триумф Виенны (к-3182) Триумф Пакгама (к-3184)
Позднецветущие сорта	
Барилье Дешам (к-2564) Бахмал (к-17727) Бере Наполеон (к-2650) Бере Стеркманс (к-18576)	Гранд Чемпион (к-17523) Дабл Крафтпеа (к-31316) Жанна д'Арк (к-2806) Триумф Виенны (к-3182)
Сорта с высокими товарными и вкусовыми качествами плодов	
Аббат Фетель (к-19784) Александрин Дульяр (к-2513) Бельгийская Королева (к-2567) Бере Арданпон (к-2595) Бере Боск (к-2611) Бере Гри (к-2622) Бере Суперфен (к-15700) Бирюзовая (к-31715) Вильямс (к-2700) Горхем (к-2736) Гранд Чемпион (к-17523) Деканка де Комис (к-2748)	Деканка Зимняя (к-2753) Колет (к-17524) Конференция (к-2873) Малиновая (к-31774) Макс Ред Бартлет (к-24057) Орсиль (к-35500) Сильва (к-25854) Соната (к-31788) Тривинель (к-24143) Триумф Пакгама (к-3184) Уиллард (к-2697) Успенка (к-3199)
Яркая окраска плодов	
Анна Бретанская (к-19803) Бере Стеркманс (к-18576) Бирюзовая (к-31675) Гизель (к-20475) Грация (к-35482) Дево (к-20999) Деканка Майкопская (к-31768)	Лесная Красавица (к-2921) Любимица Клаппа (к-2941) Любина (к-20469) Макс Ред Бартлет (к-17517) Малиновая (к-31774) Соната (к-31788) Червономякушка (к-34862)

Таблица 1 (продолжение)

Увеличенная масса плодов	
Абдзехская (к-25834) Аббат Фетель (к-19784) Айдего (к-17238) Анна Бретанская (к-19803) Бере Клержо (к-2640) Доктор Тиль (к-2782) Дюшес Ангулем (к-2794) Ева Бальте (к-2802) Кавказ (к-20471)	Карл Вюртембергский (к-2839) Маргарита Марилья (к-2974) Николай Крюгер (к-19781) Овид (к-3042) Память Конгресса (к-3501) Реале Туринская (к-3094) Сильва (к-25854) Тривинель (к-24143) Триумф Виенны (к-3182)
Сорта с признаками партенокарпии	
Бере Гарди (к-2617) Бон Луиз Авраншская (к-2678) Вильямс (к-2700) Конференция (к-2873) Ласточка (к-14442)	Маргарита Марилья (к-2974) Парижская (к-9415) Скороспелка из Треву (к-3140) Эмиль Гейст (к-2721)
Зимостойкие сорта	
Александровка (к-2515) Аньли (к-14965) Ароматная (к-19753) Барабашка (к-9304) Бергамот Волжский (к-17133) Бергамот Эсперена (к-2583) Бере Блюменбах (к-2608) Бере Лигеля (к-2644) Бере Сикс (к-2661)	Деканка Зимняя (к-2753) Жозефина Михельнская (к-2811) Лесная Красавица (к-2921) Любимица Клаппа (к-2941) Мадам Верте (к-2957) Марианна (к-2976) Оливье де Серр (к-3043) Панна (к-3052) Скороспелка из Треву (к-3140)
Сорта устойчивые к болезням	
Азад (к-2515) Аиси (к-14965) Атирли (к-31307) Байли (к-14966) Баочжули (к-12752) Бергамот Немецкий (к-2573) Бретфелпс (к-28520) Восточная Золотистая (к-15703) Деканка Новая (к-15037)	Дружба (к-15036) Душистая (к-29186) Киффер (к-3130) Козуи (к-24032) Лятифа (к-31332) Магнес (к-24577) Максин (к-31369) Нарт (к-19787) Талгарская Красавица (к-19767)

В коллекции генетических ресурсов груши МОС ВИР выделены и специально изучены сорта имеющие высокие показатели дегустационной оценки вкуса (4,3–5,0 балла), различных сроков созревания: летние – 10 сортов, осенние – 33 сорта, зимние – 13 сортов. Сорта груши, отличающиеся сочетанием высоких вкусовых качеств и увеличенной массой плодов: с крупными плодами (201–250 г) – Абдзехская, Аббат Фетель, Амазонка, Бере Гарди, Бирюзовая, Деканка Зимняя, Деканка майкопская, Дильбар, Кубанка, Пасс-Крассан, Триумф Виены, Успенка, Форель зимняя и очень крупными плодами (251–360 г) – Дюшес Ангулем, Жанна д'Арк, Земфира, Лира, Легенда, Маргарита Марилья, Сильва, Кавказ (Шаповалов и др., 2020).

По признаку адаптивности и показателям водного режима из коллекции генетических ресурсов груши МОС ВИР выделены образцы, обладающие повышенной устойчивостью листьев к обезвоживанию, которые можно рекомендовать для выращивания в предгорной зоне Республики Адыгея на участках с ограниченным водообеспечением: европейские сорта – Бессемянка, Боруп, Вильямс, Краснодарская летняя и Ласточка, листья которых

теряли всего 30–40 % воды за 6 часов обезвоживания; у восточноазиатских груш наименьшие потери воды (42–46 %) отмечены у сортов Минюэли, Ольга и Пинли. Из видовой коллекции груши для селекции на засухоустойчивость могут представлять интерес *P. caucasica* Fed., *P. elaeagnifolia* Pall., *P. nivalis* Jacq., *P. salicifolia* Pall., *P. ussuriensis* Max. (Семенова и др., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия интенсификация сельскохозяйственного производства и развитие промышленного садоводства, кардинально изменили основную задачу селекции растений: с улучшения сортов, на создание сортов с заранее заданным комплексом признаков. Сохраняется потенциал мировой коллекции биологических ресурсов груши МОС ВИР в совершенствовании сортимента различных регионов России, для практической реализации проблемы освоения и расширения генетических ресурсов селекции, связанной с необходимостью обогащения сортового генофонда за счет привлечения разнообразных генотипов, в том числе, дикорастущих видов с наибольшей выраженностью многих биологических свойств. В условиях, когда к новому сорту предъявляются одновременно требования достаточно высокой продуктивности, качества, технологичности, устойчивости к факторам среды, болезням и вредителям, эффективными могут быть только целевые, наукоемкие селекционные технологии. На современном этапе важным направлением исследований является формирование генетической базы данных ДНК-паспортов образцов из коллекций генофонда рода *Pyrus* МОС ВИР.

Список литературы

- Бандурко И. В. Выделенные из коллекции слаборослые сорта груши // Резервы растениеводства. – Майкоп, 1981. – Вып. 3 (15). – С. 14–16.
- Бандурко И. А. Особенности биологии и хозяйственная ценность слаборослых сортов груши в условиях Северного Кавказа: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: спец. – 06.01.07 Защита растений. – Л., 1986. – 20 с.
- Бандурко И. А. Исходный материал для отдаленной гибридизации груши // Отдаленная гибридизация и полиплоидия в селекции плодовых и ягодных культур (тезисы докл.). – Орел, 1993. – С. 9.
- Бандурко И. А. Груша (*Pyrus* L.). Генофонд и его использование в селекции. – Майкоп: Качество, 2007. – 175 с.
- Вавилов Н. И. Перспективы Майкопской селекционной станции // Семеноводство. – 1933. – № 5. – С. 6–10.
- Драгожинская В. М. Межвидовые гибриды китайских груш с европейскими сортами // Агробиология. – 1949. – № 4. – С. 115–117.
- Дьякова И. Н., Бандурко И. А. Сорта груши селекции Майкопской опытной станции ВИР // Плодоводство и ягодоводство России. – 2008. – Т. 19. – С. 62–70.
- Изучение коллекции семечковых культур и выявление сортов интенсивного типа: метод. указания / [Сост. Я. С. Нестеров]. – Л.: ВИР, 1986. – 160 с.
- Каталог полевой устойчивости груши к основным заболеваниям. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 123 / [Сост.: Т. М. Хохлакова и др.]. – Л.: ВИР, 1974. – 45 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Груша. Вып. 267 / [Сост. А. С. Туз и др.]. – Л.: ВИР, 1979. – 222 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Груша. Новые и малораспространенные сорта. Вып. 406 / [Сост. А. С. Туз и др.]. – Л.: ВИР, 1984. – 54 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Груша. Источники хозяйственно-ценных признаков для использования в селекции. Вып. 508 / [Сост. А. С. Туз и др.]. – СПб.: ВИР, 1991. – 90 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Груша. Дикорастущие формы и межвидовые гибриды. Вып. 509 / [Сост. А. С. Туз, И. А. Бандурко]. – СПб.: ВИР, 1991. – 62 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Груша. Список новых сортов. Вып. 657 / [Сост. А. С. Туз, Л. А. Бурмистров, И. А. Бандурко]. – СПб.: ВИР, 1994. – 81 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Груша. Источники устойчивости к болезням, выделенные на Майкопской опытной станции ВИР. Вып. 722 / [Сост. О. Н. Барсукова, А. С. Туз, И. А. Бандурко]. – СПб.: ВИР, 2000. – 26 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР Груша. Позднеспелые сорта с длительной лежкостью плодов. Вып. 768 / [Сост.: И. А. Бандурко, А. С. Туз, О. Н. Барсукова, А. П. Аникеенко]. – СПб.: ВИР, 2006. – 55 с.
- Международный классификатор СЭВ подсемейства Maloideae (родов *Malus* Mill., *Pyrus* L., *Cydonia* Mill) / [Сост. Я. С. Нестеров и др.]. – Л.: ВИР, 1989. – 37 с.
- Программа и методика изучения сортов коллекции плодовых, ягодных, субтропических, орехоплодных культур и винограда / [Сост. В. Л. Витковский, Н. М. Павлова]. – Л.: ВИР, 1970. – 164 с.

Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / [Сост. Е. Н. Седов и др.]. – Орел, 1995. – 502 с.

Пустовалова Е. А. Характеристика основных климатических показателей территории Майкопской опытной станции // Научные Труды Майкопской опытной станции. – 1967. – Вып. 4. – С. 3–13.

Семенова Л. Г., Бандурко И. А., Шаповалов М. И. Оценка водного режима сортов и видов груши (*Pyrus L.*) // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2021. – № 92. – С. 122–126.

Степанова В. М., Игнатенко А. И. Агроклиматическая характеристика территории Майкопской опытной станции ВИР // Научные Труды Майкопской опытной станции. – 1981. – Вып. 3. – С. 4–8.

Туз А. С. Некоторые вопросы наследования антоциановой окраски плодов у груши домашней (*Pyrus domestica*) // Генетика. – 1978. – Т. 4, № 2. – С. 223–229.

Туз А. С. *Pyrus L.* – Груша. Культурная флора СССР. Т. 14. Семечковые / [Ред. В. Л. Витковский, О. Н. Коровина]. – М.: Колос, 1983. – С. 126–234.

Туз А. С., Бандурко И. А. Генофонд груши, перспективный для селекции на ограниченный объем кроны // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – СПб., 1992. – Т. 146. – С. 46–49.

Туз А. С., Бандурко И. А., Шестоपालко Т. В. Слаборослый сорт груши Обильная // Резервы растениеводства. – Майкоп, 1980. – Вып. 2 (14). – С. 39–42.

Туз А. С., Лозицкий А. Я. Полиплоидные сорта яблони и груши // Генетика. – 1970. – № Т. 6, № 9. – С. 41–50.

Туз А. С., Яковлев С. П. Груша // Достижения селекции плодовых культур и винограда (сб. науч. тр.). – Майкоп, 1983. – С. 53–71.

Шаповалов М. И., Бандурко И. А., Хлесткина Е. К. Оценка качества плодов сортов груши в предгорной зоне Северо-Западного Кавказа // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2020. – № 85. – С. 299–304.

Широкий унифицированный классификатор СЭВ подсемейства Maloideae (родов *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*) / [Сост. Я. С. Нестеров и др.]. – Л.: ВИР, 1986. – 30 с.

Shapovalov M. I., Bandurko I. A., Cheresova S. K. The Bioresource Collection of Pear (*Pyrus l.*) at the Maikop Experimental Station of the Federal Research Center of N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources: History of Formation and Use in Breeding // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 140–149.

The article discusses the history of the formation of the fruit crop collection establishment and its component – the collection of pears (*Pyrus L.*), maintained at the Maikop Experimental Station (MES) of the Federal Research Center of N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR). The pear bioresource collection founded in 1930 at the initiative of academician N. I. Vavilov, is one of the oldest and the most extensive in the Russian Federation. Currently, the collection consists of 1123 specimens, including 875 cultivars, 33 hybrids, 30 species, 215 varieties. Over 80 promising new pear forms and varieties with a range of economically valuable traits were bred at MES VIR using the specimens from the collection. As a result of long-term in-depth biological and economic research on the pear gene pool at MES VIR, varieties – serving as sources and donors of economically valuable traits in key areas of breeding (limited crown volume, early fruiting, late flowering, disease resistance, high marketing and taste attributes, increased fruit weight, bright fruit colouring, winter hardiness, varieties with parthenocarpy traits) were identified.

Key words: biological resources, pear, *Pyrus*, variety, fruit breeding, Maikop Experimental Station.

Поступила в редакцию 20.03.24

Принята к печати 14.06.24

Бактериальная ремедиация и перспективы ее использования (обзор)

Сизенцов А. Н., Сальникова Е. В.

Оренбургский государственный университет
Оренбург, Россия
asizen@mail.ru, salnikova_ev@mail.ru

Возрастающий уровень техногенной нагрузки на окружающую среду оказывает негативное влияние на экологические системы различного уровня организации. Значительный вклад в загрязнение окружающей среды вносят тяжелые металлы, так как наряду с выраженным биологическим действием они обладают кумулятивным эффектом. Поиск новых методических подходов устранения последствий техногенного загрязнения тяжелыми металлами является актуальной задачей для создания экологического благополучия территорий. Физические и химические методы используемые для ремедиации имеют ряд недостатков, таких как высокая стоимость и неполное удаление, что может привести к вторичному загрязнению. Бактериальная ремедиация является высокоэффективным методом обеспечивающим снижение уровня техногенной нагрузки на экологическую систему бактерия – вода – почва – растение – животное – человек. В статье проведен анализ метааналитических литературных данных механизмов взаимодействия бактериальной клетки и металлов, методы биоремедиации почв и оценка сорбционных характеристик микроорганизмов рода *Bacillus* sp. Представленные в обзоре результаты эмпирических исследований свидетельствуют о высоком биоремедиационном потенциале представителей данной группы в отношении как эссенциальных так и ксенобиотических элементов из группы тяжелых металлов. Так уровень сорбции ртути из субстратов может достигать 96,4 % от внесенной концентрации, свинца до 99,5 %, кадмия – 98,3 %, мышьяка – 98,3 %, никеля – 99,2 %, хрома – 95,0 %, меди – 91,8 % и цинка – 87,0 %, соответственно. Поиск альтернативных методов ремедиации территорий подвергшихся техногенной нагрузке с использованием популяций бактериальных клеток является не только высокоэффективным, но и экологически безопасным. В большинстве анализируемых работ используются аборигенные штаммы уровень металлотолерантности и сорбционной емкости которых обусловлен их селекционными характеристиками в условиях избыточной катионной нагрузки металлов на среду их обитания.

Ключевые слова: биоремедиация, биосорбция, тяжелые металлы, детоксикация.

ВВЕДЕНИЕ

Загрязнение окружающей среды опасными отходами, органическими загрязнителями и тяжелыми металлами отрицательно влияет на природные экосистемы и наносит существенный ущерб здоровью человека. Основным источником данных загрязнителей являются не только антропогенные факторы, но так же и различные стихийные бедствия (ураганы, извержения вулканов, землетрясения и т. д.). Тяжелые металлы обладают выраженным кумулятивным действием и проявляют свою токсичность за счет накопления в сельскохозяйственных почвах с последующим внедрением в пищевую цепочку, создавая тем самым серьезную угрозу продовольственной безопасности. Традиционные и физические методы дороги и малоэффективны в районах с низкой токсичностью металлов. Таким образом, биоремедиация является экологически чистым и эффективным методом восстановления окружающей среды, загрязненной тяжелыми металлами, путем использования внутренних биологических механизмов микроорганизмов и растений для уничтожения опасных загрязнителей (Ojuederie, Babalola, 2017).

Биоремедиация – это метод, используемый для удаления загрязнителей окружающей среды из экосистемы. Он использует биологические механизмы, присущие микроорганизмам и растениям, для удаления опасных загрязнителей и восстановления экосистемы до ее первоначального состояния. Основные принципы биоремедиации включают снижение растворимости этих загрязнителей окружающей среды за счет изменения pH, окислительно-

восстановительных реакций и адсорбции поллютантов из окружающей среды (Ayangbenro, Babalola, 2017).

Цель наших исследований – провести анализ литературных данных исследования механизмов бактериальной сорбции тяжелых металлов и практического использования биоремедиационного потенциала микроорганизмов.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Механизмы сорбции металлов бактериальными клетками

Микробная ремедиация описывается как использование микроорганизмов для поглощения, осаждения, окисления и восстановления тяжелых металлов в почве. Микроорганизмы обладают удивительными метаболическими путями, которые используют различные токсичные соединения в качестве источника энергии для роста и развития посредством дыхания, ферментации и кометаболизма. Благодаря своим характерным ферментам, разрушающим конкретный загрязнитель, они развили разнообразные механизмы поддержания гомеостаза и устойчивости к тяжелым металлам, чтобы адаптироваться к токсичным металлам в экосистеме (Su, 2014). Стратегии, разработанные микроорганизмами для дальнейшего существования в средах, загрязненных тяжелыми металлами, включают такие механизмы, как биоаккумуляция, биоминерализация, биосорбция и биотрансформация. Эти механизмы используются для восстановления на месте (очистка на месте загрязнения) или *ex situ* (загрязненный участок можно выкопать или откачать и обработать вдали от места загрязнения). Благодаря этим способностям они эффективно используются в качестве биосорбентов для удаления и восстановления тяжелых металлов. Большинство тяжелых металлов разрушают мембраны микробных клеток, но микроорганизмы могут вырабатывать защитные механизмы, которые помогают им преодолеть токсическое воздействие (Wei et al., 2014).

Детоксикация может происходить посредством механизма валентной трансформации. Это особенно применимо в случае металлов, различные валентные состояния которых различаются по токсичности. Так, например, у ртути устойчивых бактерий ртутьорганическая лиаза превращает метилртуть в Hg(II), которая в сто раз менее токсична, чем метилртуть (Wu, et al. 2010). Восстановление Cr(VI) до Cr(III) широко изучено, причем Cr(III) обладает меньшей подвижностью и токсичностью. Другие механизмы детоксикации тяжелых металлов осуществляются посредством связывания металлов, компартментализации вакуолей и улетучивания. Связывание металлов включает хелаторы, такие как металлотеин, пептиды, производные глутатиона, называемые фитохелатинами, и пептиды, связывающие металлы. Эти хелаторы связываются с тяжелыми металлами и способствуют микробной абсорбции и транспортировке ионов металлов. Механизмы улетучивания включают перевод ионов металлов в летучее состояние. Это возможно только с легколетучими соединениями элементов, такими как ртуть и селен. Устойчивые к ртути бактерии используют фермент MerA для восстановления Hg(II) до летучей формы Hg⁰ (Wu et al., 2010). Восстановление Se(V) до элементарного Se⁰ использовалось для очистки загрязненных вод и почв. Метаболические процессы этих организмов помогают трансформировать загрязняющие вещества в окружающей среде (Siddiquee et al., 2015).

Биосорбция, биоаккумуляция, биотрансформация и биоминерализация являются методами используемыми микроорганизмами для их дальнейшего существования в загрязненной металлами среде. Эти стратегии используются для процедур восстановления экосистемы (Gadd, 2000; Lin, 2005). Удаление тяжелых металлов может осуществляться как живыми организмами, так и биоматериалом погибших клеток. Крупномасштабное технико-экономическое применение биосорбционных процессов показало, что мертвая биомасса более применима, чем подход биоаккумуляции, который предполагает использование живых организмов и, следовательно, требует подачи питательных веществ и сложной системы биореактора. Также токсичность загрязняющих веществ, а также другие неблагоприятные условия окружающей среды могут способствовать невозможности поддержания здоровой

микробной популяции. Однако, многие характерные свойства живых микроорганизмов не использовались в крупномасштабных исследованиях (Park et al., 2010). Для достижения цели восстановления выбранный организм должен выработать устойчивость к ионам металлов при контакте с загрязнителем тяжелых металлов. Выбранный организм может быть родным для загрязненной окружающей среды или быть изолированным из другой среды и принесен на загрязненный участок (Sharma et al., 2000).

Клеточная структура микроорганизма способна улавливать ионы тяжелых металлов и впоследствии сорбировать их на местах связывания клеточной стенки (Malik, 2004). Данный процесс называется биосорбцией или пассивным поглощением и не зависит от метаболического цикла. Количество сорбированного металла зависит от кинетического равновесия и состояния металла на клеточной поверхности. Механизм включает в себя несколько процессов такие как электростатическое взаимодействие, ионный обмен, осаждение, окислительно-восстановительные реакции и поверхностное комплексообразование (Yang et al., 2015). Эти процессы быстрые и могут реализовываться в течение нескольких минут. Биосорбция может осуществляться фрагментами клеток и тканей или мертвой биомассой или живыми клетками в виде пассивного поглощения посредством поверхностного комплексообразования на клеточной стенке и других внешних слоях (Fomina, Gadd, 2014). Другой метод представляет собой процесс, при котором ионы тяжелых металлов проходят через клеточную мембрану в цитоплазму в рамках клеточного метаболического цикла. Это называется биоаккумуляцией или активным поглощением. Биоаккумуляция является сложным процессом живой клетки, который зависит от множества физических, химических и биологических механизмов. Эти факторы включают внутриклеточные и внеклеточные процессы, где биосорбция играет ограниченную и неясную роль (Fomina, Gadd, 2014). Организм, который будет накапливать тяжелые металлы, должен иметь толерантность к одному или нескольким металлам в более высоких концентрациях и должен проявлять повышенные трансформационные способности, переводя токсичные химические вещества в безвредные формы (рис. 1), что позволяет организму уменьшить токсическое действие металла и в то же время, держать металл под контролем (Mosa et al., 2016).

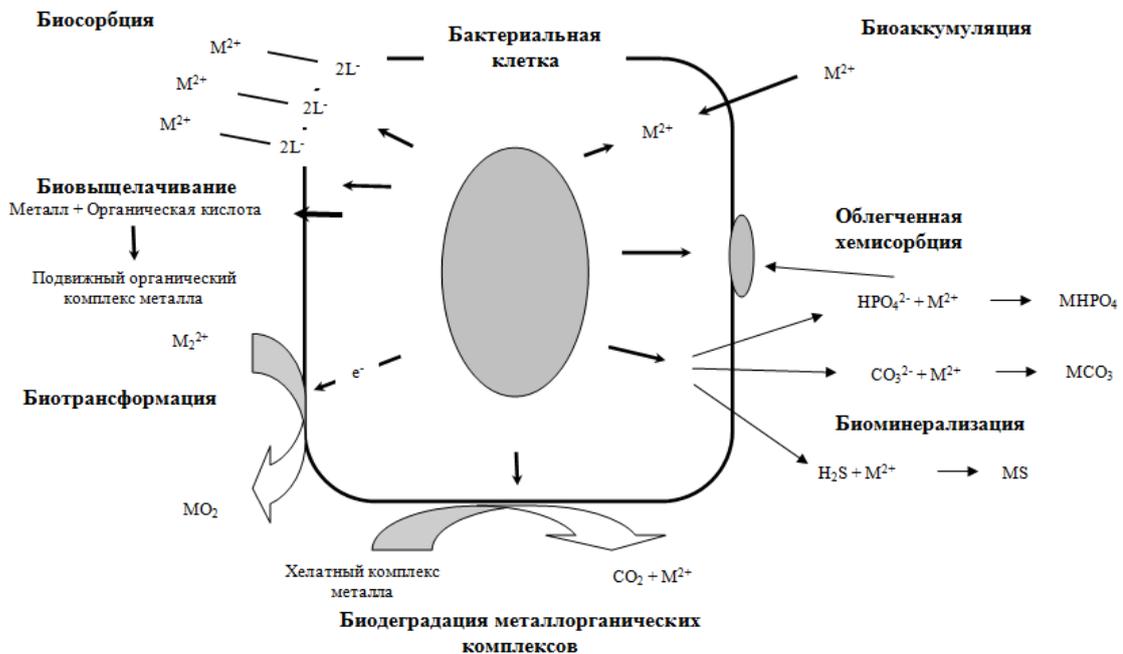


Рис. 1. Механизмы взаимодействия бактериальной клетки с металлами

Механизмы поглощения металлов различными биосорбентами зависят от клеточной поверхности микроорганизмов, а также от обмена ионов металлов и комплексных образований с ионами металлов на химически активных участках клеточной поверхности. Они были тщательно изучены в отношении различных изотерм биосорбции, полученных в результате экспериментов по сорбции и влияния различных факторов, таких как pH, предварительная обработка биомассы и биомасса организмов. Затем на поверхности клетки происходит осаждение избыточных ионов металлов в результате реакций нуклеации. Все микроорганизмы имеют отрицательный заряд на поверхности своих клеток из-за наличия анионных структур, которые позволяют им связываться с катионами металлов. Отрицательно заряженными группами, участвующими в адсорбции металлов, являются спиртовая, аминная, карбоксильная, сложноэфирная, гидроксильная, сульфгидрильная, фосфорильная, сульфонатная, тиоэфирная и тиоловая группы (Gavrilescu, 2004).

Биосорбция – это физико-химический, независимый от метаболизма процесс поглощения тяжелых металлов клеточными мембранами. Он действует через соединения с отрицательным зарядом, которые присутствуют в клеточных мембранах. Важно отметить, что биомасса, используемая для биосорбции, обычно представляет собой неживую биомассу, так как при этом процесс протекает более эффективно, чем при использовании живых микроорганизмов. Эффективность этой стратегии в основном зависит от нескольких параметров, включая свойства поверхности, например, функциональные группы, присутствующие на клеточной мембране (pH, температура и электростатические взаимодействия) (Zabochnicka-Świątek, Krzywonos, 2014). В настоящее время установлено несколько механизмов, происходящих в процессе сорбции, причем разные механизмы могут протекать одновременно с разной скоростью. Среди них можно выделить следующие:

- 1) Ионная замена – обратимая химическая реакция, включающая обмен ионов на другие ионы того же заряда;
- 2) Комплексообразование – ионы тяжелых металлов связываются с функциональными группами, присутствующими в клеточных мембранах;
- 3) Физическая адсорбция, вызванная межмолекулярными взаимодействиями, включая силы Ван-дер-Ваальса (Tiquia-Arashiro, 2018).

Другим важным механизмом биоремедиации тяжелых металлов, которым обладают многие металлоторерантные бактерии, является поглощение металлов посредством секреции внеклеточных полимерных веществ (ВПВ) (Tiquia-Arashiro, 2018; Kumawat et al., 2021). ВПВ включают такие соединения, как нуклеиновые кислоты, гуминовые кислоты, белки и полисахариды, которые связывают катионные металлы с различной степенью специфичности и сродства (Pal, Paul, 2008). Их значение в процессе биоремедиации основано на их участии во флокуляции и связывании ионов металлов из растворов (Salehizadeh, Shojaosadati, 2003). Наибольшее значение в биоремедиации тяжелых металлов имеют микроорганизмы, секретирующие экзополисахариды (Kumawat et al., 2021). Факторы, модулирующие удаление металлов с помощью ВПВ, включают начальную концентрацию металлов и pH (Tiquia-Arashiro, 2018).

Биоаккумуляция представляет собой клеточный энергозависимый процесс, осуществляемый активными метаболическими микроорганизмами (Issazadeh et al., 2013). По сравнению с биосорбцией, поглощение тяжелых металлов занимает больше времени, поскольку оно зависит от биохимических особенностей, внутренней структуры бактериальных штаммов, генетических и физиологических способностей, а также условий окружающей среды, на которые влияет активность биоаккумуляции. Наряду с этим установлено, что на процесс биоаккумуляции влияют свойства клеточной поверхности, включая изменения заряда. Температура существенно влияет и на процесс биоаккумуляции, а именно более высокая температура может существенно нарушить метаболическую активность бактериальной клетки (Sharma, Shukla, 2021). Наиболее изученный механизм биоаккумуляции основан на связывании тяжелых металлов с помощью металлотионеинов. Данные вещества представляют собой богатые цистеином белки (молекулы с низкой молекулярной массой, могут кодироваться геном *bmtA*, который способствует

биоаккумуляции тяжелых металлов (например, Pb, Hg, Ni, Cd) внутри клетки. Бактериальные клетки обычно производят металлотионеины в ответ на усиленное воздействие металлов (Blindauer et al., 2002; Liu et al., 2003). Следует отметить, что этот механизм может передаваться плазмидами, способствуя ее распространению из одной бактериальной клетки в другую (Das et al., 2016).

Биопреципитация это стратегия биоремедиации, обнаруженная у бактерий, которая предполагает преобразование концентрации свободных металлов в нерастворимые комплексы, тем самым снижая их биодоступность и токсичность. Микроорганизмы могут способствовать осаждению, катализируя окислительные и восстановительные процессы, что приводит к осаждению загрязняющих веществ, включая Pb, Cd, Cr, Fe и U. Также было обнаружено, что у некоторых микроорганизмов они могут выделять фосфаты и увеличивать осаждение фосфатов металлов, в то время как другие бактерии способны осаждать гидроксиды или карбонаты, образуя алканы (Kaksonen, Puhakka, 2007). В современной научной литературе представлены данные свидетельствующие, что *Bacillus* sp. способны биоосаждать наиболее токсичные тяжелые металлы, включая свинец и кадмий. Например, свинцово-устойчивые штаммы *B. iodinium* GP13 и *B. pumilus* S3 осаждают Pb в форме сульфида свинца (PbS) (De et al., 2008). Кроме того, к бактериям, способным преципитировать свинец в фосфат свинца, относится и *B. thuringiensis* 016 (Chen et al., 2015).

Методы бактериальной ремедиации почвы

Передовые методы восстановления тяжелых металлов включают физико-химические и биологические методы. Последние можно далее разделить на биоремедиацию *in situ* и *ex situ*. Процесс *in situ* включает биовентиляцию, биопромывку, биостимуляцию, биоаугментацию и фиторемедиацию. Биоремедиация *ex situ* включает земледелие, компостирование, биоотвалы и биореакторы. Биоремедиация использует встречающиеся в природе микроорганизмы, такие как *Pseudomonas*, *Sphingomonas*, *Rhodococcus*, *Alcaligenes* и *Mycobacterium*. Как правило, биоремедиация требует меньше усилий, она менее трудоемка, её отличает относительная дешевизна, экологичность, устойчивость и простота в реализации (Sayqal, Ahmed, 2021).

Методы биоремедиации *in situ* устраняют загрязнение на участке без удаления почвы. Использование данных методов зависит от различных факторов: загрязненной площади, свойств задействованных соединений, концентрации загрязняющих веществ и времени необходимого для завершения биоремедиации. Этот процесс чаще рекомендуется, поскольку он требует перемещения меньшего количества материалов, является относительно дешевым и включает в себя различные типы, такие как биовентиляция, биопромывка, биостимуляция и биоаугментация (табл. 1) (Vidali, 2001; Thapa et al., 2012; Manguwardoyo et al., 2013).

Микроорганизмы, участвующие в биодеградации включают следующие родовые группы: *Acinetobacter* (An et al., 2021), *Actinobacteria*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Bacillus* (Wu et al., 2022; Liaqat et al., 2023), *Beijerinckia*, *Flavobacterium*, *Methylosinus*, *Mycobacterium*, *Mycococcus*, *Nitrosomonas*, *Nocardia*, *Xanthobacter*, *Penicillium* (Oliveira et al., 2023), *Phanerochaete*, *Pseudomonas* (Bai et al., 2020), *Rhizoctonia*, *Trametes* и *Serratia* (Díaz et al., 2022(a); 2022(b); Huang et al., 2023) (табл. 2).

Поиск среди аборигенных видов микроорганизмов и их комбинаций, обладающих наилучшей биосорбционной активностью в отношении цинка, свинца, кадмия, меди и никеля, проводимого В. Яковлевичем с группой ученых (Jakovljević et al., 2022), основанного на выделении, идентификации (*Enterobacter cloacae*, *Klebsiella oxytoca*, *Serratia odorifera* и *Saccharomyces cerevisiae*), способности образовывать биопленки, а так же анализе биосорбции позволили установить, что лучшими продуцентами биопленок в контрольной среде были *K. oxytoca* / *S. odorifera* (KS), за ними следовали *K. oxytoca* / *S. odorifera* / *S. cerevisiae* (KSC) и *E. cloacae* / *K. oxytoca* / *S. odorifera* (EKS) после 10 дней инкубации. Смешанные культуры, состоящие из трех видов, показали максимальный показатель толерантности к присутствию всех исследованных металлов с наилучшей биосорбционной способностью KSC по Cu^{2+} (99,18 %), затем EKS по Pb^{2+} (99,14 %) и Cd^{2+} (99,03 %), *K. oxytoca* по Ni^{2+} (98,47 %) и *E. cloacae* по Zn^{2+} (98,06 %).

Методы биоремедиации *in situ*

Метод	Описание и использование
Биовентиляция	Воздух и питательные вещества подаются в загрязненную почву для стимулирования микроорганизмов. Данный методический подход требует ограниченного потока воздуха и низкого уровня кислорода для выброса загрязняющих веществ в атмосферу посредством биоразложения. Он может имитировать биоразложение простых углеводов в почве <i>in situ</i> , и, следовательно, загрязнение происходит глубоко под поверхностью (Chipasa, Mędrzycka, 2006). Биовентиляция ограничена неспособностью доставлять кислород в загрязненную почву и недостаточной аэрацией неглубоких загрязнений (Azubuike et al., 2016)
Биопромывка	Нагнетание воздуха под низким давлением ниже уровня грунтовых вод для повышения уровня кислорода в грунтовых водах и повышения скорости бактериальной биоремедиации загрязняющих веществ (Vidali, 2001). Методы биовентиляции и биобарботаж использовались одновременно, чтобы гарантировать эффективное удаление загрязняющих веществ из почвы, несмотря на любые неблагоприятные условия. Биопромывка может также объединить почву и грунтовые воды для снижения концентрации растворенных нефтяных соединений в грунтовых водах, смешанных с почвой ниже уровня грунтовых вод и в пределах капиллярной границы. Это простая и недорогая процедура, обладающая значительной гибкостью
Биостимуляция	Усиление роста бактерий для иницирования процесса биоремедиации. Загрязненную почву смешивают с обогащенными питательными и жизненно важными веществами, чтобы стимулировать микробную активность для быстрого разложения загрязняющих веществ или токсичных соединений в источник углерода или источник азота и фосфора (Medina-Bellver et al., 2005). Бактерии и грибы, являются первоначальными переработчиками природы. Способность микроорганизмов превращать химическое загрязнение в источники энергии и полезных материалов предполагает важные биологические процессы, которые являются менее затратными и безопасными для окружающей среды
Биоаугментация	Используется на определенных участках, где микроорганизмы необходимы для извлечения загрязняющих веществ. Они также способны победить местные микроорганизмы, а это значит, что они могут быстро очистить территорию. Сообщалось об удалении токсичных химикатов посредством биоаугментации в таких средах, как почва и вода. Однако имеется и ряд ограничений, например, замечено уменьшение количества экзогенных микроорганизмов после их попадания на загрязненный участок из-за абиотических и биотических стрессов. Они возникают из-за недостаточного количества питательных веществ для роста, таких как субстраты, изменений температуры и pH, а также конкуренции между интродуцированными и аборигенными микроорганизмами (Bouchez et al., 2000)

Из всех тяжелых металлов, обнаруженных в окружающей среде, наибольшую опасность представляют повышенные количества Cd и Pb, являющиеся балластными элементами для живых организмов. Данные металлы поступают в биологический круговорот преимущественно через сельскохозяйственные культуры, поглощая металлы из почв (Pham et al., 2022). Исследования показали, что эти элементы вызывают изменения клеточного цикла, канцерогенеза или апоптоза (Dell'Anno et al., 2020). Такие металлы как цинк, медь, марганец и никель, выполняют ключевую роль в регулировании различных биологических процессов в живых системах, многие тяжелые металлы, такие как ртуть, мышьяк, кадмий, хром и свинец, могут быть токсичными даже при низких концентрациях. За прошедшие годы были, по существу, исследованы многие физические и химические методы удаления тяжелых металлов, но их недостатки, такие как образование химических отходов, сложная последующая обработка и неэкономичная стоимость обоих методов, сделали их неэффективными. Микробная биоремедиация, особенно использование бактерий, привлекла внимание из-за возможности и эффективности их использования для удаления тяжелых металлов из загрязненной среды. У бактерий существуют различные стратегии переработки тяжелых металлов посредством механизмов общей резистентности, механизмов биосорбции, адсорбции и оттока. *Bacillus* sp. являются модельными грамположительными бактериями,

Таблица 2

Распределение тяжелых металлов в окружающей среде и микроорганизмы, участвующие в биодegradации (по Sayuqal, Ahmed, 2021)

Металл	Микроорганизм	Распределение в окружающей среде	Ссылка
As	<i>Sporosarcina ginsengisoli</i>	Почва, извержение вулкана	Sharma et al., 2000; Ojuederie, Babalola, 2017; Tanmoy, Nimai, 2019
Cd	<i>Bacillus</i> sp. <i>Klebsiella planticola</i>	Почва, осадочные породы, вода	Rani et al., 2010; Kapahi, Sachdeva, 2019
Cr	<i>B. cereus</i> XMCr-6 <i>B. cereus</i> <i>Pseudomonas putida</i> <i>Enterobacter cloacae</i> B2-DHA <i>B. subtilis</i>	Все возможные среды (объекты окружающей среды)	Kanmani et al., 2012; Dong et al., 2013; Balamurugan et al., 2014; Rahman et al., 2015
Pb	<i>Rhodobacter sphaeroides</i> <i>Leclercia adecarboxylata</i> <i>Kocuria flava</i>	Почва	Rigoletto et al., 2020
Hg	<i>Bacillus</i> sp. strain CSB_B078 <i>Klebsiella pneumoniae</i> isolate <i>Enterobacter</i> sp. strain 08 <i>Acinetobacter seohaensis</i> strain	Вода, почва, воздух	Pushkar et al., 2019
Cu	<i>Kocuria flava</i>	Земная кора, океаны, озера и реки	Coelho et al., 2015
Zn	<i>Pseudomonas putida</i>	Поверхностные воды, почва	Pardo et al., 2003; Chen et al., 2005
Ni	<i>Desulfovibrio desulfuricans</i> <i>B. licheniformis</i>	Воздух, почва и вода	Zhou et al., 2007; Kim et al., 2015
Co	<i>Bacillus</i> sp. <i>Rhodopseudomonas palustris</i>	Воздух, почва и вода	Rani et al., 2010; Mani, Kumar, 2014; Gao et al., 2017

которые широко изучались на предмет их биосорбционных способностей и молекулярных механизмов, обеспечивающих их выживание, а также их способности удалять и детоксицировать тяжелые металлы (Alotaibi et al., 2021).

Сорбционные характеристики представителей рода *Bacillus* sp.

Bacillus sp. это грамположительные палочковидные, спорообразующие (Cai et al., 2019) бактерии, принадлежащие к типу *Firmicutes*. В большинстве источников их характеризуют как почвенные аэробные или факультативно анаэробные микроорганизмы, также они могут быть обнаружены в воздухе, воде, пищевых продуктах, кишечнике человека и животных (Kotb, 2015). С точки зрения особенностей, представленных в виде генетического или коммерческого применения, группа *Bacillus* является наиболее гетерогенной, поскольку некоторые виды хорошо охарактеризованы как условно-патогенные микроорганизмы и производители токсинов, тогда как другие имеют широкое промышленное и медицинское применение (Elshaghabe et al., 2017). Одной из уникальных характеристик *Bacillus* sp. является их способность к образованию спор в экстремальных условиях, которое обычно запускается при дефиците питательных веществ. Данный механизм устойчивости позволяет им выдерживать серьезные воздействия окружающей среды, такие как высыхание, высокая температура, влажность, а также радиация (Wolken et al., 2003). Именно благодаря этой особенности они находят различные коммерческие применения как более эффективные биопрепараты по сравнению с вегетативными клетками (Sanders et al., 2003).

В настоящее время положительные аспекты использования *Bacillus* sp. в различных областях обусловлено их характерными особенностями, а исследования позволили использовать эти особенности в интересах человека. Так, например, в аквакультуре *Bacillus* используются в качестве продуктов биоконтроля (Hong et al., 2005), в медицине, промышленности и охране

окружающей среды преимущество использования грамположительных бактерий, таких как *Bacillus* sp., заключается в том, что они не участвуют в переносе генетического материала от грамотрицательных бактерий. Более того, они быстро размножаются и могут выжить во многих условиях окружающей среды.

Многие представители *Bacillus* sp., такие как *B. subtilis*, *B. coagulans*, *B. pumilus*, *B. licheniformis* и *B. cereus*, используются для разнообразных целей (Sanders et al., 2003).

Результаты многих исследований указывают на безопасность *B. subtilis* для использования пробиотиков из-за демонстрации противомикробного и противоракового действия (Lee et al., 2019). *Bacillus* sp. также используются для производства различных ферментов, таких как амилаза, протеаза, целлюлаза и пектиназа, в пищевой промышленности (Ouattara et al., 2017), а также в некоторых дополнительных питательных веществах, таких как витамины и каротиноиды (Tanaka et al., 2014; Takano, 2016). Так же *Bacillus* sp. широко исследуются на предмет их роли в уменьшении выбросов тяжелых металлов из загрязненной окружающей среды посредством биосорбции (таблица 3), биоаккумуляции и многих других методов, поскольку сообщается о том, что на загрязненных участках часто доминируют грамположительные бактерии из-за их универсальных метаболических свойств и лучшие качества биосорбции (Chikere et al., 2009; Nwinyi et al., 2014).

Таблица 3

Обзор литературных данных исследования биосорбционных характеристик представителей рода *Bacillus* sp. в отношении тяжелых металлов

Металл	Исследуемый микроорганизм	Тестируемая концентрация	Уровень сорбции	Ссылка
1	2	3	4	5
Эссенциальные элементы				
Zn	<i>B. subtilis</i>	178 мг/л	49,70 мг/л	Wierzba, 2015
	<i>Bacillus</i> sp. KF710041	-	73,29 %	Singh, Chopra, 2014
	<i>B. subtilis</i> KF710042	?	78,15 %	
	<i>B. licheniformis</i>	-	53,00 %	Kamika, Momba, 2013
	<i>B. cereus</i>	0–200 мг/л	66,60 мг/г	Joo et al., 2010
	<i>B. jeotgali</i>	75 мг/л	30,00 %	Green-Ruiz et al., 2008
	<i>B. subtilis</i> D215	100 мг/л	63,73 %	Sabae et al., 2006
	<i>B. firmus</i>	100 мг/л	61,80 %	Salehizadeh, Shojaosadati, 2003
Cu	<i>B. altitudinis</i>	100 мг/л	87,00 мг/л	Khan et al., 2022
	<i>B. cereus</i>	100 ppm	54,00 %	Raj et al., 2018
	<i>B. cereus</i>	400 ppm	48,00 %	Rohini, Jayalakshmi., 2015
	<i>B. thuringiensis</i> OSM29	25 мг/л	91,80 %	Oves et al., 2013
	<i>B. licheniformis</i>	5 г/л	32,00 %	Karakagh et al., 2012
	<i>B. thioparans</i>	40 мг/л	27,30 мг/г	Rodríguez-Tirado et al., 2012
	<i>B. subtilis</i> D215	100 мг/л	67,18 %	Sabae et al., 2006
	<i>B. sphaericus</i>	17,6 мг/л	5,60 моль/г	da Costa, Duta, 2001
	<i>B. cereus</i>	44,0 мг/л	5,90 моль/г	
	<i>Bacillus</i> sp.	88,0 мг/л	6,40 моль/г	
<i>Bacillus</i> sp. SG-1	-	60,00 %	He, Tebo, 1998	
Cr	<i>B. cereus</i> NWUAB01	100 мг/л	43,00 %	Ayangbenro, Babalola, 2020
	<i>B. cereus</i>	100 мг/л	81,00 %	Nayak et al., 2018
	<i>B. salmalaya</i> 139SI	50 ppm	20,35 мг/г	Dadrasnia et al., 2015
	<i>B. cereus</i> FA-3	1000 мкг/мл	72,00 %	Singh et al., 2013
	<i>B. licheniformis</i>	15 мг/л	95,00 %	Samarth et al., 2012
	<i>Bacillus</i> sp. B	500–4500 мг/л	47,00 %	Chaturvedi, 2011
	<i>B. marisflavi</i>	200 мг/л	5,78 %	Mishra, Doble, 2008
	<i>B. licheniformis</i>	300 мг/г	69,40 %	Zhou et al., 2007
	<i>B. thuringiensis</i>	250 мг/л	83,30 %	Şahin, Öztürk, 2005
<i>B. licheniformis</i>	-	62,00 мг/г	Zouboulis et al., 2004	

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5
Cr	<i>B. laterosporus</i>		72,60 мг/г	
	<i>B. circulans</i>	0,96 мг/л	34,50 %	Srinath et al., 2002
Mo	<i>Bacillus</i> sp. Zeid 14	-	200,00 мг/л	Adnan et al., 2016
Условно-эссенциальные элементы				
Ni	<i>B. subtilis</i>	2,14 ppm	85,61 %	Mardiyono et al., 2019
	<i>B. subtilis</i> BM1	2–32 мг/л	98,54 %	Al-Gheethi et al., 2017
	<i>B. subtilis</i> BM2		99,2 %	
	<i>B. subtilis</i> BM3		96,3 %	
	<i>B. subtilis</i>	178 мг/л	57,80 мг/г	Wierzba, 2015
	<i>Bacillus</i> sp. KL1	100 ppm	55,06 %	Taran et al., 2015
	<i>B. thuringiensis</i> KUNi1	0–7,5 мм	82,00 %	Das et al., 2014
	<i>B. thuringiensis</i> OSM29	25–150 мг/л	94,00 %	Oves et al., 2013
<i>B. thuringiensis</i>	250 мг/л	15,70 %	Öztürk, 2007	
Mn	<i>B. thuringiensis</i> HM7	400 мг/л	95,04 %	Huang et al., 2020
Ag	<i>B. licheniformis</i> R08	100 мг/л	73,60 мг/г	Sun et al., 2013
Токсичные элементы				
As	<i>Bacillus</i> sp. KM02	100 ppm	51,45 % (As ³⁺)	Dey et al., 2016
	<i>B. licheniformis</i>	0–100 мМ	100 ppm (As ⁰)	Anderson, Cook, 2004
	<i>B. polymyxa</i>	0–20 мМ	100 ppm (As ⁰)	
	<i>Bacillus</i> sp. IIIJ3–1	350 smM (As ⁵⁺) 10 мМ (As ³⁺)	350 smM (As ⁵⁺) 10 мМ (As ³⁺)	Ghosh. et al., 2020
	<i>B. barbaricus</i>	-	20 мМ (As ⁵⁺) 0. мМ (As ³⁺)	Jiménez, et al., 2013
	<i>B. indicus</i> Sd/3T	0 мМ	20 мМ (As ⁵⁺) 30 мМ (As ³⁺)	Suresh et al., 2004
	<i>B. selenatiredreducens</i>	10 мМ	0 мМ (As ⁵⁺) 0,3 мМ (As ³⁺)	Switzer Blum, et al. 1998
	<i>B. arsenicus</i> con a/3	20 мМ	20 мМ (As ⁵⁺)	Shivaji, et al. 2005
		0,5 мМ	0,3 мМ (As ³⁺)	
	<i>B. cereus</i> W2	50 мг/л	1,87 мг/л (As ³⁺)	Miyatake, Hayashi, 2011
	<i>B. cereus</i> EA5	15 мг/л	94,9 %	Mohamed, Farag, 2015
	<i>B. fusiformis</i> EA2	15 мг/л	99,7 %	
	<i>B. arsenicus</i> MTCC 4380	2000 мг/л	89,46 % (As ⁵⁺)	Podder, Majumder, 2016
		1800 мг/л	83,04 % (As ³⁺)	
Cd	<i>B. safensis</i>	40 ppm	83,50 %	Rajesh et al., 2014
		60 ppm	98,10 %	
	<i>B. licheniformis</i>	-	98,34 %	Basha, Rajaganesh, 2014
	<i>B. catenulatus</i> JB-022	150 мг/л	66,00 %	Kim et al., 2015
<i>B. thuringiensis</i> DM55	0,25 мм	79,00 %	El-Helow et al., 2000	
Pb	<i>B. pumilus</i> MF472596	100–1000 ppm	96,00 %	Sahoo, Goli, 2020
	<i>B. subtilis</i> X3	200–1400 мг/л	590,49 мг/г	Qiao et al., 2019
	<i>B. cereus</i>	5–100 мг/л	36,71 мг/г	Pan et al., 2007
	<i>Bacillus</i> sp. S1	75 мг/л	53,00 %	Arifiyanto et al., 2017
		100 мг/л	51,00 %	
	<i>Bacillus</i> sp. SS19	50 мг/мл	57,00 %	
<i>Bacillus</i> sp. AS2	500 ppm	74,50 мг/г (99,50 %)	Cephidian et al., 2016	
Hg	<i>B. thuringiensis</i> CASKS3	200 мг/л	62,40 %	Saranya, et al. 2019
		400 мг/л	54,00 %	
		600 мг/л	40,00 %	
	<i>B. licheniformis</i>	50 мг/л	70,00%	Upadhyay, et al. 2017
	<i>B. cereus</i> BW-03(pPW-05)	5–50 ppm	96,40 %	Dash, Das, 2015
	<i>B. licheniformis</i>	100 мкг/мл	70,00 %	Muneer et al., 2013
	<i>B. cereus</i>	5 мг/л	104,10 мг/г	Sinha, Khare, 2012
<i>Bacillus</i> sp.	1–10 мг/л	7,90 мг/г	Green-Ruiz, 2006	

Примечание к таблице. ppm – частей на миллион (10⁻⁶ - 1 мг/кг).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая литературные данные, по оценке сорбционных характеристик микроорганизмов, следует отметить высокий интерес международного научного сообщества к данному направлению исследования. Биологическая активность и безопасность применения бактериальной ремедиации обеспечивается не только их полиметалльной резистентностью, но и высокими сорбционными характеристиками условно-токсичных и токсичных элементов. Интерес к представителям рода *Bacillus* sp. обусловлен их способностью к образованию спор в экстремальных условиях, которое обычно запускается при дефиците питательных веществ. Данный механизм обеспечивает их устойчивость к высушиванию, высоким температурам и другим абиотическим и биотическим факторам.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Биотехнологические аспекты использования биоремедиаторов в экологических системах различного уровня организации» № FSGU-2023-0007

Список литературы

- Adnan A. S. M., Abu Zeid I. M., Ahmad S. A., Halmi M. I. E., Abdullah S. R. S., Masdor N. A., Shukor M. S., Shukor M. Y. A molybdenum-reducing *Bacillus* sp. strain Zeid 14 in soils from Sudan that could grow on amides and acetonitrile // Malaysian Journal of Soil Science. – 2016. – Vol. 20. – P. 111–134.
- Al-Gheethi A., Mohamed R., Noman E., Ismail N., Kadir O. A. Removal of heavy metal ions from aqueous solutions using *Bacillus subtilis* biomass pre-treated by supercritical carbon dioxide // CLEAN–Soil Air Water. – 2017. – Vol. 45, N 10. – P. 1700356. DOI: org/10.1002/clen.201700356
- Alotaibi B. S., Khan M., Shamim S. Unraveling the Underlying Heavy Metal Detoxification Mechanisms of *Bacillus* Species // Microorganisms. – 2021. – N 9 (8). – 1628 p. DOI: 10.3390/microorganisms9081628
- An Q., Jin L., Deng S., Li Z., Zhang C. Removal of Mn(II) by a nitrifying bacterium *Acinetobacter* sp. AL-6: efficiency and mechanisms // Environmental Science and Pollution Research. – 2021. – Vol. 28. – P. 31218–31229. DOI: 10.1007/s11356-021-12764-6.
- Anderson C. R., Cook G. M. Isolation and characterization of arsenate-reducing bacteria from arsenic-contaminated sites in New Zealand. Current Microbiology. – 2004. – N 48 (5). – P. 341–7. DOI: 10.1007/s00284-003-4205-3.
- Arifiyanto A., Apriyanti F. D., Purwaningsih P., Kalqutny S. H., Agustina D., Surtiningsih T., Shovitri M., Zulaika E. Lead (Pb) bioaccumulation; Genera *Bacillus* isolate S1 and SS19 as a case study // AIP Conference Proceedings. – 2017. – N 1854. – P. 020003. DOI 10.1063/1.4985394.
- Ayangbenro A. S., Babalola O. O. A New Strategy for Heavy Metal Polluted Environments: A Review of Microbial Biosorbents // International Journal of Environmental Research and Public Health. – 2017. – N 14 (1). – P. 94. DOI: 10.3390/ijerph14010094.
- Ayangbenro A. S., Babalola O. O. Genomic analysis of *Bacillus cereus* NWUAB01 and its heavy metal removal from polluted soil // Scientific reports. – 2020. – N 10 (1). – P. 19660. DOI. 10.1038/s41598-020-75170-x.
- Azubuike C. C., Chikere C. B., Okpokwasili G. C. Bioremediation techniques–classification based on site of application: principles, advantages, limitations and prospects // World Journal of Microbiology & Biotechnology. – 2016. – Vol. 32. – P. 180. DOI. 10.1007/s11274-016-2137-x.
- Bai Y., Su J., Wen Q., Li G., Xue L., Huang T. Removal of tetracycline by denitrifying Mn(II)-oxidizing bacterium *Pseudomonas* sp. H117 and biomaterials (BMO and MBMO): Efficiency and mechanisms // Bioresource Technology. – 2020. – N 312. – P. 123565. DOI 10.1016/j.biortech.2020.123565.
- Balamurugan D., Udayasooriyar C., Kamaladevi B. Chromium (VI) reduction by *Pseudomonas putida* and *Bacillus subtilis* isolated from contaminated soils // International Journal of Environmental Sciences. – 2014. – Vol. 5. N 3. – P. 522. DOI 10.6088/ijes.2014050100046.
- Basha S. A., Rajaganesh K. Microbial bioremediation of heavy metals from textile industry dye effluents using isolated bacterial strains // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences (IJCMAS). – 2014. – Vol. 3. – P. 785–794.
- Blindauer C. A., Harrison M. D., Robinson A. K., Parkinson J. A., Bowness P. W., Sadler P. J., Robinson N. J. Multiple bacteria encode metallothioneins and SmtA-like zinc fingers // Molecular Microbiology. – 2002, N 45 (5). – P. 1421–1432. DOI: 10.1046/j.1365-2958.2002.03109.x.
- Bouchez T., Patureau D., Dabert P., Juretschko S., Doré J., Delgenès P., Moletta R., Wagner M.. Ecological study of a bioaugmentation failure // Environmental microbiology. – 2000. – Vol. 2, N 2. – P. 179–190. DOI: 10.1046/j.1462-2920.2000.00091.x.
- Cai D., Rao Y., Zhan Y., Wang Q., Chen S. Engineering *Bacillus* for efficient production of heterologous protein: current progress, challenge and prospect // Journal of Applied Microbiology. – 2019. – N 126 (6). – P. 1632–1642. DOI: 10.1111/jam.14192.

- Cephidian A., Makhdoumi A., Mashreghi M., Mahmudy Gharai M. H. Removal of anthropogenic lead pollutions by a potent *Bacillus* species AS2 isolated from geogenic contaminated site // International journal of environmental science and technology. – 2016. – Vol. 13. – P. 2135–2142. DOI: 10.1007/s13762-016-1023-2.
- Chaturvedi M. K. Studies on chromate removal by chromium-resistant *Bacillus* sp. isolated from tannery effluent // Journal of Environmental Protection. – 2011. – Vol. 2, N 01. – P. 76–82. DOI:10.4236/jep.2011.21008.
- Chen X. C., Wang Y. P., Lin Q., Shi J. Y., Wu W. X., Chen Y. X. Biosorption of copper (II) and zinc (II) from aqueous solution by *Pseudomonas putida* CZ1 // Colloids and Surfaces B: Biointerfaces. – 2005. – Vol. 46, N 2. – P. 101–107. DOI: 10.1016/j.colsurfb.2005.10.003.
- Chen Z., Pan X., Chen H., Lin Z., Guan X. Investigation of lead(II) uptake by *Bacillus thuringiensis* 016 // World Journal of Microbiology & Biotechnology. – 2015. – Vol. 31, N 11 – P. 1729–36. DOI: 10.1007/s11274-015-1923-1.
- Chikere C. B., Okpokwasili G. C., Chikere B. O. Bacterial diversity in a tropical crude oil-polluted soil undergoing bioremediation // African Journal of Biotechnology. – 2009. – Vol. 8. – P. 2535–2540.
- Chipasa K. B., Mędrzycka K. Behavior of lipids in biological wastewater treatment processes // Journal of industrial microbiology and biotechnology. – 2006. – Vol. 33, N 8. – P. 635–645. DOI: 10.1007/s10295-006-0099-y
- Coelho L. M., Rezende H. C., Coelho L. M., De Sousa P. A., Melo D. F., Coelho N. M. Bioremediation of polluted waters using microorganisms // Advances in Bioremediation of Wastewater and Polluted Soil. – 2015. – Vol. 10. – P. 60770. DOI:10.5772/60770.
- da Costa A. C. A., Duta F. P. Bioaccumulation of copper, zinc, cadmium and lead by *Bacillus* sp., *Bacillus cereus*, *Bacillus sphaericus* and *Bacillus subtilis* // Brazilian Journal of Microbiology. – 2001. – Vol. 32. – P. 1–5. DOI: 10.1590/S1517-83822001000100001.
- Dadrasnia A., Chuan Wei K. S., Shahsavari N., Azirun M. S., Ismail S. Biosorption potential of *Bacillus salmalaya* strain 139SI for removal of Cr (VI) from aqueous solution // International journal of environmental research and public health. – 2015. – Vol. 2, N 12. – P. 15321–15338. DOI: 10.3390/ijerph121214985.
- Das P., Sinha S., Mukherjee S. K. Nickel bioremediation potential of *Bacillus thuringiensis* KUNi1 and some environmental factors in nickel removal // Bioremediation journal. – 2014. – Vol. 18, N 2. – P. 169–177. DOI: 10.1080/10889868.2014.889071
- Das S., Dash H. R., Chakraborty J. Genetic basis and importance of metal resistant genes in bacteria for bioremediation of contaminated environments with toxic metal pollutants // Applied microbiology and biotechnology. – 2016. – T. 100. – P. 2967–2984.
- Dash H. R., Das S. Bioremediation of inorganic mercury through volatilization and biosorption by transgenic *Bacillus cereus* BW-03 (pPW-05) // International Biodeterioration & Biodegradation. – 2015. – Vol. 103. – P. 179–185. DOI: 10.1016/j.ibiod.2015.04.022.
- Dell'Anno F., Brunet C., van Zyl L. J., Trindade M., Golyshin P. N., Dell'Anno A., Ianora A., Sansone C. Degradation of hydrocarbons and heavy metal reduction by marine bacteria in highly contaminated sediments // Microorganisms. – 2020. – Vol. 8. – P. 1402. DOI: 10.3390/microorganisms8091402.
- Dey U., Chatterjee S., Mondal N. K. Isolation and characterization of arsenic-resistant bacteria and possible application in bioremediation // Biotechnology Reports. – 2016. – N 10. – P. 1–7. DOI: 10.1016/j.btre.2016.02.002.
- Díaz A., Marrero J., Cabrera G., Coto O., Gómez J. M. Biosorption of nickel, cobalt, zinc and copper ions by *Serratia marcescens* strain 16 in mono and multimetallic systems // Biodegradation. – 2022a. – N 33 (1). – P. 33–43. DOI: 10.1007/s10532-021-09964-9.
- Díaz A., Marrero J., Cabrera G., Coto O., Gómez J. M. Optimization of nickel and cobalt biosorption by native *Serratia marcescens* strains isolated from serpentine deposits using response surface methodology // Environmental Monitoring and Assessment. – 2022b. – Vol. 10, N 194 (3). – P. 167. DOI: 10.1007/s10661-022-09816-w.
- Dong G., Wang Y., Gong L., Wang M., Wang H., He N., Zheng Y., Li Q. Formation of soluble Cr (III) end-products and nanoparticles during Cr (VI) reduction by *Bacillus cereus* strain XMCr-6 // Biochemical engineering journal. – 2013. – Vol. 70. – P. 166–172. DOI: 10.1016/j.bej.2012.11.002.
- El-Helow E. R., Sabry S. A., Amer R. M. Cadmium biosorption by a cadmium resistant strain of *Bacillus thuringiensis*: regulation and optimization of cell surface affinity for metal cations // BioMetals. – 2000. – N 13 (4). P. 273–280. DOI: 10.1023/a:1009291931258.
- Elshaghabee F. M., Rokana N., Gulhane R. D., Sharma C., Panwar H. *Bacillus* as potential probiotics: status, concerns, and future perspectives // Frontiers in microbiology. – 2017. – Vol. 8. – P. 1490. DOI: 10.3389/fmicb.2017.01490.
- Fomina M., Gadd G. M. Biosorption: current perspectives on concept, definition and application // Bioresource Technology. – 2014. – N 160. P. 3–14. DOI: 10.1016/j.biortech.2013.12.102.
- Gadd G. M. Bioremediation potential of microbial mechanisms of metal mobilization and immobilization // Current Opinion in Biotechnology. – 2000. – Vol. 11, N 3. – P. 271–279. DOI: 10.1016/S0958-1669(00)00095-1.
- Gao R., Wang Y., Zhang Y., Tong J., Dai W. Cobalt (II) bioaccumulation and distribution in *Rhodopseudomonas palustris* // Biotechnology & Biotechnological Equipment. – 2017. – Vol. 31, N 3. – P. 527–534. DOI: 10.1080/13102818.2017.1292148.
- Gavrilescu M. Removal of heavy metals from the environment by biosorption // Engineering in Life Sciences. – 2004. – Vol. 4. – P. 219–232. DOI: 10.1002/elsc.20040026
- Ghosh S., Mohapatra B., Satyanarayana T., Sar P. Molecular and taxonomic characterization of arsenic (As) transforming *Bacillus* sp. strain IIIJ3–1 isolated from As-contaminated groundwater of Brahmaputra river basin, India // BMC Microbiology. – 2020. – Vol. 20. – P. 256. DOI: 10.1186/s12866-020-01893-6.

- Green-Ruiz C., Rodriguez-Tirado V., Gomez-Gil B. Cadmium and zinc removal from aqueous solutions by *Bacillus jeotgali*: pH, salinity and temperature effects // *Bioresour Technol.* – 2008. – 99 (9). P. 3864–3870. DOI: 10.1016/j.biortech.2007.06.047.
- Green-Ruiz C. Mercury(II) removal from aqueous solutions by nonviable *Bacillus* sp. from a tropical estuary // *Bioresour Technol.* – 2006. – N 97(15). – P. 1907–11. DOI: 10.1016/j.biortech.2005.08.014.
- He L. M., Tebo B. M. Surface Charge Properties of and Cu(II) Adsorption by Spores of the Marine *Bacillus* sp. Strain SG-1 // *Applied and Environmental Microbiology.* – 1998. – N 64(3). – P. 1123–9. DOI: 10.1128/AEM.64.3.1123-1129.1998.
- Hong H. A., Duc L. H., Cutting S. M. The Use of Bacterial Spore Formers as Probiotics // *FEMS Microbiology Reviews.* – 2005. – N 29(4). – P. 813–835. DOI: 10.1016/j.femsre.2004.12.001
- Huang H., Zhao Y., Xu Z., Ding Y., Zhou X., Dong M. A high Mn(II)-tolerance strain, *Bacillus thuringiensis* HM7, isolated from manganese ore and its biosorption characteristics // *PeerJ Publishing.* – 2020. – N 8. – P. 8589 DOI: 10.7717/peerj.8589.
- Huang X., Nong X., Liang K., Chen P., Zhao Y., Jiang D., Xiong J. Efficient Mn(II) removal mechanism by *Serratia marcescens* QZB-1 at high manganese concentration // *Frontiers in Microbiology.* – 2023. – N 14. – P. 1150849. DOI: 10.3389/fmicb.2023.1150849.
- Issazadeh K., Jahanpour N., Pourghorbanali F., Raeisi G., Faekhondeh J. Heavy metals resistance by bacterial strains // *Annals of Biological Research.* – 2013. – Vol. 4. – N 2. – P. 60–63.
- Jakovljević V., Grujić S., Simić Z., Ostojić A., Radojević I. Finding the best combination of autochthonous microorganisms with the most effective biosorption ability for heavy metals removal from wastewater // *Frontiers in Microbiology.* – 2022. – N 13. – P. 1017372. DOI: 10.3389/fmicb.2022.1017372.
- Jiménez G., Blanch A. R., Tamames J., Rosselló-Mora R. Complete Genome Sequence of *Bacillus toyonensis* BCT-7112T, the Active Ingredient of the Feed Additive Preparation Toyocerin // *Genome Announcements.* – 2013. – N 1 (6). – P. 01080–13. DOI: 10.1128/genomeA.01080-13.
- Joo J. H., Hassan S. H., Oh S. E. Comparative study of biosorption of Zn²⁺ by *Pseudomonas aeruginosa* and *Bacillus cereus* // *International Biodeterioration & Biodegradation.* – 2010. – Vol. 64, N 8. – P. 734–741. DOI: 10.1016/j.ibiod.2010.08.007.
- Kaksonen A. H., Puhakka J. A. Sulfate reduction based bioprocesses for the treatment of acid mine drainage and the recovery of metals // *Engineering in Life Sciences.* – 2007. – T. 7 (6). – P. 541–564.
- Kamika I., Momba M. N. Assessing the resistance and bioremediation ability of selected bacterial and protozoan species to heavy metals in metal-rich industrial wastewater // *BMC Microbiology.* – 2013, N 6. – P. 13–28. DOI: 10.1186/1471-2180-13-28.
- Kanmani P., Aravind J., Preston D. Remediation of chromium contaminants using bacteria // *International journal of Environmental Science and Technology.* – 2012. – N 9. P. 183–193. DOI: 10.1007/s13762-011-0013-7.
- Kapahi M., Sachdeva S. Bioremediation options for heavy metal pollution // *Journal of health and pollution.* – 2019. – Vol. 9. N 24 – P. 191–203.
- Karakagh R. M., Chorom M., Motamedi H., Kalkhajeh Y. K., Oustan S. Biosorption of Cd and Ni by inactivated bacteria isolated from agricultural soil treated with sewage sludge // *Ecohydrology & Hydrobiology.* – 2012. – Vol. 12, N 3. – P. 191–198. DOI: 10.1016/S1642-3593(12)70203-3.
- Khan M., Ijaz M., Chotana G. A., Murtaza G., Malik A., Shamim S. *Bacillus altitudinis* MT422188: A potential agent for zinc bioremediation // *Bioremediation Journal.* – 2022. – Vol. 26, N 3. – P. 228–248. DOI: 10.1080/10889868.2021.1927973.
- Kim I. H., Choi J. H., Joo J. O., Kim Y. K., Choi J. W., Oh B. K. Development of a microbe-zeolite carrier for the effective elimination of heavy metals from seawater // *Journal of microbiology and biotechnology.* – 2015. – Vol. 25, N 9. – P.1542–1546. DOI: 10.4014/jmb.1504.04067.
- Kim S. Y., Jin M. R., Chung C. H., Yun Y. S., Jahng K. Y., Yu K. Y. Biosorption of cationic basic dye and cadmium by the novel biosorbent *Bacillus catenulatus* JB-022 strain // *Journal of bioscience and bioengineering.* – 2015. – Vol. 119, N 4. – P. 433–439. DOI: 10.1016/j.jbiosc.2014.09.022.
- Kotb E. Purification and partial characterization of serine fibrinolytic enzyme from *Bacillus megaterium* KSK-07 isolated from kishk, a traditional Egyptian fermented food // *Applied Biochemistry and Microbiology.* – 2015. – Vol. 51. – P. 34–43. DOI: 10.1134/S000368381501007X.
- Kumawat T. K., Kumawat V., Sharma S., Kandwani N., Biyani M. Applications of EPS in environmental bioremediations // In *Microbial Exopolysaccharides as Novel and Significant Biomaterials*, 1st ed., Nadda A. K., Sajna K. V., Sharma S., Eds.; Springer: Cham, Switzerland. – 2021. P. 285–302.
- Lee N. K., Kim W. S., Paik H. D. *Bacillus* strains as human probiotics: characterization, safety, microbiome, and probiotic carrier // *Food Science and Biotechnology.* – 2019. – Vol. 28. – P. 1297–1305. DOI: 10.1007/s10068-019-00691-9.
- Liaqat I., Muhammad N., Ara C., Hanif U., Andleeb S., Arshad M., Aftab M. N., Raza C., Mubin M. Bioremediation of heavy metals polluted environment and decolourization of black liquor using microbial biofilms // *Molecular Biology Reports.* – 2023. – N 50 (5). – P. 3985–3997. DOI: 10.1007/s11033-023-08334-3.
- Lin C. C., Lin H. L. Remediation of soil contaminated with the heavy metal (Cd²⁺) // *Journal of Hazardous Materials.* – 2005. – N 122 (1-2). P. 7–15. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2005.02.017.

- Liu T., Nakashima S., Hirose K., Uemura Y., Shibasaki M., Katsuhara M., Kasamo K. A metallothionein and CPx-ATPase handle heavy-metal tolerance in the filamentous cyanobacterium *Oscillatoria brevis* // *FEBS Letters*. – 2003. – N 542 (1-3). – P. 159–163. DOI: 10.1016/s0014-5793(03)00370-3.
- Malik A. Metal bioremediation through growing cells // *Environment International*. – 2004. – N 30(2). P. 261–278. DOI: 10.1016/j.envint.2003.08.001.
- Mangunwardoyo W., Sudjarwo T., Patria M. P. Bioremediation of effluent wastewater treatment plant Bojongsoang Bandung Indonesia using consortium aquatic plants and animals // *International Journal of Research and Reviews in Applied Sciences*. – 2013. – Vol. 14, N 1. – P. 150–160.
- Mani D., Kumar C. Biotechnological advances in bioremediation of heavy metals contaminated ecosystems: an overview with special reference to phytoremediation // *International journal of environmental science and technology*. – 2014. – Vol. 11. – P.843–872. DOI: 10.1007/s13762-013-0299-8.
- Mardiyono M., Sajidan S., Masykuri M., Setyono P. Bioremediation of nickel heavy metals in electroplating industrial liquid waste with *Bacillus subtilis* // *International Conference on Science and Applied Science (ICSAS) 2019 AIP Conf. Proc.* – 2022. – 1. DOI: 10.1063/1.5141697.
- Medina-Bellver J. I., Marín P., Delgado A., Rodríguez-Sánchez A., Reyes E., Ramos J. L., Marqués S. Evidence for in situ crude oil biodegradation after the Prestige oil spill // *Environmental microbiology*. – 2005. – Vol.7. N 6. – P. 773–779. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2005.00742.x.
- Mishra S., Doble M. Novel chromium tolerant microorganisms: isolation, characterization and their biosorption capacity // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 2008. – N 71 (3). – P. 874–9. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2007.12.017.
- Miyatake M., Hayashi S. Characteristics of arsenic removal by *Bacillus cereus* strain W2 // *Resources Processing*. – 2011. – Vol. 58. – N 3. – P. 101–107. DOI: 10.4144/rpsj.58.101.
- Mohamed E. A., Farag A. G. Arsenic removal from aqueous solutions by different *Bacillus* and *Lysinibacillus* species // *Bioremediation Journal*. – 2015. – Vol. 19. N 4. – P. 269–276. DOI: 10.1080/10889868.2014.995375.
- Mosa K. A., Saadoun I., Kumar K., Helmy M., Dhankher O. P. Potential Biotechnological Strategies for the Cleanup of Heavy Metals and Metalloids // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – N 7. – P. 303. DOI: 10.3389/fpls.2016.00303.
- Muneer B., Iqbal M. J., Shakoori F. R., Shakoori A. R. Tolerance and biosorption of mercury by microbial consortia: Potential use in bioremediation of wastewater // *Pakistan Journal of Zoology*. – 2013. – Vol. 45. – P. 247–254.
- Nayak A. K., Panda S. S., Basu A., Dhal N. K. Enhancement of toxic Cr (VI), Fe, and other heavy metals phytoremediation by the synergistic combination of native *Bacillus cereus* strain and *Vetiveria zizanioides* L. // *International journal of phytoremediation*. – 2018. – Vol. 20, N 7. – P. 682–691. DOI: 10.1080/15226514.2017.1413332.
- Nwinyi O. C., Kanu I. A., Tunde A., Ajanaku K. O. Characterization of diesel degrading bacterial species from contaminated tropical ecosystem // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. – 2014. – Vol. 57. – P. 789–796. DOI: 10.1590/S1516-8913201402250.
- Ojuederie O. B., Babalola O. O. Microbial and Plant-Assisted Bioremediation of Heavy Metal Polluted Environments: A Review // *International Journal of Environmental Research and Public Health (IJERPH)*. – 2017. – N 14(12). – P. 1504. DOI: 10.3390/ijerph14121504.
- Oliveira A. F., Machado R. B., Ferreira A. M., Sena I. D. S., Silveira M. E., Almeida A. M. S., Braga F. S., Rodrigues A. B. L., Bezerra R. M., Ferreira I. M., Florentino A. C. Copper-Contaminated Substrate Biosorption by *Penicillium* sp. Isolated from Kefir Grains // *Microorganisms*. – 2023. – N 11(6). P. 1439. DOI: 10.3390/microorganisms11061439.
- Ouattara H. G., Reverchon S., Niamke S. L., Nasser W. Regulation of the synthesis of pulp degrading enzymes in *Bacillus* isolated from cocoa fermentation // *Food Microbiology*. – 2017. – Vol. 63. – P. 255–262. DOI: 10.1016/j.fm.2016.12.004.
- Oves M., Khan M. S., Zaidi A. Biosorption of heavy metals by *Bacillus thuringiensis* strain OSM29 originating from industrial effluent contaminated north Indian soil // *Saudi journal of biological sciences*. – 2013. – Vol. 20, N 2. – P. 121–129. DOI: 10.1016/j.sjbs.2012.11.006
- Öztürk A. Removal of nickel from aqueous solution by the bacterium *Bacillus thuringiensis* // *Journal of Hazardous Materials*. – 2007. – Vol. 147, N 1–2. – P. 518–523. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2007.01.047.
- Pal A., Paul A. K. Microbial extracellular polymeric substances: central elements in heavy metal bioremediation // *Indian Journal of Microbiology*. 2008. – N 48 (1). – P. 49–64. DOI: 10.1007/s12088-008-0006-5.
- Pan J. H., Liu R. X., Tang H. X. Surface reaction of *Bacillus cereus* biomass and its biosorption for lead and copper ions // *Journal of Environmental Sciences*. – 2007. – Vol. 19, N 4. – P. 403–408. DOI: 10.1016/S1001-0742(07)60067-9.
- Pardo R., Herguedas M., Barrado E., Vega M. Biosorption of cadmium, copper, lead and zinc by inactive biomass of *Pseudomonas putida* // *Analytical and Bioanalytical Chemistry*. – 2003. – Vol. 376. – P. 26–32. DOI: 10.1007/s00216-003-1843-z.
- Park D., Yun Y. S., Park J. M. The past, present, and future trends of biosorption // *Biotechnol Bioproc E*. – 2010. – Vol. 15. – P. 86–102. DOI: 10.1007/s12257-009-0199-4.
- Pham V. H. T., Kim J., Chang S., Chung W. Bacterial biosorbents, an efficient heavy metals green clean-up strategy: Prospects, challenges, and opportunities // *Microorganisms*. – 2022. – Vol. 10. – P. 610. DOI: 10.3390/microorganisms10030610
- Podder M. S., Majumder C. B. Biosorptive Performance of *Bacillus arsenicus* MTCC 4380 Biofilm Supported on Sawdust/MnFe₂O₄ Composite for the Removal of As(III) and As(V) // *Water Conservation Science and Engineering*. – 2016. – Vol. 1. – P.103–125. DOI: 10.1007/s41101-016-0007-x.
- Pushkar B., Sevak P., Singh A. Bioremediation treatment process through mercury-resistant bacteria isolated from Mithi river // *Appl Water Sci*. – 2019. – Vol. 9. – P. 117. DOI: 10.1007/s13201-019-0998-5.

Qiao W., Zhang Y., Xia H., Luo Y., Liu S., Wang S., Wang W. Bioimmobilization of lead by *Bacillus subtilis* X3 biomass isolated from lead mine soil under promotion of multiple adsorption mechanisms // Royal Society open science. – 2019. – Vol. 6, N 2. – P. 181701. DOI: 10.1098/rsos.181701.

Rahman A., Nahar N., Nawani N. N., Jass J., Hossain K., Saud Z. A., Saha A. K., Ghosh S., Olsson B., Mandal A. Bioremediation of hexavalent chromium (VI) by a soil-borne bacterium, *Enterobacter cloacae* B2-DHA // Journal of Environmental Science and Health, Part A. – 2015. – Vol. 50, N 11. – P. 1136–1147. DOI: 10.1080/10934529.2015.1047670.

Raj A. S., Muthukumar P. V., Bharathiraja B., Priya M. Comparative biosorption capacity of copper and chromium by *Bacillus cereus* // International Journal of Engineering & Technology. – 2018. – Vol. 7. – P. 442–444. DOI:10.14419/ijet.v7i3.34.19355.

Rajesh P., Athiappan M., Paul R., Raj K. D. Bioremediation of cadmium by *Bacillus safensis* (JX126862), a marine bacterium isolated from mangrove sediments // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. – 2014. – Vol. 3, N 12. – P. 326–335.

Rani M. J., Hemambika B., Hemapriya J., Kannan V. R. Comparative assessment of heavy metal removal by immobilized and dead bacterial cells: a biosorption approach // African Journal of Environmental Science and Technology. – 2010. – Vol. 4. – N 2. – P.77–83.

Rigoletto M., Calza P., Gaggero E., Malandrino M., Fabbri D. Bioremediation methods for the recovery of lead-contaminated soils: A review // Applied Sciences. – 2020. – Vol. 10, N 10. – P. 3528. DOI: 10.3390/app10103528.

Rodríguez-Tirado V., Green-Ruiz C., Gómez-Gil B. Cu and Pb biosorption on *Bacillus thioparans* strain U3 in aqueous solution: Kinetic and equilibrium studies // Chemical Engineering Journal. – 2012. – Vol. 181. – P. 352–359. DOI: 10.1016/j.cej.2011.11.091.

Rohini B., Jayalakshmi S. Bioremediation potential of *Bacillus cereus* against copper and other heavy metals // International Journal of Advanced Research in Biological Sciences. – 2015. – Vol. 2, N 2. – P. 200–209.

Sabae S. Z., Hazaa M., Hallim S. A., Awany N. M., Daboor S. M. Bioremediation of Zn²⁺, Cu²⁺ and Fe²⁺ using *Bacillus subtilis* D215 and *Pseudomonas putida* biovar A D225 // Bioscience Research. – 2006. – Vol. 3. – P.189–204.

Şahin Y., Öztürk A. Biosorption of chromium (VI) ions from aqueous solution by the bacterium *Bacillus thuringiensis* // Process Biochemistry. – 2005. – Vol. 40, N 5. – P. 1895–1901. DOI: 10.1016/j.procbio.2004.07.002.

Sahoo S., Goli D. Bioremediation of lead by a halophilic bacteria *Bacillus pumilus* isolated from the mangrove regions of Karnataka // International Journal of Science and Research. – 2020. – Vol. 9. – P. 1337–1343. DOI: 10.21275/ART20204172.

Salehizadeh H., Shojasadati S. A. Removal of metal ions from aqueous solution by polysaccharide produced from *Bacillus firmus* // Water Research. – 2003. Vol. 37, N 17. – P. 4231–4235. DOI: 10.1016/S0043-1354(03)00418-4.

Samarth D. P., Chandekar C. J., Bhadekar R. K. Biosorption of heavy metals from aqueous solution using *Bacillus licheniformis* // International Journal of Pure and Applied Sciences and Technology. – 2012. – Vol. 10, N 2. – P. 12–19.

Sanders M. E., Morelli L., Tompkins T. A. Sporeformers as Human Probiotics: *Bacillus*, *Sporolactobacillus*, and *Brevibacillus*. // Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety. – 2003. – N 2 (3). – P. 101–110. DOI: 10.1111/j.1541-4337.2003.tb00017.x.

Saranya K., Sundaramanickam A., Shekhar S., Swaminathan S. Biosorption of mercury by *Bacillus thuringiensis* (CASKS3) isolated from mangrove sediments of southeast coast India // Indian Journal of Geo-Marine Sciences. – 2019. – Vol. 48. – P.143–150. <http://nopr.niscpr.res.in/handle/123456789/45639>.

Sayqal A., Ahmed O. B. Advances in Heavy Metal Bioremediation: An Overview // Applied Bionics Biomechanics. – 2021. – N 5. – P. 1–8. DOI: 10.1155/2021/1609149.

Sharma B., Shukla P. Lead bioaccumulation mediated by *Bacillus cereus* BPS-9 from an industrial waste contaminated site encoding heavy metal resistant genes and their transporters // Journal of Hazardous Materials. – 2021. – N 401. – P. 123285. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.123285.

Sharma P. K., Balkwill D. L., Frenkel A., Vairavamurthy M. A. A new *Klebsiella planticola* strain (Cd-1) grows anaerobically at high cadmium concentrations and precipitates cadmium sulfide // Applied and Environmental Microbiology. – 2000. – N 66 (7). – P. 3083–7. DOI: 10.1128/AEM.66.7.3083-3087.2000.

Shivaji S., Suresh K., Chaturvedi P., Dube S., Sengupta S. *Bacillus arsenicus* sp. nov., an arsenic-resistant bacterium isolated from a siderite concretion in West Bengal, India // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2005. – N 55 (Pt 3). – P. 1123–1127. DOI: 10.1099/ijs.0.63476-0.

Siddiquee S., Rovina K., Azad S. A., Naher L., Suryani S., Chaikaew P. Heavy Metal Contaminants Removal from Wastewater Using the Potential Filamentous Fungi Biomass: A Review // Journal of Microbial & Biochemical Technology. – 2015. – Vol. 7. – P. 384–393. DOI:10.4172/1948-5948.1000243

Singh N., Verma T., Gaur R. Detoxification of hexavalent chromium by an indigenous facultative anaerobic *Bacillus cereus* strain isolated from tannery effluent // African journal of biotechnology. – 2013. – Vol. 12, N 10. – P. 1091–1103.

Singh P. P., Chopra A. K. Removal of Zn²⁺ and Pb²⁺ using new isolates of *Bacillus* spp. PPS03 and *Bacillus subtilis* PPS04 from paper mill effluents using indigenously designed Bench-top Bioreactor // Journal of Applied and Natural Science. – 2014. – Vol. 6, N 1. – P. 47–56.

Sinha A., Khare S. K. Mercury bioremediation by mercury accumulating *Enterobacter* sp. cells and its alginate immobilized application // Biodegradation. – 2012. – N 23 (1). – P. 25–34. DOI: 10.1007/s10532-011-9483-z.

Srinath T., Verma T., Ramteke P. W., Garg S. K. Chromium (VI) biosorption and bioaccumulation by chromate resistant bacteria // Chemosphere. – 2002. – N 48 (4). – P. 427–435. DOI: 10.1016/S0045-6535(02)00089-9.

- Su C. A review on heavy metal contamination in the soil worldwide: Situation, impact and remediation techniques // *Environmental Skeptics and Critics*. – 2014. – Vol. 3, N 2. – P. 24.
- Sun D., Li X., Zhang G. Biosorption of Ag(I) from aqueous solution by *Bacillus licheniformis* strain R08 // *Applied Mechanics and Materials*. – 2013. – N 295–298. – P. 129–134. DOI: 10.4028/www.scientific.net/AMM.295-298.129
- Suresh K., Prabakaran S. R., Sengupta S., Shivaji S. *Bacillus indicus* sp. nov., an arsenic-resistant bacterium isolated from an aquifer in West Bengal, India // *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. – 2004. – Vol. 54, N 4. – P. 1369–1375. DOI: 10.1099/ijs.0.03047-0.
- Switzer Blum J., Burns Bindi A., Buzzelli J., Stolz J. F., Oremland R.S. *Bacillus arsenicoselenatis*, sp. nov., and *Bacillus selenitireducens*, sp. nov.: two haloalkaliphiles from Mono Lake, California that respire oxyanions of selenium and arsenic // *Archives of Microbiology*. – 1998. – N 171 (1). – P. 19–30. DOI: 10.1007/s002030050673.
- Takano H. The regulatory mechanism underlying light-inducible production of carotenoids in nonphototrophic bacteria // *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*. – 2016. – Vol. 80. – P. 1264–1273. DOI: 10.1080/09168451.2016.1156478.
- Tanaka K., Takanaka S., Yoshida K. A second-generation *Bacillus* cell factory for rare inositol production // *Bioengineered*. – 2014. – Vol. 5. – P. 331–334. DOI: 10.4161/bioe.29897.
- Tanmoy P., Nimai C. Environmental Arsenic and Selenium Contamination and Approaches Towards Its Bioremediation Through the Exploration of Microbial Adaptations: A Review // *Pedosphere*. – 2019. – Vol. 29, N 5. – P. 554–568. DOI: 10.1016/S1002-0160(19)60829-5.
- Taran M., Sisakhtnezhad S., Azin T. Biological removal of nickel (II) by sp. KL1 in different conditions: optimization by Taguchi statistical approach // *Polish Journal of Chemical Technology*. – 2015. – Vol. 17, N 3. – P. 29–32. DOI: 10.1515/pjct-2015-0046
- Thapa B., Kc A. K., Ghimire A. A review on bioremediation of petroleum hydrocarbon contaminants in soil // *Kathmandu university journal of science, engineering and technology*. – 2012. – Vol. 8, N 1. – P. 164–170.
- Tiquia-Arashiro S. M. Lead absorption mechanisms in bacteria as strategies for lead bioremediation // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2018. – Vol. 102. – P. 5437–5444.
- Upadhyay K. H., Vaishnav A. M., Tipre D. R., Patel B. C., Dave S. R. Kinetics and mechanisms of mercury biosorption by an exopolysaccharide producing marine isolate *Bacillus licheniformis* // *3 Biotech*. – 2017. – Vol. 7. – P. 1–10. DOI: 10.1007/s13205-017-0958-4.
- Vidali M. Bioremediation. an overview // *Pure and applied chemistry*. – 2001. – Vol. 73., N 7. – P. 1163–1172.
- Wei W., Liu X., Sun P., Wang X., Zhu H., Hong M., Mao Z. W., Zhao J. Simple whole-cell biodetection and bioremediation of heavy metals based on an engineered lead-specific operon // *Environmental Science & Technology*. – 2014. – N 48 (6). – P. 3363–71. DOI: 10.1021/es4046567.
- Wierzba S. Biosorption of lead (II), zinc (II) and nickel (II) from industrial wastewater by *Stenotrophomonas maltophilia* and *Bacillus subtilis* // *Polish Journal of Chemical Technology*. – 2015. – Vol. 17, N 1. – P. 79–87. DOI: 10.1515/pjct-2015-0012.
- Wu G., Kang H., Zhang X., Shao H., Chu L., Ruan C. A critical review on the bio-removal of hazardous heavy metals from contaminated soils: issues, progress, eco-environmental concerns and opportunities // *Journal of Hazardous Materials*. – 2010. – N 174 (1-3). – P. 1–8. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2009.09.113.
- Wu J., Kang F., Wang Z., Song L., Guan X., Zhou H. Manganese removal and product characteristics of a marine manganese-oxidizing bacterium *Bacillus* sp. FF-1 // *International Microbiology*. – 2022. – N 25 (4). – P. 701–708. DOI: 10.1007/s10123-022-00254-9.
- Yang T., Chen M. L., Wang J. H. Genetic and chemical modification of cells for selective separation and analysis of heavy metals of biological or environmental significance // *TrAC Trends in Analytical Chemistry*. – 2015. – Vol. 66. – P. 90–102. DOI: 10.1016/j.trac.2014.11.016.
- Zabochnicka-Świątek M., Krzywonos M. Potentials of biosorption and bioaccumulation processes for heavy metal removal // *Polish Journal of Environmental Studies*. – 2014. – Vol. 23. – P. 551–561.
- Zhou M., Liu Y., Zeng G., Li X., Xu W., Fan T. Kinetic and equilibrium studies of Cr (VI) biosorption by dead *Bacillus licheniformis* biomass // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2007. – Vol. 23. – P. 43–48. DOI: 10.1007/s11274-006-9191-8.
- Zouboulis A. I., Loukidou M. X., Matis K. A. Biosorption of toxic metals from aqueous solutions by bacteria strains isolated from metal-polluted soils // *Process biochemistry*. – 2004. – Vol. 39, N 8. – P. 909–916. DOI: 10.1016/S0032-9592(03)00200-0.

Sizentsov A. N., Salnikova E. V. Bacterial Remediation and Prospects for its Utilization (Review) // *Ekosistemy*. 2024. Iss. 38. P. 150–165.

The escalating technogenic burden on the environment has adverse effects on ecological systems at various levels. Heavy metals significantly contribute to environmental contamination due to their strong biological impact and cumulative properties. The search for new methodological approaches to mitigate the consequences of technogenic pollution induced by heavy metals is an urgent task for ensuring the environmental sustainability of the region. Physical and chemical remediation techniques have several drawbacks, such as high costs and incomplete removal, which can lead to secondary contamination. Bacterial remediation is a highly efficient method that ensures a reduction in the level of human-induced pressure on the ecological system: bacteria – water – soil – plant – animal – human. The article examines meta-analytical data on the mechanisms of interaction between bacterial cells and metals, as well as methods of soil bioremediation and assessment of the sorption characteristics of microorganisms from the genus *Bacillus* sp. The results of empirical studies presented in the review demonstrate significant bioremediation potential of representatives of this group towards essential and xenobiotic elements from the group of heavy metals. Thus, the level of mercury sorption from substrates can reach up to 96.40 % of the applied concentration, lead – up to 99.5 %, cadmium – 98.3 %, arsenic – 98.3 %, nickel – 99.2 %, chromium – 95.0 %, copper – 91.8 % and zinc – 87.0 %, respectively. The research focuses on developing alternative methods that are not only highly efficient but also environmentally friendly for remediating areas affected by human-induced stress, by utilizing bacterial cell populations. The majority of the analyzed works studies use indigenous strains the tolerance to metals and sorption capacity of which are determined by their selection characteristics under conditions of excessive cationic load of metals on their environment.

Key words: bioremediation, biosorption, heavy metals, detoxification.

Поступила в редакцию 28.02.24

Принята к печати 19.06.24

УДК 594.382.4

DOI: 10.29039/2413-1733-2024-38-166-170

Fruticicola transbaicalia transbaicalia (Schileyko, 1978) (Mollusca, Pulmonata) в Саха (Якутии)

Шиков Е. В.¹, Ноговицын П. Р.², Габышев П. Д.³

¹ Тверской государственный университет
Тверь, Россия

² Ойская средняя школа
с. Ой, Республика Саха (Якутия), Россия

³ Средняя школа им. А. В. Дмитриева
с. Токко, Республика Саха (Якутия), Россия
e_y_schik@mail.ru, oyskaya-school@yandex.ru, gabyshev9403@gmail.com

В Восточной Сибири в Олёкминском районе на юге республики Саха (Якутия) обнаружена *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko, 1978). Моллюски были собраны П. Д. Габышевым и П. Р. Ноговицыным у подножия крутого склона берега реки Чара при впадении в неё реки Токко. Река Чара впадает в реку Олёкма, которая является правым притоком реки Лены. Найденная популяция – самая северо-восточная точка ареала *F. t. transbaicalia*. Вид обитает на глинистом каменистом склоне на карбонатных породах. На склоне разреженный сосняк с подлеском из можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*) и вздутоплодника сибирского (*Phlojodicarpus sibiricus*). Мохово-лишайниковый ярус развит слабо, травяно-кустарничковый покров разрежен и представлен лапчаткой кустарниковой (*Dasiphora fruticosa*) и кровохлебкой лекарственной (*Sanguisorba officinalis*). Общие размеры раковин соответствуют размерам *B. t. transbaicalia*, указанным для этого подвида ранее. На всех раковинах по четыре линии, указывающие на остановки роста в осенне-зимний периоды. Это говорит о пяти зимах, которые пережили улитки до достижения ими половой зрелости и полного формирования раковин. На единственной найденной живой молодой улитке видно, что окраска переднего конца тела и щупальца коричнево-чёрные. Просвечивающее через раковину тело моллюска пёстрое. Оно и определяет окраску улитки. Исследования последних лет поставили под сомнение видовую самостоятельность *F. transbaicalia*. Анализ распространения этих видов в Якутии может помочь в решении этого спорного вопроса.

Ключевые слова: *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko), наземные моллюски республики Саха (Якутии), фауна Сибири.

ВВЕДЕНИЕ

Фауна наземных моллюсков Восточной Сибири изучена недостаточно, поэтому важна каждая новая находка. Обнаружение в республике Саха (Якутия) *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko, 1978) представляет особый интерес. В Сибири обитают два близких вида: *Fruticicola schrencki* (Middendorff, 1851) и *F. t. transbaicalia* (Шилейко 1978; Egorov, Ivanov, 1997; Кантор, Сысоев, 2005; Снегин и др., 2017; Хохуткин и др., 2003). Исследования последних лет поставили под сомнение видовую самостоятельность *F. transbaicalia* (Снегин и др. 2017). Анализ распространения этих видов в Якутии может помочь в решении этого спорного вопроса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы П. Д. Габышева и П. Р. Ноговицына в Олёкминском улусе республики Саха (Якутия) (рис. 1). Моллюски были собраны 28 июля 2018 года у подножия крутого склона берега реки Чары при впадении в неё реки Токко (рис. 2, 4). Местообитание *F. t. transbaicalia* – обрывистый, каменистый склон реки Чары (рис. 3, 5). Здесь на карбонатных породах распространены среднесомкнутые сосняки с развитым подлеском из можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*), разреженным травяно-кустарничковым покровом и слабо развитым мохово-лишайниковым ярусом (Тимофеев и др., 1994). Сизые растения на переднем плане – вздутоплодник сибирский

(*Phlojodicarpus sibiricus*). С жёлтыми цветами лапчатка кустарниковая, или курильский чай (*Dasiphora fruticosa*), рядом – кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), видны камни известняка среди глинистой почвы.

В нашем распоряжении было 3 пустых раковины *B. t. transbaicalia*. Все они были промерены штангенциркулем. Подсчёт числа оборотов проведён по общепринятой методике (Шиков, 2023).

Сокращения: ВР – высота раковины; ШР – ширина раковины; ВУ – высота устья; ШУ – ширина устья; Об – число оборотов раковины.



Рис. 1. Карта России

Чёрной ломаной линией показаны границы Саха. Красный квадрат – район сбора *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko, 1978).

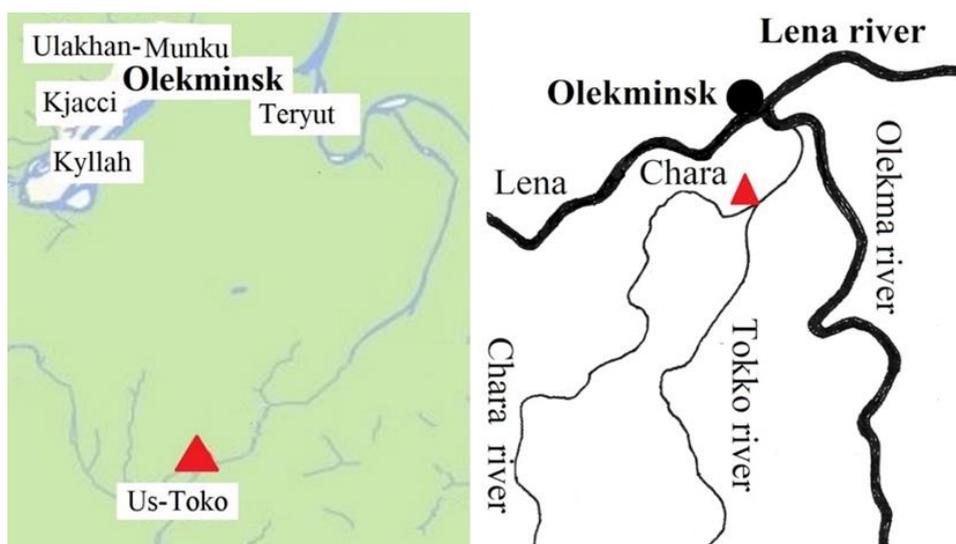


Рис. 2. Место сбора *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko)
(отмечено красным треугольником)

Олёкминский район (слева): голубым показаны реки, зелёным – леса. Схема протекания рек (справа).



Рис. 3. *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko)
Слева живая молодая улитка, справа пустая раковина взрослой улитки.



Рис. 4. Река Чара

РЕЗУЛЬТАТЫ

Промеры раковин:

№1. ВР = 11.6 мм; ШР = 17.5 мм; ВУ = 8.0 мм; ШУ = 9.4 мм; Об = 5.2.

№2. ВР = 11.0 мм; ШР = 17.2 мм; ВУ = 8.9 мм; ШУ = 9.5 мм; Об = 5.2.

№3. ВР = 13.0 мм; ШР = 19.6 мм; ВУ = 9.6 мм; ШУ = 11.0 мм; Об = 5.25.

Общие размеры раковин соответствуют размерам *B. t. transbaicalia*, указанным для этого подвида ранее (Шилейко, 1978). На всех раковинах по четыре линии, указывающие на остановки роста в осенне-зимний периоды. Это говорит о пяти зимах, которые прожили улитки до достижения ими половой зрелости и полного формирования раковин.

На единственной найденной живой молодой улитке видно, что окраска переднего конца тела и щупальца коричнево-чёрные. Просвечивающее через раковину тело моллюска пёстрое. Оно и определяет окраску улитки (рис. 3).



Рис. 5. Место обитания *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko)
Сизые растения на переднем плане – это вздутоплодник сибирский (*Phlojodicarpus sibiricus*).

ОБСУЖДЕНИЕ

F. t. transbaicalia ранее была найдена в разных точках Прибайкалья, в Красноярске и на Среднем Урале (Шилейко, 1978; Egorov, Ivanov, 1997; Хохуткин и др., 2003; Кантор, Сысоев, 2005; Снегин и др., 2017). *F. t. transbaicalia* на юге республики Саха – это самая северо-восточная точка ареала вида. Его находка в Саха расширяет наше представление о распространении данного подвида в Сибири.

Несмотря на продолженные поиски, взрослые живые улитки не были найдены. Это связано с удалённостью места обитания *F. t. transbaicalia* от ближайших селений и отсутствием дорог.

Благодарность. Считаю своим приятным долгом поблагодарить Елену Ивановну Троеву, кандидата биологических наук, старшего научного сотрудника Отдела ботанических исследований Института биологических исследований криолитозоны, обособленного подразделения ФИЦ ЯНЦ СО РАН за помощь в определении растений.

Список литературы

Кантор Ю. И., Сысоев А. В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 627 с.

Снегин Э. А., Сычев А. А., Гребенников М. Е., Снегина Е. А. Оценка генетических дистанций между некоторыми видами семейства Bradybaenidae (Mollusca, Pulmonata) // Генетика. – 2017. – Т. 53, № 2. – С. 240–248.

Хохуткин И. М., Ерохин Н. Г., Гребенников М. Е. Моллюски: Биоразнообразие, экология. Каталоги коллекций Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 238 с.

Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Новая серия. – Л.: Наука, 1978. – Т. 3, вып. 6. – 384 с.

Тимофеев П. А., Исаев И. П., Щербаков И. П. и др. Леса среднетаёжной подзоны Якутии. – Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1994. – 140 с.

Шиков Е. В. Слизни и улитки. Руководство для натуралиста. – Тверь: Е. В. Шиков, 2023. – 332 с.

Egorov R. V., Ivanov D. L. Bradybaenidae // Treasure of Russian Shells, 1997. – N 1. – P. 1-72.

Schikov E.V., Nogovitsyn P. R., Gabyshev P. D. *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko, 1978) (Mollusca, Pulmonata) in Sakha (Yakutia) // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 166–170.

In Eastern Siberia, specifically in the Olekma region in the south of the Republic of Sakha (Yakutia), a population of *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* was discovered (Schileyko, 1978). The mollusks were collected by P. D. Gabyshev and P. R. Nogovitsyn at the foot of the steep slope along the bank of the Chara River at the confluence of the Tokko River. The Chara River flows into the Olekma River, which is a right tributary of the Lena River. The found population is the most northeastern point of the range of *F. t. transbaicalia*. The species inhabits a clayey rocky slope composed of carbonate rocks. On the slope there is a sparse pine forest with an undergrowth of *Juniperus sibirica* and *Phlojodicarpus sibiricus*. The moss-lichen layer is poorly developed, the grass-shrub cover is sparse, represented by *Dasiphora fruticosa* and *Sanguisorba officinalis*. The overall dimensions of the shells correspond to those of *B. t. transbaicalia*, previously indicated for this subspecies. All shells have four lines, indicating growth pauses in the autumn-winter periods, suggesting that the snails experienced five winters before reaching sexual maturity and complete shell formation. The only live juvenile snail found displays dark brown coloration at the anterior end of its body and tentacles. The body of the mollusk visible through the shell is mottled. It determines the snail's coloration. Research in recent years has cast doubt on the species independence of *F. transbaicalia*. Analysis of the distribution of these species in Yakutia can contribute to resolving this controversial issue.

Key words: *Fruticicola transbaicalia transbaicalia* (Schileyko), terrestrial mollusks of the Republic of Sakha (Yakutia), fauna of Siberia.

Поступила в редакцию 24.07.24

Принята к печати 12.08.24

Первый факт успешного гнездования обыкновенного фламинго *Phoenicopterus roseus* Pallas, 1811 (Aves, Phoenicopteriformes) в Крыму

Гринченко А. Б., Прокопов Г. А.^{1,2}

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

² Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
from.grin.valley@mail.ru, prokopovga@mail.ru

Залив Сиваш за последние 10 лет претерпел значительные изменения, связанные с перекрытием Северо-Крымского канала. Значительно выросла солёность, что способствовало формированию кормовой базы обыкновенного (розового) фламинго (*Phoenicopterus roseus* Pallas, 1811) – массовое развитие артемии (*Artemia* sp.) и личинок комаров-звонцов (Chironomidae). Тёплые зимы последних лет и образование зоны покоя в заливе Сиваш в районе основания Арабатской стрелки способствовали формированию гнездовой колонии обыкновенного фламинго. Образование колонии началось в середине апреля 2024 года, кладка яиц началась в первой декаде мая, первые птенцы появились в конце мая – начале июня. Максимальных размеров колония достигла к 22 июня и насчитывала 320 взрослых птиц и около 110 птенцов двух генераций и более 30 гнёзд, на которых фламинго ещё высидывали яйца. Также были собраны первичные сведения о линьке фламинго в Крыму. Установлено, что для гнездящихся птиц характерна последовательная линька, при которой они не теряют способность к полёту. Формирование гнездовой колонии фламинго является уникальным для Российской Федерации. Для сохранения условий гнездования этих птиц необходимо расширение государственного природного заказника регионального значения «Арабатский» до основания Арабатской стрелки с прилегающей акваторией залива Сиваш. Необходимо создание зоны покоя не менее 2 км вокруг песчаной косы, где в 2024 году сформировалась колония фламинго, с запретом добычи мотыля, артемии и катания виндсёрферов.

Ключевые слова: обыкновенный фламинго, гнездование, Крымский полуостров, залив Сиваш, угрозы, государственный заказник.

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенный, или розовый фламинго (*Phoenicopterus roseus* Pallas, 1811) – самый многочисленный среди фламинго всех современных видов этой группы. Численность гнездовой европейской популяции оценивается в 45–62 тыс. пар, зимующей – 172–264 тыс. особей (European birds..., 2017, Белик, 2021). Существующий тренд в целом свидетельствует об увеличении европейской популяции (European birds..., 2017).

Состояние глобальной популяции оценивается как LC, или LR/lc – вызывающее наименьшие опасения. При этом, в России вид находится на границе ареала и включен в Красную книгу Российской Федерации в статусе 3 – редкий вид; У – уязвимый (в России по шкале МСОП – VU C2b); III приоритет природоохранных мер (Джамирзоев и др., 2021). Статус в Красной книге Республики Крым – 3 (редкий), как редкий пролетный и залетный вид (Кучеренко, 2015).

Розовый фламинго – долгоживущий, высококолонияльный вид, характеризующийся высокими способностями к расселению (Geraci et al., 2012). Гнездовой ареал вида, в силу приуроченности к особым биотопам – солёным мелководным озёрам с островами, разорван и охватывает тропические и субтропические регионы Европы, Африки и Азии. В пределах ареала, в зависимости от условий, этот вид является оседлым, кочующим или перелетным.

Основные места гнездования фламинго в европейской части – Франция, Испания, Турция (Белик, 2021). Ближайшие к Крыму восточные гнездовые популяции известны в западном Казахстане на северо-востоке Каспия (Ковшарь, Карпов, 2016). Численность и характер

пребывания там птиц сильно колеблется в зависимости от уровня Каспийского моря. При наступлении неблагоприятных условий гнездовая группировка перемещается на восток, где формирует крупную гнездовую колонию на озере Тенгиз (Кассал, 2021).

Несмотря на разобщенность, популяции фламинго сохраняют высокую генетическую и морфологическую идентичность (Geraci et al., 2012).

Общая численность фламинго в пределах СССР в тёплое время года оценивалась в 50 тыс. особей (Дементьев и др., 1951). При этом в России до настоящего времени розовый фламинго на гнездовании отмечен не был (Белик, 2021, Джамирзоев и др., 2021).

В северном Причерноморье в первой половине XX века фиксировались редкие залеты этого вида, в основном одиночных молодых птиц (Костин, 1983; Тарина, Костин, 2011). В последней трети прошлого столетия количество встреч увеличилось, при этом кроме одиночных особей уже наблюдались группы фламинго до 10 птиц (Бескаравайный, Костин, 1999; Тарасова, 2006). В начале XXI века фламинго в северном Причерноморье из залетного вида постепенно перешел в статус пролетного и зимующего, кроме одиночных птиц и небольших групп иногда численность особей в наблюдаемых стаях доходила до нескольких десятков, увеличилось и время пребывания вида в регионе, его можно было встретить практически круглогодично. Залеты фламинго в Крым с 1990 года участились, а в последние годы стали регулярными и на более продолжительное время, время в равнинной части Крымского полуострова (Тарасова, 2006; Кучеренко, 2015). До 2015 года фиксировались в основном встречи одиночных фламинго и небольших групп, причём преобладали молодые птицы. Позже, с 2016 года фламинго стали появляться в Крыму в том числе и группами в десятки особей, часто большинство из них были половозрелыми особями (Кучеренко та ін., 2017; Сикорский, 2022; Бескаравайный, 2023; наши данные).

Цель работы – установление факта гнездования охраняемого вида розовый фламинго в Крыму и выявление особенностей формирования колонии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При написании работы использованы результаты регулярных учётов и эпизодических наблюдений колониальных гидрофильных птиц на косах и островах залива Сиваш. Наблюдения за гнездовой колонией проводились регулярно, с последней декады мая 2024 года до конца июля с интервалом в 1–2 недели. Также проводились наблюдения за состоянием протоки между косой, на которой образовалась колония и Арабатской стрелкой: глубина, течение, наличие кормовых объектов.

Колония фламинго располагалась в южной части Восточного Сиваша (рис. 1), на песчано-ракушечниковой косе, отшнуровавшейся от Арабатской стрелки севернее села Соляного (рис. 2). За длительный период существования косы, она была перемыта в нескольких местах, в том числе у основания. Общая протяженность косы – 3,4 км, ширина наибольшей протоки – более 300 м, средняя ширина косы составляет 45 м, максимальная – 115 м. Высота косы над уровнем воды визуалью не превышает 0,3–0,8 м. Расстояние от южной оконечности косы до Арабатской стрелки около 1,7 км. В зависимости от преобладающих течений и ветров, стрелка постепенно изменяет свою конфигурацию. Глубины залива между косой и стрелкой изменяются от 0,5 до 2,3 м. Мощност иловых отложений на дне залива закономерно увеличивается по мере приближения к косе и может достигать 1,5 м. Летом в заливе появляются придонные и плавающие маты нитчатых водорослей, основу которых составляет *Cladophora siwaschensis* K.I.Meyer 1922. Они могут занимать значительные площади и выполняют структурно-функциональную роль в экосистеме водоёма (Anufrieva et al., 2022).

Наблюдения за птицами велись с разных точек, но не ближе 1,5 км от колонии что бы не потревожить насиживающих птиц, как правило, в промежутке с 5 до 8 часов утра и в вечерние часы, когда марево не мешало наблюдению.



Рис. 1. Расположение колонии фламинго в заливе Сиваш (красный круг)

При наблюдениях использовались бинокли 8–10-кратным увеличением и подзорная труба YUKON 6-100x100 Spektiv. Для камеральной работы, уточнения полученных данных и фактического подтверждения наблюдений применяли фотографирование цифровой фотокамерой Canon EOS 90D с объективом Canon EF 100-400mm f/4.5-5.6L IS II USM, в том числе с использованием телеконвертера Canon EF 1.4X III и штативов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате мониторинговых исследований, проводимых нами в последние годы в Западном Крыму, а также на Центральном и Восточном Сиваше, неоднократно фиксировались одиночные птицы и группы фламинго. В частности, отметим наши регистрации птиц с 2020 года (более ранние наблюдения в основном опубликованы разными авторами):

- 02.02.2020 – Ярылгачская бухта, 2 птицы;
- 10.06.2020 – озеро Джарылгач, 8 птиц;
- 12.09.2020 – озеро Сасык-Сиваш, 4 птицы;
- 29.09.2020 – Сакское озеро в районе Новофёдоровки, одна птица;
- 20.10.2020 – озеро Джарылгач, 10 птиц;
- 17.11.2020 – Ярылгачская бухта, 11 птиц, из них 2 молодые (рис. 1);
- 29.09.2021 – группа из 22 фламинго у основания Арабатской стрелки, среди них 3 молодые птицы;



Рис. 2. Общий вид колонии фламинго в южной части Восточного Сиваша

09.11.2021 – озеро Ярылгач, 22 фламинго;

15.05.2022 – озеро Джарылгач, 20 птиц, из них 3 молодых;

01.07.2022 – плотная группа из 42 взрослых птиц в лагуне Сиваша в 8 км северней Дмитровки, там же на косах колонии – 2000 пар чайконосой крачки (*Gelochelidon nilotica* (J. F. Gmelin, 1789)), 100 – речной крачки (*Sterna hirundo* Linnaeus, 1758), 20 – малой крачки (*Sternula albifrons* (Pallas, 1764)), 1400 пар черноголовой чайки (*Ichthyaetus melanocephalus* (Temminck, 1820)), 500 – морского голубка (*Chroicocephalus genei* (Brème, 1839)) и 30 пар шилокловки (*Recurvirostra avosetta* Linnaeus, 1758). Примечательно, что колонии большого баклана (*Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758)) в 2022 ещё не сформировались;

07.09.2022 – Джанкойский сброс (севернее с. Чайкино), группа из 20 птиц, из них 3 молодые, там же скопление турухтанов (*Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758)) – более 8 тыс. птиц;

20.02.2023 – залив Сиваш в районе села Львово – 7 птиц, из них 2 молодые;

06.01.2024 – одиночная молодая птица зимовала в западной части Донузлава.

Большой вклад в наблюдения за птицами в Западном Крыму внесли М. Н. Косарева и В. В. Репях. Частично данные о регистрации фламинго в последние годы, в том числе и по нашим наблюдениям, опубликованы ранее (Кучеренко та ін., 2017; Костин, 2020; Прокопов, Гринченко, 2021; Сикорский, 2022; Anufrieva et al., 2022; Бескаравайный, 2023).

Отметим, что в последние годы в группах взрослых птиц регулярно отмечаются молодые особи (рис. 3).

В начале 2024 года начали регистрироваться отдельные стаи фламинго на севере Керченского полуострова. 29 февраля Н. А. Литвинюк (личное сообщение) наблюдала стаю фламинго в 115 особей в Арабатском заливе у села Щёлкино. Стая остановилась в заливе на расстоянии более 500 м от берега в плотном скоплении. При этом отдельные птицы отлетали в разные стороны на неопределённое расстояние, затем возвращались. Несколько позже, 3 марта, Т. Колесникова сняла видео со стай фламинго там же (Арабатский залив), насчитывавшей уже 156 птиц.

По сообщению В. А. Бузуна формирование колонии в районе Арабатской стрелки началось в начале апреля – фламинго начали концентрироваться на ракушечной косе, в заливе появились отдельные пары с элементами брачного поведения.

Во время очередных мониторинговых работ на Восточном Сиваше 26.05.2024, в восточной части водоема недалеко от села Соляного, на аккумулятивной песчано-ракушечной

косу, отделенной от Арабатской стрелки, нами была найдена гнездовая колония розовых фламинго (рис. 4а). На косе кроме размножающейся группировки фламинго, в восточной части располагалась колония большого баклана, состоящая из четырех субколоний, общей численностью около 650 размножающихся пар. Западную оконечность косы занимало поселение чаек хохотуний (*Larus cachinnans* Pallas, 1811) численностью около 120 пар.



Рис. 3. Группа фламинго в Ярылгачской бухте с двумя молодыми птицами (17.11.2020)

Гнезда фламинго располагались чуть западнее центра косы, между поселениями чаек хохотуний и больших бакланов и занимала гребень косы. Видимая часть колонии была вытянута более чем на 35 м вдоль косы, гнезда – более 50, располагались плотно друг к другу, почти смыкаясь краями, визуально расстояние между ними было 20–30 см. Гнезда представляли собой в основном усеченные сверху конусы высотой от 20 до 40 см, но часть их была значительно ниже, а на западном участке поселения птицы насиживали кладки почти на уровне грунта, видимо здесь гнезда представляли собой очень низкие постройки, либо располагались ниже водораздельной части косы – в глубине колонии. Пространство в глубину колонии просматривалось плохо, поэтому можно предполагать, что на самом деле гнёзд было больше.

Всего мы насчитали порядка 50 птиц, насиживающих кладки. Вдоль гнезд плотной полосой стояли ещё около 65 фламинго в спокойных позах. Все птицы в районе колонии были половозрелыми особями с ярко выраженным розовым оттенком оперения. В 35–40 м от колонии рыхлой группой держались 13 молодых особей, отличавшихся более мелкими размерами и бледной окраской. Еще 30 птиц находилось на кормежке в разных местах залива. Таким образом, общую численность гнездовой группировки можно оценить в 160–170 птиц. За время наших наблюдений, а это около трех часов, каждые 20–30 минут из колонии на кормежку вылетало от 2 до 7 птиц и столько же возвращалось. Кормились фламинго на мелководье вдоль берега, разлетаясь в трех разных направлениях и иногда перемещаясь между кормящимися группами, во время кормовых перелетов они удалялись от поселения на расстояние до 2 км. Мы застали колониальное поселение на стадии насиживания кладок, что практически совпадает со сроками гнездования вида на Каспии (Чекменев, 1964) и в Центральном Казахстане (Волков, 1984).

По итогам наблюдения за колонией 08 июня 2024 года учтено более 240 взрослых птиц. Колония разделилась на две части: гнездовую, в которой 30–35 птиц сидели на гнёздах и около 50 взрослых фламинго стояли за ними (рис. 4б) и «ясли» с птенцами, число которых

превышало 60, причём часть птенцов была в тёмном пуху и ростом с треть взрослой птицы (рис. 4с). Это свидетельствует о том, что при первом посещении колонии в части гнёзд уже были 1–3-х дневные птенцы, а значит, исходя из сроков высидывания яиц (Спангенберг, 1951; Johnson, Cézilly, 2007), яйца были отложены в начале мая, сооружение гнёзд происходило в конце апреля. Десяток птиц ещё токует. В дальней части косы отмечена отдельная группа из 25–27 птиц, они были более светлые (возможно молодые). Около 30 птиц кормились на мелководье.

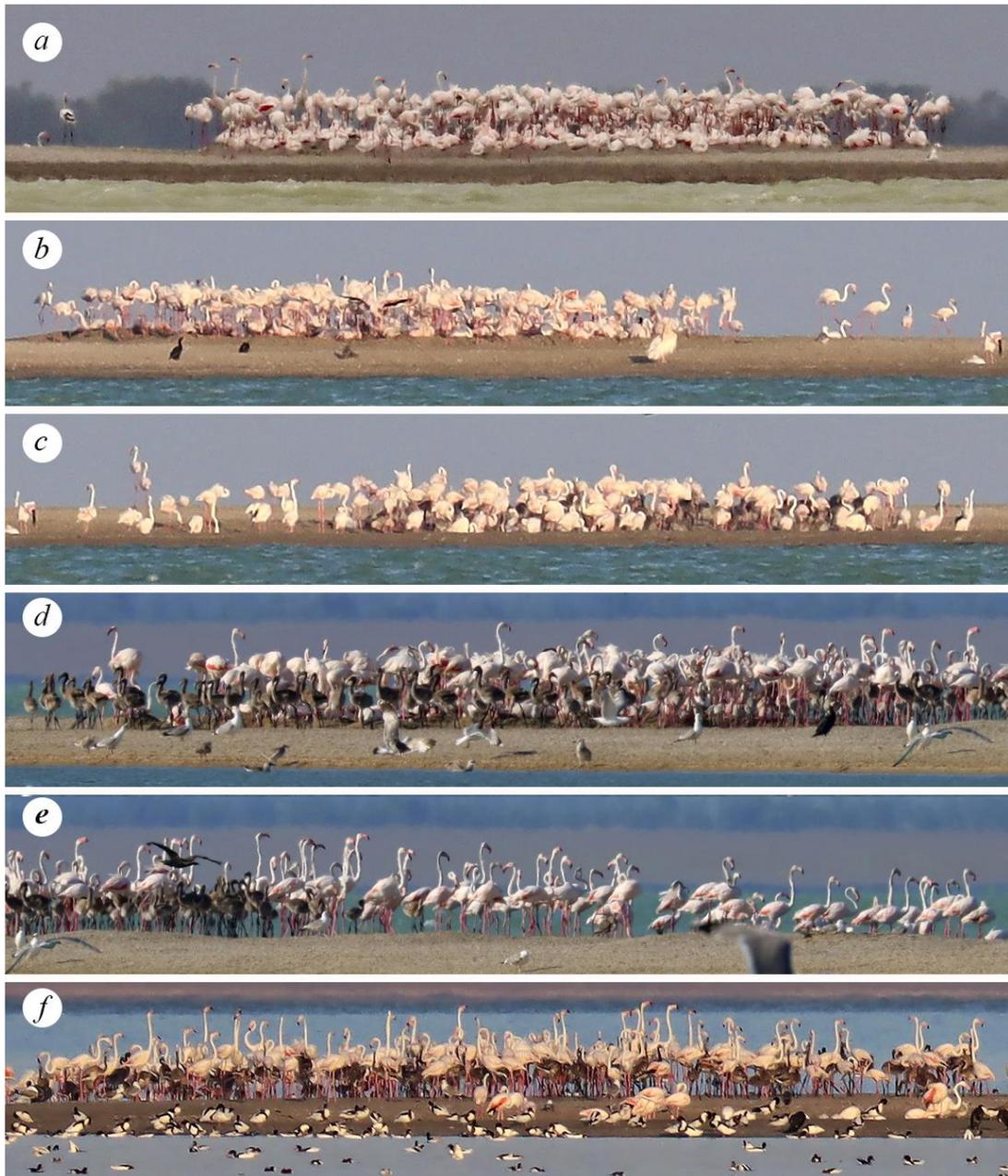


Рис. 4. Изменение структуры колонии фламинго в течение месяца

a – общий вид колонии (26.05.2024); *b, c* – разделение колонии на две части – гнездовую и «ясли» (08.06.2024); *d, e* – колония с птенцами двух возрастов и птицами, сидящими на гнёздах (22.06.2024); *f* – часть колонии с «яслями», передвигающаяся по косе (08.07.2024).

Колония большого баклана, находящаяся севернее колонии фламинго, заметно увеличилась – до 1500 пар и насчитывает 8 субколоний. В части гнёзд, учтённых ранее, значительно подросли птенцы. У хохотуны птенцы в 3/4 взрослой птицы. В южной части косы сформировалась смешанная колония морского голубка – около 200 пар и чегравы (*Hydroprogne caspia* (Pallas, 1770)) 50–100 пар. Кроме того, вдоль косы находились 5–6 одиночных розовых пеликанов (*Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758) и отдельная группа пеликанов из 10 птиц в дальней части, ближе к основанию.

По результатам учётов 22 июня 2024 года размер колонии фламинго увеличился, учтено более 320 взрослых фламинго, 100–110 птенцов двух возрастов, в гнездовой части колонии 30–35 птиц на гнёздах (рис. 4 *d, e*). Это свидетельствует о том, что синхронизация гнездования происходила внутри трёх групп. То есть, колония увеличивается за счёт подлёта новых групп взрослых птиц. Таких групп было, по крайней мере, три. Следует отметить, что наличие разновозрастных птенцов в колонии, может быть, связано с тем, что приоритет гнездования имеют взрослые птицы, молодые делают кладку позже. Это так называемый случай деспотического распределения, описанный для старых колоний на юге Испании (Rendón et al., 2001). В нашем случае ситуация иная – колонию изначально сформировали взрослые птицы. Конфликтных ситуаций в этой группе мы не наблюдали. Со временем размер колонии закономерно увеличился. В целом колония молодая и небольшая, места для гнездования достаточно, что исключает жесткие конкурентные отношения.

Птицы выглядят здоровыми, окрашены штатно, птенцы растут довольно быстро. Это свидетельствует о достаточной кормовой базе в месте гнездования. Часть колонии с «яслями» стала более мобильна и перемещается вдоль косы. Разлёт за кормом идёт в нескольких направлениях. Часть птиц летит на запад, часть, в северном направлении, вдоль Арабатской стрелки и незначительная часть в южном. Вылет осуществляется одиночно, парами и группами до 39 особей.

На момент проведения наблюдений из колонии большого баклана птенцы уже вылетели, часть взрослых и молодых птиц начали кочёвку вдоль побережья, часть остались сидеть на косе. У хохотуны также в большинстве случаев птенцы вылетели, примерно у 1 % наблюдаются пуховые птенцы, видимо, у птиц, потерявших кладки. Смешанная колония морского голубка и чегравы разлетелась.

Также отмечено, что расстояние, на котором фламинго проявляют беспокойство составляет порядка 400 м. Они останавливаются, поднимают головы, начинают группироваться в плотное скопление. При этом они также активно реагируют на беспокойство птиц, находящихся поблизости. Сидящие на гнёздах фламинго при беспокойстве распушаются, увеличивая свой визуальный объём, отпугивая потенциального хищника.

По учёту 08 июля 2024 года численность птиц и структура колонии практически не изменилась. Часть птиц продолжает сидеть на гнёздах. «Ясли» с подросшими птенцами активно перемещаются по косе. Мы наблюдали как молодые птицы с сопровождающими их взрослыми дружно поднялись и начали перемещаться к южному краю косы. Там они остановились минут на 30 (рис. 4*f*), после чего начали движение в обратном направлении. Старшие птенцы начали разминать крылья. Некоторые перемещаются по косе самостоятельно, или в сопровождении взрослой птицы. Также наблюдали кормление взрослых птенцов одновременно 5–6 пар. В норме кормление птенцов происходит ночью и в вечернее время (Rendón, 2012). Косвенно это может свидетельствовать о снижении кормовой базы.

В указанный период наблюдений отмечено, что на южную часть восточного Сиваша пришло около 50 000 пролётной пеганки (*Tadorna tadorna* (Linnaeus, 1758)), которая активно кормилась в заливе, составляя конкуренцию фламинго, поскольку пищевой спектр фламинго и пеганки в значительной степени перекрывается – в питании преобладают артемия и личинки комаров-звонцов (Лысенко, 1991).

По учёту 15 июля 2024 года было зарегистрировано 210–220 взрослых птиц. Уже не было группы молодых птиц, а также холостых взрослых птиц, ранее находившихся в колонии. Видимо, не гнездившиеся особи с молодыми птицами ушли на кочёвку. Кроме того, часть

взрослых птиц стала улетать из колонии парами, оставляя подростков птенцов, которые стали самостоятельно разбредаться по косе. Однако, самостоятельного кормления птенцов мы не наблюдали, что, вероятно, связано с тем, что уже в 2–3-х м от косы начинаются глубины, превышающие 1,5 м. В целом, количество взрослых птиц, опекающих «ясли» уменьшилось. Число птиц, сидящих на гнёздах, осталось прежним.

У сопутствующих видов – отмечена интенсивная линька большого баклана, количество пеганки не уменьшилось, птицы интенсивно кормились, сидя на воде.

В процессе наблюдения за колонией, мы собрали первичные сведения о линьке фламинго в Крыму. Известно, что сроки, частота и полнота линьки варьируются в зависимости от возраста особей и от того, размножались ли они в течение года (Ogilvie, Ogilvie, 1986). При этом для фламинго характерна активная линька оперения во время гнездования (Андрусенко, 2007). Для успешной линьки необходима хорошая кормовая база (Кошкин, 2012).

Пройдя по кромке берега 26 июля около двух километров, мы собрали в основном перья плечевых и подмышечных групп оперения фламинго, кроме этого, попадались маховые, рулевые (хвостовые) и немного контурных (рис. 5). Находили перья, главным образом, взрослых птиц, но встречались и перья молодых особей. У некоторых летящих птиц четко просматривалось отсутствие парами, то есть с каждой стороны, первостепенных или второстепенных маховых перьев, также видны светлые пятна от сменившихся покровных перьев (рис. 6). Линька последовательная – птицы способности к полету не теряют. То есть она растянута во времени – пока одна пара перьев не подросла другая не выпадает.

Удалось наблюдать две стратегии питания. На начальном этапе (в мае – июне) птицы кормились преимущественно на мелководье – топчась, взмучивая ил с личинками комаров-звонцов и фильтруя его. В июле больше птиц стало кормиться на глубине, практически погружаясь, «ныряя» для добычи корма (рис. 7).



Рис. 5. Перья, собранные по береговой линии в местах линьки фламинго
a, i – подмышечные; *b* – маховое; *c–g* рулевые (*d* – молодой птицы), *h* – кроющее перо крыла.

ОБСУЖДЕНИЕ

Следует констатировать, что успешному гнездованию фламинго предшествовало формирование благоприятных природно-антропогенных условий. Прежде всего, это изменение гидрологии, и, как следствие, продуктивности экосистемы залива Сиваш. Дело в том, что базовым кормовым ресурсом фламинго является жаброногий рачок артемия (*Artemia* sp.) (Britton et al., 1986) и личинки комаров-звонцов (хируномиды, или мотыль) (*Chironomidae*) (Abdulali, 1964).



Рис. 6. Постепенно линяющие фламинго: у верхнего отсутствует пара маховых, хорошо видны пестрины на месте сменяющихся покровных и подмышечных перьев



Рис. 7. Добыча еды фламинго в глубоком месте: тёмные пятна на шее свидетельствуют о систематическом питании таким способом

До введения в строй Северо-Крымского канала, солёность Сиваша в южной части достигала 200 ‰, в районе села Соляного велась добыча поваренной соли. После ввода в эксплуатацию Северо-Крымского канала и начала выращивания риса (в 1970–80 гг. площади рисовых чеков достигали 20 тыс. га, а поливных земель в целом – 400 тыс. га), объёмы сброса пресной воды достигали в 1985 году более 600 млн м³ (Shadrin et al., 2018). Это привело к распреснению Сиваша и превращение его в высокопродуктивный солоноватоводный водоём со средней солёностью 18–22 ‰ (Дьяков и др., 2013).

Современный этап формирования экосистемы Сиваша связан с перекрытием Северо-Крымского канала в апреле 2014 года. Экосистема Сиваша начала стремительно перестраиваться в результате роста солёности, в частности, в южной части залива до 80–112 ‰ (Shadrin et al., 2018; Sergeeva et al., 2019; Anufriieva et al., 2022; Borovskaya et al., 2022; Shadrin et al., 2024). Это привело к гибели пресноводных и солоноватоводных организмов и формированию экосистемы гипергалинного водоёма, характеризующегося невысоким видовым разнообразием с преобладанием ряда организмов, дающих высокую численность и биомассу. В частности, в бентосе начинают преобладать личинки комаров-звонцов, главным образом, *Baeotendipes noctivagus* (Kieffer, 1911), которые могут достигать численности от 200 до 1400 экз. м³ (Anufriieva et al., 2022). В 2022 году промышленные запасы личинок хирономид в Сиваше были оценены в 779,5 т (Мирзоян и др., 2023).

Основную массу планктонных организмов составляют цисты, науплии и взрослые стадии артемии. Средняя общая численность рачков может колебаться от 326 тыс. до 1,4 млн экз. м³ (Shadrin et al., 2024). Общий запас взрослых стадий артемии в целом по заливу в 2022 году оценивался в пределах 1135,5 т, запас цист – 1790,7 т (Мирзоян и др., 2023). В соответствии с тенденцией увеличения численности и биомассы артемии предполагалось, что Сиваш может стать одним из крупнейших в мире мест размножения этого рачка (Anufriieva, Shadrin, 2020).

Значительной численности могут достигать мелкие рачки гарпактикоиды *Nitocra typica* Voeck, 1865 (11 тыс. экз. м³) и *Cletocamptus retrogressus* Schmankevitch, 1875 (1400 экз. м⁻³) (Shadrin et al., 2024).

Представленные факты свидетельствуют, что к моменту гнездования фламинго в заливе Сиваш сформировалась достаточная кормовая база. Это подтверждается и нашими наблюдениями. Так, в местах нагона 26 мая 2024 года, можно было наблюдать значительные скопления артемии и цист (рис. 8). Но такие скопления регистрировались довольно локально. При взмучивании прибрежного ила, хорошо было видно поднимающихся личинок комаров-звонцов, хотя численность их мы не оценивали.

Следующим важным условием успешного размножения фламинго является минимизация фактора беспокойства. Здесь выделяется 2 главных фактора – естественный и антропогенный. В Присивашье довольно много хищников, которые способны разорить колонию. К ним относятся: волк (*Canis lupus* Linnaeus, 1758), шакал (*Canis aureus* Linnaeus, 1758), лисица (*Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)) и енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834)). В 1984 году в Кызыл-Агачском заповеднике на юго-западном побережье Каспийского моря, гнездовая колония фламинго в 200 пар исчезла из-за хищничества шакалов (Стоцкая, Кривенко, 1988). Проникновение лисы и енотовидной собаки на косы с гнездовыми колониями чайковых в Центральном и Восточном Сиваше нам приходилось наблюдать неоднократно. Два года назад видели следы волка, ходившего на гнездовую колонию большого баклана и хохотуньи в районе Акташского озера.

Следы волка и тропинки вдоль солончака, протоптанные лисой, мы наблюдали при каждом посещении места наблюдения за колонией. В связи с этим крайне важна изоляция колонии от хищников. Естественной защитой здесь выступает протока, отделяющая косу от Арабатской стрелки, она расширяется под действием течений последние 30 лет. В настоящее время ее ширина достигает более 300 м и глубина 1,3–1,7 м при глубине ила 0,2–0,4 м, что является серьезным препятствием для проникновения на данную сушу наземных хищников, представленных в этом районе.



Рис. 8. Скопление в прибрежной полосе взрослой, преимущественно погибшей артемии и цист (26.05.2024, Сиваш, район с. Соляное)

Антропогенный фактор часто имеет определяющее значение для формирования колоний. С 2014 года Сиваш стал пограничной территорией и постоянно патрулировался по крымской стороне российскими вертолетами, в том числе и в ночное время, в следствие чего колониальные поселения там исчезли. В 2022-м году, когда патрулирование прекратилось, нами было зафиксировано появление колониальных поселений нескольких видов чайковых на островах и косах в Сиваше. С 2023 года там стали появляться колонии большого баклана. В мае 2023 года, на косе, где в 2024 году сформировалась колония фламинго, гнездились только чайки хохотуньи и большие бакланы.

Другим важным фактором, негативно влияющим на колониальные поселения птиц в плане беспокойства с одной стороны и подрывающим кормовую базу птиц с другой, является санкционированная добыча в Сиваше водных биологических ресурсов. Добыча хирономид пользователями Российской Федерации стала проводиться в заливе Сиваш с 2014 года. В климатических условиях Сиваша вылов хирономид осуществляется круглогодично с января по декабрь мотыльницами, ручными сачками и рамками-ситами с использованием насосов или помп для взмучивания ила. По официальным данным, объем добычи этого ресурса в 2019 году достиг 690,2 т, в 2021 году – 584,7 т. Рекомендованный вылов цист артемии устанавливался в объеме от 1,5 до 501,8 т (в 2017 году). При этом вылов цист и рачков артемии осуществлялся нерегулярно и варьировал в пределах 0,4–98,9 т (Мирзоян и др., 2023). Примечательно, что в последние годы активная добыча мотыля привела на озере Джарылгач (северо-западный Крым) к резкому сокращению численности летующих и гнездящихся птиц, в том числе занесённых в Красную книгу – шилоклювки, кулика-сороки (*Haematopus ostralegus* Linnaeus, 1758), ходулочника (*Himantopus himantopus* (Linnaeus, 1758)), а большого кроншнепа (*Numenius arquata* (Linnaeus, 1758)) и вовсе перестали регистрировать.

В данных условиях благоприятным для птиц стало сокращение площади акватории и периода промысла хирономид и артемии из-за вводимых Минобороны России ограничений.

Следующим негативным антропогенным фактором являются развитие кайтсерфинга и виндсерфинга на мелководьях Сиваша. Особенно при кайтсерфинге птиц пугает змей-парашют, поднимающийся над водой на высоту более 20 м. У птиц он ассоциируется с крупным пернатым хищником, вызывая панику и разлёт колонии. Кроме того, практически всегда находятся энтузиасты, желающие попасть на косу, где расположилась колония – одни

с целью собрать птенцов и яйца, другие просто посмотреть, сделать эффектные фотографии. Так по причине повышенного к ним интереса, группа фламинго покинула озеро Джарылгач, хотя птицы держались там несколько месяцев, та же судьба постигла пару фламинго, посетившую бухту Казачью в Севастополе весной 2020 года.

Отметим, что негативным последствием беспокойства является и то, что птицы покидают гнёзда, оставляя их на разорение. Этим пользуется прежде всего хохотунья, колония которой располагается в непосредственной близости от колонии фламинго. Эти чайки расклёвывают яйца и молодых птенцов (Salathé, 1983). На сегодняшний день от разорения колонию на Сиваше спасает то, что она находится в пограничной зоне и доступ на косу закрыт.

Немаловажным вопросом являются предпосылки появления крупных групп фламинго в Крыму. 16 сентября 2017 года на Центральном Сиваше, в его северной части – полуостров Чокрак, Херсонская область, на момент исследования, территориально относившийся к Украине, З. О. Петровичем и А. С. Настаченко был найден участок с 12 готовыми гнёздами, со следами выведения птенцов и одним недостроенным гнездом фламинго, на основании чего был сделан вывод о том, что здесь располагалась гнездовая колония, там же, в километре от гнёзд была зарегистрирована группа фламинго, включающая 23 взрослых птицы и 3 молодых, двухмесячных, нелётных (Петрович, Настаченко, 2017). Наличие колонии и регистрацию группы размножавшихся фламинго также подтвердили В. М. Попенко и Ю. А. Андриющенко (Попенко, Андриющенко, 2017).

В 2023 году больше 500 фламинго образовали гнездовую колонию под Одессой на Тузовских лиманах, в результате вывелось 192 птенца. В этой группе птиц присутствовали фламинго с кольцами Франции, Турции и Испании (Копытко, 2023). Две окольцованных там молодых птицы были зарегистрированы на зимовке в Болгарии и Турции. В мае 2024 года, по сообщению И. Русева, на Тузовские лиманы прилетело уже 1500 фламинго.

Перемещение такого количества птиц за пределы ареала и образование новых поселений всегда имеет причину. Тем более, что наблюдения фиксируют векторный характер постепенного увеличения присутствия вида в регионе.

Один из возможных факторов, запустивших этот процесс – потепление климата, что могло и отодвинуть на север границу возможного обитания вида, и вызвать трансформацию части биотопов в исконном ареале (Буянов, Осипенко, 2018) с потеплением климата также связывают участвовавшие случаи регистрации фламинго в Краснодарском крае (Лохман и др., 2020).

Нельзя обойти тот факт, что в 2021 году при пересыхании на значительной площади озера Туз (Турция) – вода отступила более чем на 10 км, произошла гибель более 5000 нелётных птенцов фламинго (в последние годы в период размножения здесь регистрировалось увеличение числа гнездящихся птиц, в 2019 году было выведено более 20 тыс. птенцов). Причиной гибели стала невозможность добычи птицами достаточного количества пищи, а причиной пересыхания водоёма – изменение климата в результате аридизации (Aydin-Kandemir, Erlat, 2023) и отбор воды на сельскохозяйственные нужды из каналов, питающих озеро. Отметим, что гибель более 500 птенцов фламинго регистрировали здесь и раньше, но тогда списали это на наземных хищников (Balkiz et al., 2009), хотя интенсивные негативные изменения на озере, связанные с недостатком воды регистрировались с 2000 года.

Возможно, этот кризис мест гнездования спровоцировал выселение части популяции. Аналогичные явления наблюдалось в Казахстане, когда появлению постоянных гнездовых колоний на озерах Центрального Казахстана Шалкартениз, Тенгиз и других способствовало неуклонное сокращение площади Каспийского моря и утрата мест гнездования, что обусловило выселение фламинго с морских побережий и миграцию на восток (Кассал, 2021).

Добавим, что весенняя миграция восточной популяции фламинго происходит преимущественно вдоль побережий Каспийского моря, что уменьшает вероятность появления птиц этой группировки в Крыму (Коблик, 2001; Кассал, 2021).

Что касается предсказаний гнездования фламинго в Крыму и формирования к 2022 году «основной гнездовой колонии» (Сикорский, 2023), то, как отмечалось ранее (Бескаравайный, 2023), для этого нет оснований. На протяжении многих лет мы проводим мониторинговые

работы на всей акватории Крымской части Сиваша, и группы фламинго, разной численности, в последние годы встречались нам практически ежегодно, но гнездового поведения до 2024 года мы не наблюдали ни разу. Кроме того, нами уже была отмечена вероятность гнездования фламинго в Крыму при условии отсутствия фактора беспокойства (Прокопов, Гринченко, 2021), однако данные условия до 2024 года не могли быть соблюдены, о чём сказано выше.

Относительно возможности постоянного гнездования фламинго в Крыму прогнозы пока строить рано, но можно отметить, что одним из факторов, лимитирующих гнездование вида на Каспии – это хищничество чайки хохотуны в компоненте с фактором беспокойства. Из лимитирующих факторов также отмечена гибель птицы от удара о провода высоковольтной линии, проходящей в районе озера Джарылгач. Отметим также браконьерство, фактор беспокойства, о которых говорилось ранее. Возможна гибель птиц во время экстремальных зимних похолоданий.

Вся территория Крыма, за исключением населённых пунктов и ООПТ федерального значения относится к охотничьим угодьям. Охота на водоплавающую дичь начинается с 1 сентября и заканчивается 20 января. Начало охоты – большой стресс для птицы. Для фламинго это критический период. После начала охоты все фламинго, за которыми мы ранее наблюдали, особенно на озере Джарылгач, улетали от места беспокойства на значительное расстояние, в том числе за пределы полуострова.

Первоочередной задачей для сохранения и расширения гнездовой колонии фламинго в южной части Восточного Сиваша, является расширение государственного заказника «Арабатский» с включением кос и акватории залива с созданием зоны строгой заповедности в радиусе, как минимум, в 2 км от гнездовья, строгим запретом посещения этой зоны и ограничениями по добыче водных биологических ресурсов в южной части Сиваша.

Положительную роль в сохранении и расширении гнездовой популяции фламинго в Крыму могут стать биотехнические мероприятия. Вдоль Арабатской стрелки есть ещё косы, основание которых может быть перекопано и колонии будут защищены от наземных хищников. Также можно рассмотреть возможность создания дополнительных островов на мелководьях солёных озёр.

Имеется и положительный опыт подобных мероприятий. Во Франции сохранение гнездовой фламинго осуществляется активно с патрулированием территории и применением биотехнических мероприятий, вплоть до отлова хохотуны, наносившей значительный урон, поедая яйца и маленьких птенцов (Johnson, Cézilly, 2007). В 2012 году искусственный остров для размножения фламинго, площадью 6,5 гектаров был создан в дельте р. Гедиз (Измир, Турция). В 2023 году фламинго вывели здесь 16 тыс. птенцов. Для сохранения колонии, территория максимально изолирована от внешних воздействий, колония огорожена, чтобы туда не могли попасть хищники. Там установлены видеокамеры, и все желающие могут наблюдать за жизнью птиц, находясь в визит-центре. При этом взрослые птицы могут кормиться недалеко от побережья, где развита туристическая инфраструктура и, при соблюдении определённых правил, желающие могут непосредственно наблюдать за ними.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2024 году в южной части Восточного Сиваша сформировались условия для формирования гнездовой колонии розового фламинго. Начало формирования колонии пришлось на конец апреля, в конце мая – начале июня появились первые птенцы. В течение июня колония увеличивалась за счёт прибывающих птиц. Максимальное число зарегистрированных взрослых особей составило 320 птиц, птенцов – 110 двух генераций. На момент обследования в 20-х числах июля часть птиц ещё сидела на гнёздах. Установлено, что у размножающихся птиц проходит последовательная линька, при которой они не теряют способность к полёту.

На момент обследования взрослые птицы и птенцы выглядели хорошо, вели себя спокойно, что свидетельствует о подходящих условиях, в том числе кормовых. Что

подтверждает выводы исследователей, изучавших формирование экосистемы Сиваша на последних этапах.

Изоляция колонии от потенциальных наземных хищников была осуществлена за счёт перебива песчано-ракушечной косы и образования острова, на котором и загнездились фламинго. Формированию колонии также способствовало снятие фактора беспокойства со стороны человека за счёт поддержания приграничного режима и ограничений, введённых Минобороны России.

Изучение динамики перемещения фламинго в последние годы и закономерностей, выявленных различными исследователями, позволило прийти к выводу, что загнездившиеся в Крыму птицы – выходцы из Турции и южной Европы, расширяющие гнездовой ареал на север в результате климатических и антропогенных изменений природных условий.

Отметим, что на Сиваше все подходящие для гнездования островные системы и косы заселены в норме чайками хохотуньями поэтому шанс благополучно вывести потомство у фламинго может быть только при отсутствии спугивания птиц с гнезд в результате воздействия антропогенного фактора. Рамки которого в Крыму очень широки, начиная от деятельности военных по защите территории полуострова от ракетных атак, до посещения островов и кос рыбаками, сёрферами и бердвочерами. Поэтому для сохранения гнездовых станций фламинго важно расширение государственного заказника «Арабатский» с созданием зоны абсолютного покоя в радиусе 2 км от колонии. Кроме того, успешному гнездованию птиц и увеличению будут способствовать биотехнические мероприятия, проводимые в негнездовое время, в том числе создание искусственных островов на мелководьях.

Учитывая консерватизм фламинго по отношению к местам гнездования и зимовки (Спангенберг, 1951), можно предположить, что при соблюдении соответствующих климатических условий и природоохранных мероприятий, птицы будут возвращаться к колонии на Сиваше многие годы.

Благодарности. Авторы выражают признательность М. Н. Косаревой за всестороннюю помощь в подготовке публикации и обсуждение рукописи, Н. А. Литвинюк (ФГБУ «Заповедный Крым») и В. А. Бузуну за предоставление информации о регистрации фламинго, к. б. н. М. М. Бескаравайному (КНС – ПЗ РАН – филиала ФИЦ ИнБЮМ) за оказание всесторонней консультативной помощи.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Изучение особенностей структуры и динамики пресноводных экосистем Северного Причерноморья» (№ гос. регистрации 123101900019-5). Частично исследования были профинансированы в рамках работ по ведению государственного учёта численности объектов животного мира, государственного мониторинга и государственного кадастра объектов животного мира Республики Крым в 2020 году.

Список литературы

- Андрусенко Н. Н. Биология и территориальные связи казахстанских фламинго // *Selevinia: Зоологический ежегодник Казахстана и Центральной Азии.* – 2007. – С.124–130.
- Бескаравайный М. М. Новые данные о распространении и численности некоторых охраняемых видов птиц Крыма // *Экосистемы.* – 2023. – № 36. – С. 133–147.
- Бескаравайный М. М., Костин С. Ю. Структура и распределение зимней гидрофильной орнитофауны южного берега Крыма // *Проблемы изучения фауны юга Украины.* – Одесса; Мелитополь, 1999. – С. 19–33.
- Буянов И. Ю., Осипенко Я. С. Влияние климатических факторов на кочевки вида *Phoenicopterus roseus* // *Актуальные проблемы лесного комплекса.* – 2018. – № 51. – С. 107–111.
- Волков Е. Н. О некоторых особенностях размножения фламинго в Центральном Казахстане // *Изучение и охрана заповедных объектов.* – Алма-Ата, 1984. – С. 44–45.
- Дементьев Г. П., Мекленбурцев Р. Н., Судилова А. М., Спангенберг Е. П. Птицы Советского Союза. Т. 2. Отряд фламинго. – М.: Советская наука, 1951. – С. 221–227.
- Джамирзоев Г. С., Букреев С. А., Караваев А. А. Розовый фламинго *Phoenicopterus roseus* (Pallas, 1811) // *Красная книга Российской Федерации, том «Животные».* 2-ое издание. – М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. – С. 551–552.

- Дьяков Н. Н., Белогудов А. А., Тимошенко Т. Ю. Оценка составляющих водного баланса залива Сиваш // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2013. – Вып. 27. – С. 439–445.
- Кассал Б. Ю. Развитие северной части азиатской популяции розового фламинго *Phoenicopterus roseus* // Байкальский зоологический журнал. – 2021. – № 2. – С. 66–88.
- Коблик Е. А. Отряд фламингообразные – Phoenicopteriformes // Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). – М.: Издательство МГУ, 2001. – Т. 1. – С. 194–201.
- Ковшарь В. А., Карпов Ф. Ф. О необычном месте гнездования фламинго на Каспийском море // Selevinia: Зоологический ежегодник Казахстана и Центральной Азии. – 2016. – Т. 24. – С. 20.
- Копытко В. Украинские фламинго. Впервые под Одессой вылупилось почти две сотни птенцов (фото) // РБК–Украина (проект Styler). – Одесса, 25.09.2023. Электронный ресурс. Режим доступа: <https://www.rbc.ua/ukr/styler/ukrayinski-flamingo-vpershe-pid-odesoyu-vilupilos-1695645864.html>
- Костин С. Ю. Каталог птиц Крыма. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2020. – 244 с.
- Костин Ю. В. Птицы Крыма. – М.: Наука, 1983. – 240 с.
- Кошкин А. В. О линьке первостепенных маховых у обыкновенного фламинго (*Phoenicopterus roseus* Pall.) на оз. Тениз (Центральный Казахстан) // Материалы Международной научной конференции «Животный мир Казахстана и сопредельных территорий», посвящённой 80–летию Института зоологии Республики Казахстан. – Алматы, 2012. – С. 265–266
- Кучеренко В. М., Прокопенко С. П., Жеребцова Т. А., Жеребцов Д. Ю. Нові дані по рідкісних птахів Криму // Беркут. – 2017. – Т. 26, вип. 1. – С. 1–4.
- Кучеренко В. Н. Фламинго обыкновенный *Phoenicopterus roseus* (Pallas, 1811) // Красная книга Республики Крым: Животные / отв. ред. С. П. Иванов, А. В. Фатерыга. – Симферополь: Ариал, 2015. – С. 307.
- Лохман Ю. В., Солоха А. В., Гожко А. А., Короткий Т. В. Встречи фламинго *Phoenicopterus roseus* на юге России (Краснодарский край) // Русский орнитологический журнал. – 2020. – Т. 29, № 1920. – С. 2048–2053.
- Лысенко В. И. Фауна Украины: в сорока томах. Т. 5: Птицы, Выпуск 3. Гусеобразные. – Киев: Наукова думка, 1991. – 208 с.
- Мирзоян А. В., Саенко Е. М., Дудкин С. И. Сырьевая база промысловых беспозвоночных в Азовском море и динамика ее освоения в 2000–2022 гг. // Водные биоресурсы и среда обитания. 2023. Т. 6, № 4. С. 51–67.
- Петрович З. О., Настаченко О. С. Фламинго (*Phoenicopterus roseus*) – новый гнездовой вид фауны України // Беркут. – 2017. – Т. 26, вип. 1. – С. 5–7.
- Попенко В. М., Андриющенко Ю. А. Гнездование розового фламинго (*Phoenicopterus roseus*) в Украине // Бранта. – 2017. – № 20. – С. 220–223.
- Прокопов Г. А., Гринченко А. Б. 8.2.1. Животный мир // Доклад о состоянии и охране окружающей среды Республики Крым в 2020 году. – Симферополь, 2021. – С. 131–151.
- Сёмик А. М., Жугайло С. С., Окуневич В. А., Замятина Е. М., Пугач М. Н., Филиппова Т. В. Оценка состояния промысловых беспозвоночных залива Сиваш и среды их обитания по результатам мониторинга 2021–2022 гг. // Труды АзНИИРХ. Сборник научных трудов. – Ростов–на–Дону, 2023. – С. 77–88.
- Сикорский И. А. Встречи розового фламинго *Phoenicopterus roseus* в Крымском Приморье и на сопредельных территориях // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Том 9. Сборник статей IX Всероссийской (национальной) научно–практической конференции (6–8 октября 2022, Сочи). – Сочи: ГКУ КК «Природный орнитологический парк в Имеретинской низменности», Донской издательский центр, 2022. – С. 359–366.
- Спангенберг Е. П. Отряд фламинго // Птицы Советского Союза. – М.: Советская наука, 1951. – Т. 2. – С. 341–349.
- Стоцкая Е. И., Кривенко В. Г. Редкие виды по материалам Всесоюзного учета колониальных гнездовых околоводных и морских птиц // Ресурсы редких животных РСФСР, их охрана и воспроизводство. – М., 1988. – С. 39–46.
- Тарасова Е. С. Обыкновенный фламинго (*Phoenicopterus roseus*) в Украине // Бранта. – 2006. – Вып. 9. – С. 197–200.
- Тарина Н. А., Костин С. Ю. Аннотированный список птиц филиала КрПЗ «Лебяжий острова» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2011. – Вып. 2. – С. 177–215.
- Чекменев Д. И. Очерки по биологии колониально гнездящихся птиц озера Тенгиз // Труды Института зоологии АН КазССР. – Алма–Ата: Наука, 1964. – Т. 24. – С. 70–76.
- Abdulali H. On the food and other habits of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus* Pallas) in India // Journal of the Bombay Natural History Society. – 1964. – Vol. 61 – P. 60–68.
- Anufriieva E., Kolesnikova E., Revkova T., Latushkin A., Shadrin N. Human–Induced Sharp Salinity Changes in the World’s Largest Hypersaline Lagoon Bay Sivash (Crimea) and Their Effects on the Ecosystem // Water. – 2022. – Vol. 14, N 403. – P. 1–13. <https://doi.org/10.3390/w14030403>
- Anufriieva E., Shadrin N. The long–term changes in plankton composition: Is Bay Sivash transforming back into one of the world’s largest habitats of *Artemia* sp. (Crustacea, Anostraca)? // Aquaculture Research. – 2020. – Vol. 51. – P. 341–350.
- Aydin–Kandemir F., Erlat E. Assessment of the relationship of the salt–covered area and the groundwater storage/drought indicators in the disappearing Lake Tuz in Turkey (1985–2021) // Environmental Monitoring and Assessment. – 2023. – Vol. 195, N 2. – P. 333–342.

Balkiz O., Özsesmi U., Pradel R., Germain C., Siki M., Amat Juan A., Rendón-Martos M., Baccetti N., Bechet A. An update of the greater flamingo *Phoenicopterus roseus* in Turkey // Proceedings of the IVth International Workshop on the Greater Flamingo in the Mediterranean region and northwest Africa. – 2009. – P. 30–33.

Borovskaya R., Krivoguz D., Chernyi S., Kozhurin E., Khorosheltseva V., Zinchenko E. Surface water salinity evaluation and identification for using remote sensing data and machine learning approach // Journal of Marine Science and Engineering. – 2022. – Vol. 10, № 2. – P. 1–13: e257.

Britton R. H., Robert de Groot E., Johnson A. R. The daily cycle of feeding activity of the Greater Flamingo in relation to the dispersion of the prey *Artemia* // Wildfowl. – 1986. – Vol. 37. – P. 151–155.

Geraci J., Béchet A., Cézilly F., Ficheux S., Baccetti N., Samraoui B., Wattier R. Greater flamingo colonies around the Mediterranean form a single interbreeding population and share a common history // Journal of Avian Biology. 2012. – Vol. 43 – P. 341–354.

Johnson A., Cézilly F. The Greater Flamingo. – London: T & AD Poyser, 2007. – 250 pp.

Ogilvie M., Ogilvie C. Flamingos. – London, UK.: Alan Sutton Publishing Limited, Gloucester, 1986. – 121 pp.

Rendón M. A., Garrido A., Guerrero J. C., Rendón-Martos M., Amat J. A. Crop size as an index of chick provisioning in the Greater Flamingo *Phoenicopterus roseus* // Ibis. – 2012. – Vol. 154. – P. 379–388.

Rendón M. A., Garrido A., Ramírez J. M., Rendón-Martos M., Amat J. A. Despotic establishment of breeding colonies of greater flamingos, *Phoenicopterus ruber*, in southern Spain // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 2001. – Vol. 50 – P. 55–60. <https://doi.org/10.1007/s002650100326>

Sadrin N. V., Anufrieva E. V., Kipriyanova L. M., Kolesnikova E. A., Latushkin A. A., Romanov R. E., Sergeeva N. G. The political decision caused the drastic ecosystem shift of the Sivash Bay (the Sea of Azov) // Quaternary International. – 2018. – Vol. 475. – P. 4–10.

Salathé T. La predation du flamant rose *Phoenicopterus ruber roseus* par le goeland leucophée *Larus cachinnans* en Camargue // Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). – 1983. – Vol. 37. – P. 87–115.

Sergeeva N.G., Shadrin N.V., Anufrieva E.V. Long-term changes (1979–2015) in the nematode fauna in Sivash Bay (Sea of Azov), Russia, worldwide the largest hypersaline lagoon, during salinity transformations // Nematology. – 2019. – Vol. 21. – P. 337–347.

Shadrin N., Latushkin A., Yakovenko V., Prazukin A., Anufrieva E. Daily and other short-term changes in the ecosystem components of the world's largest hypersaline lagoon Bay Sivash (Crimea) // Regional Studies in Marine Science. – 2024. – Vol. 77. – P. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2024.103643>.

Grinchenko A. B., Prokopov G. A. The First Evidence of Successful Nesting of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus* Pallas, 1811 (Aves, Phoenicopteriformes) in Crimea // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 171–186.

Over the past decade, the Sivash Bay has undergone significant transformations due to the blocking of the North Crimean Canal. It resulted in a considerable increase in salinity, which facilitated the establishment of a feeding base for the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus* Pallas, 1811), characterized by a substantial development of brine shrimp (*Artemia* sp.) and chironomid larvae (*Chironomidae*). The warm winters of recent years and the establishment of a rest zone in the Sivash Bay near the base of the Arabat Spit led to the formation of a nesting colony of the Greater Flamingos. The establishment of the colony commenced in mid-April 2024, with egg-laying beginning in the first decade of May, and the first chicks hatching in late May to early June. The colony reached its maximum size by June 22, comprising 320 adult birds and approximately 110 chicks of two generations, along with over 30 nests still incubated by flamingos. Preliminary data regarding the molting patterns of flamingos in Crimea were collected. It was revealed that nesting birds exhibit a sequential molting pattern, allowing them to retain their flight capability. The formation of a flamingo breeding colony is unique for the Russian Federation. To preserve the breeding conditions of these birds, it is essential to expand the wildlife sanctuary of regional significance “Arabatsky” to the base of the Arabat Spit, including the adjacent waters of the Sivash Bay. Furthermore, a resting zone of at least 2 km should be designated around the sandy spit where the flamingo colony was formed in 2024, prohibiting the harvesting of *Chironomidae* and *Artemia* sp., as well as banning windsurfing.

Key words: *Phoenicopterus roseus*, nesting, Crimean Peninsula, Sivash Bay, threats, wildlife sanctuary.

Поступила в редакцию 27.07.24

Принята к печати 14.08.24

УДК 582.594.2:581.162.3 (477.75)

DOI: 10.29039/2413-1733-2024-38-187-199

Особенности антэкологии *Orchis mascula* (L.) L. (Orchidaceae) в Крыму: видовой состав опылителей, морфологическая совместимость цветков и опылителей, уровень опыления и система привлечения опылителей

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

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

На материале изучения двух крымских ценопопуляций, расположенных в урочище Карабель-Даг (горные леса Крыма) и на горе Чакатыш (Южный берег Крыма), выявлены особенности антэкологии орхидеи ятрышника мужского – *Orchis mascula* L. Сравнение морфометрических показатели соцветий и цветков, изученных ценопопуляций, позволило выявить ряд достоверных отличий по ряду качественных и количественных показателей. В частности, соцветия в урочище Карабель-Даг содержали меньшее число цветков при более плотном их расположении в соцветии, а цветки отличались большими размерами зева цветка и более коротким шпорцем. На цветках орхидеи отловлено 57 экземпляров пчел 13 видов, в том числе, с гемиполлинарными орхидеи – 9 особей 8 видов: *Andrena nitida* (Müller)*, *Osmia bicornis* L., *Anthophora plumipes* Pallas*, *Bombus haematurus* Kriechbaumer*, *Bombus hortorum* L., *Bombus pascuorum* Scopoli, *Bombus terrestris* L.*, *Xylocopa valga* Gerstäcker*. Особи еще 5 видов отловлены на цветках орхидеи без гемиполлинарив: *Andrena flavipes* Panzer*, *Andrena lathyri* Alfken*, *Eucera* cf. *nigra* Lep*, *Eucera nigrescens* Perez.* и *Apis mellifera* L. Морфологическое соответствие пчел последних 5 видов цветкам орхидеи позволяет также отнести их к законным опылителям *O. mascula* в Крыму. Виды, отмеченные звездочкой, зарегистрированы как опылители *O. mascula* впервые. Еще 14 видов пчел, летающих в период цветения *O. mascula* в местах произрастания этой орхидеи, признаны потенциальными опылителями на основании морфологического соответствия головы этих видов пчел и цветка орхидеи. В двух изученных крымских ценопопуляциях *O. mascula* за 3 сезона наблюдений отмечен стабильный и относительно высокий уровень опыления цветков – от 26 % до 53 %. Уровень опыления *O. mascula* отличался сильнее по отдельным сезонам и в меньшей степени между ценопопуляциями в один и тот же год. Привлечение опылителей на цветки *O. mascula* осуществляется за счет яркости соцветий и подражания нектароносным видам растений, цветущим одновременно с *O. mascula*. Полученные данные позволяют сделать предположение о существовании в Крыму двух экологических форм *O. mascula* – горно-лесной и южнобережной.

Ключевые слова: *Orchis mascula*, Orchidaceae, видовой состав опылителей, морфологическая совместимость цветков и опылителей, уровень опыления, система привлечения опылителей, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

Орхидные (Orchidaceae Juss.) насчитывает около 28 тысяч видов (Christenhusz, Byng, 2016). Это относительно молодое семейство характеризуется разнообразием жизненных форм, разнообразием форм и окраски цветков, наличием множества подвидов и гибридов. Сложность биоценологических связей орхидей, включая специфические взаимоотношения с опылителями, во многих случаях исключают вознаграждение их пыльцой и нектаром (Askerman et al., 2023), делает их интересным объектом исследований. Большинство орхидей – это редкие охраняемые виды. В частности, все виды орхидей, произрастающие на территории Крымского полуострова (Kreutz et al., 2018; Фатерыга и др., 2019), включены в Красные книги Республики Крым (Красная книга..., 2016) и города Севастополя (Красная книга..., 2018).

Орхидеи Крымского полуострова интенсивно изучаются с начала 20 века (Вульф, 1930). В настоящее время большое внимание уделяется вопросам антэкологии и, в частности, вопросам опыления орхидей (Назаров, Иванов, 1990; Лагутова, Назаров, 1993; Назаров, Ефетов, 1993; Иванов, Холодов, 1999; Холодов и др., 2002; Иванов и др., 2008, 2009; Ivanov et al., 2011; Сволынский, Иванов, 2012; Фатерыга, Иванов, 2012; Fateryga et al., 2013;

Сволынский и др., 2014, 2023a). Антэкология ятрышника мужского (*Orchis mascula* L.) в Крыму изучалась в ходе работы А. Д. Сволынского над диссертацией (Сволынский, 2016), однако публикация материалов этих исследований была осуществлена пока только в отношении фенологии цветения и пространственного распределения особей *O. mascula* в ценопопуляциях (Сволынский и др., 2023б).

Цель работы – изучить особенности антэкологии *O. mascula* в Крыму, выявить видовой состав опылителей, соответствие морфологических структур цветка и головы опылителей, оценить эффективность опыления и выявить систему привлечения опылителей на примере двух ценопопуляций, расположенных на Южном берегу Крыма и в горном Крыму.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особенности антэкологии *O. mascula* изучали в двух ценопопуляциях: на южном склоне горы Чакатыш: N 44°42'29.10", E 33°98'75.89", 460 м н. у. м., пгт. Голубой залив, а также в урочище Карабель-Даг на западном склоне горы Северная Демерджи: (N 44°78'78.54", E 34°36'71.89"; 795 м н. у. м., с. Перевальное). В локалитете Чакатыш растения произрастали на склоне южной экспозиции, в составе дубово-грабникового леса, а в урочище Карабель-Даг – на участке склона юго-западной экспозиции в буковом лесу (рис. 1а).

Основной материал был собран в сезоны 2013–2015 годов. Дополнительный материал собирался в последующие годы.

Видовой состав опылителей изучали в ходе отлова пчел в полевых условиях. Замеченные на цветках орхидеи пчелы отлавливались энтомологическим сачком и замаривались. После замаривания пчелы сразу накальвались на энтомологические булавки. Немедленное накальвание пчелы на булавку и помещение ее в отдельную коробку обеспечивало сохранение гемиполлиналиев, если таковые имелись на лицевой стороне головы пчелы (рис. 2).

Соответствие морфологических структур цветка и головы опылителей изучали в ходе сопоставления параметров определенных структур цветка и головы пчелы, входящих в соприкосновение в момент посещения цветка пчелой (рис. 3).

Сравнение этих параметров позволяло оценить степень их соответствия, а значит и эффективность работы опылителей.

Характер взаимоотношений пчел-опылителей и орхидеи *O. mascula* изучали по методике, подробно изложенной в одной из наших предыдущих публикаций (Сволынский и др., 2023б). Методика основана на подсчете соотношения цветков 8 разных состояний, в котором может находиться цветок после посещения его опылителем (рис. 4).

Для статистического анализа использовали программы MS Excel и PAST. Рассчитывались среднее значение, стандартное отклонение и достоверность отличия средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические показатели соцветий и цветка. Соцветия *O. mascula* отдельных особей заметно отличаются по окраске цветков, плотности их расположения и числу (рис. 1 б–г). На рисунке 5 представлены гистограммы распределения генеративных растений *O. mascula* в урочище Карабель-Даг и на горе Чакатыш по числу цветков в соцветии. Обе гистограммы близки к нормальному распределению.

В урочище Карабель-Даг наиболее часто встречаются экземпляры с 17–19 цветками в соцветии, при среднем значении $16,3 \pm 4,6$. В локалитете Чакатыш распределение носит бимодальный характер при среднем значении $18,4 \pm 7,1$. Следует также отметить, что в этом локалитете было зарегистрировано соцветие с 44 цветками, в то время как в урочище Карабель-Даг максимальное число цветков составило 27. Кроме того, наблюдается небольшая правосторонняя асимметрия распределения – сдвиг в сторону меньших значений.

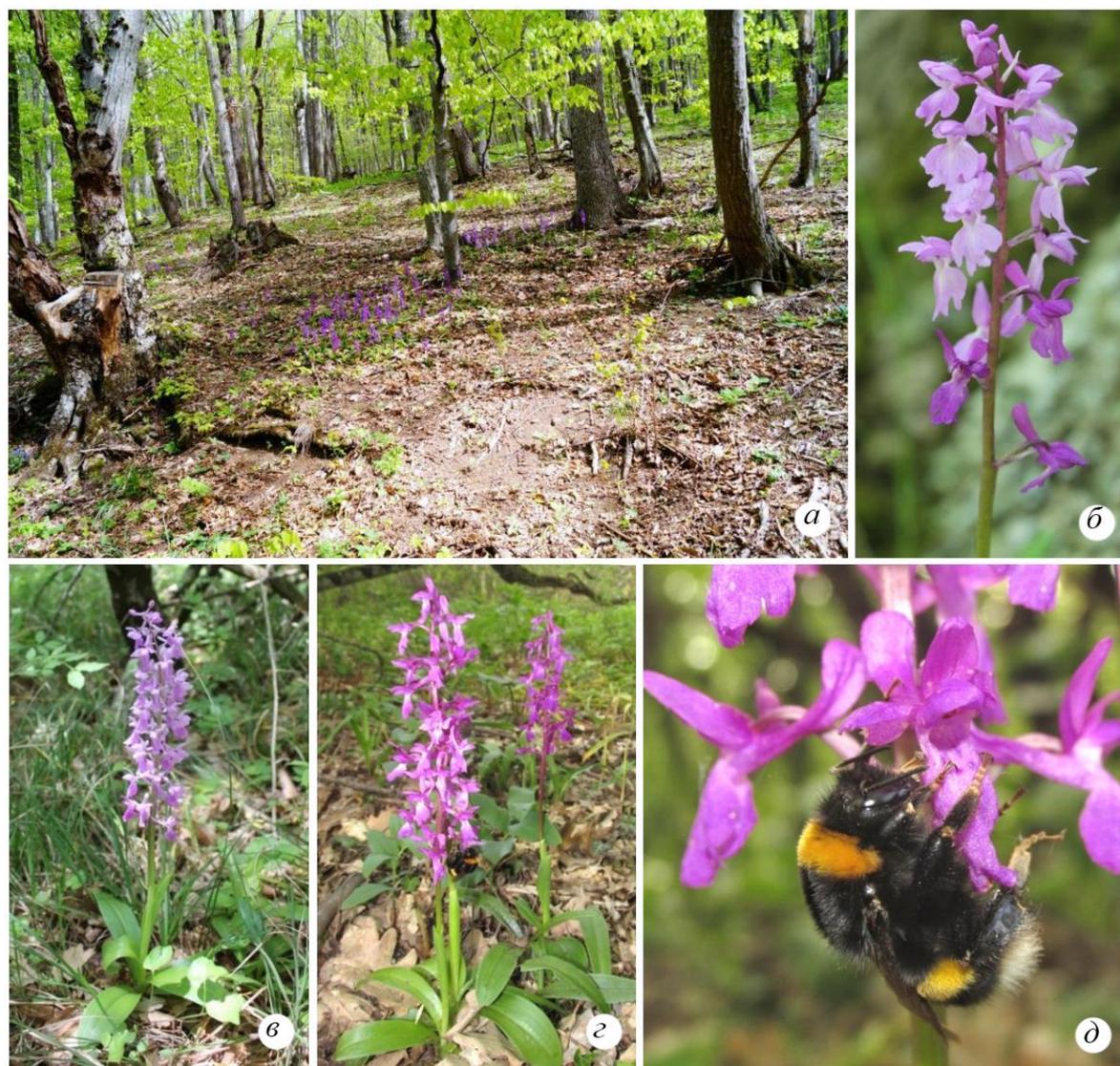


Рис. 1. Цветение орхидеи *Orchis mascula*

Группа растений в урочище Карабель-Даг (а); соцветия с разной плотностью цветков, с разным числом цветков и разных оттенков цвета (б–г); матка шмеля *Bombus terrestris*, извлекающая гемиполлинии из цветка орхидеи (д). Фото г и д Фатерыги А. В.

Результаты изучения филлотаксиса цветков в соцветиях двух изученных ценопопуляций представлены на рисунке 6, на котором представлены модели соцветий, построенные с использованием средних значений их основных линейных и количественных показателей. Соцветия в локалитете Чакатыш отличаются от соцветий в урочище Карабель-Даг большим числом цветков и менее плотным расположением цветков в соцветии.

Изучение соцветий *O. mascula* в отношении взаимного расположения цветков показали, что в обоих локалитетах 85 % соцветия являются левозакрученными (при взгляде сверху). Средний угол между двумя следующими друг за другом цветками составляет 130° .

В таблице 1 представлены сравнительные данные морфометрии цветков *O. mascula* из двух изученных локалитетов. Из данных таблицы следует, что цветки *O. mascula* из локалитета урочище Карабель-Даг имеют большую длину канала шпорца, меньшую высоту отверстия шпорца на входе и меньшее расстояние от прилипалец до входа в шпорец, чем цветки *O. mascula* из локалитета Чакатыш.



Рис. 2. Пчелы – опылители *Orchis mascula* с гемиполлиниями орхидеи
Пояснения к рисунку: а – *Osmia bicornis* (самка); б – *Andrena nitida* (самка).

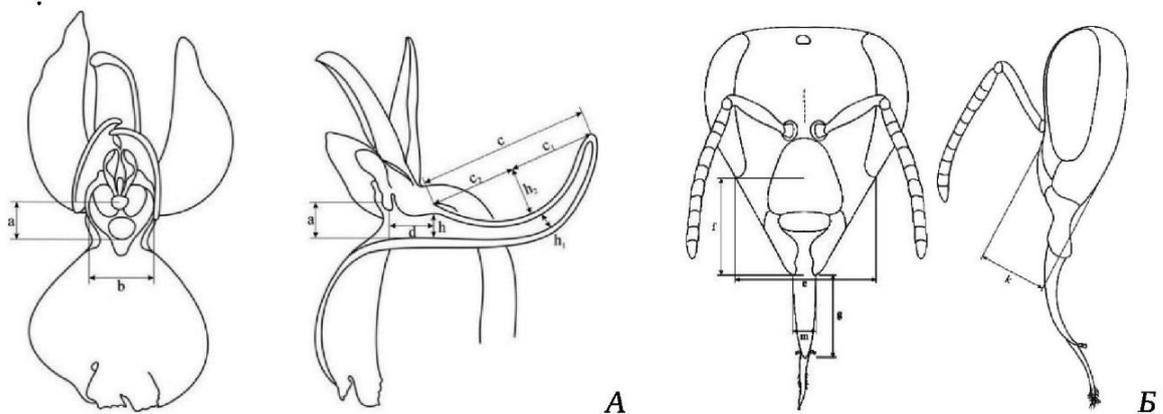


Рис. 3. Параметры цветка *Orchis mascula* и головы пчелы, имеющие значение для опыления
цветка при контакте его с опылителем

Цветок (А): 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 (Б): с – ширина головы на уровне центра наличника; f – расстояние от центра наличника до конца жвал; g – длина галеа (наружные лопасти максилл); m – ширина галеа на основании; k – высота головы на уровне центра наличника.

Нельзя не отметить, что у всех морфологических показателей цветков из урочища Карабель-Даг коэффициент вариабельности меньше, чем у цветков из локалитета Чакатыш.

Все параметры соцветий и цветков *O. mascula*, по которым нами выявлены отличия, имеют непосредственное отношение к совместимости цветка и насекомого-опылителя в момент их контакта. Исходя из этого и учитывая отмеченные нами отличия параметров, можно предположить, что изученные нами ценопопуляции (достаточно удаленные друг от друга) ориентированы на разных опылителей.

Видовой состав опылителей. За период исследований в двух пунктах произрастания *O. mascula* на цветках орхидеи отловлено 57 экземпляров пчел, в том числе, с гемиполлиниями орхидеи – 9 особей 8-ми видов (табл. 2). Однако только 3 вида пчел отмечены в обоих пунктах.

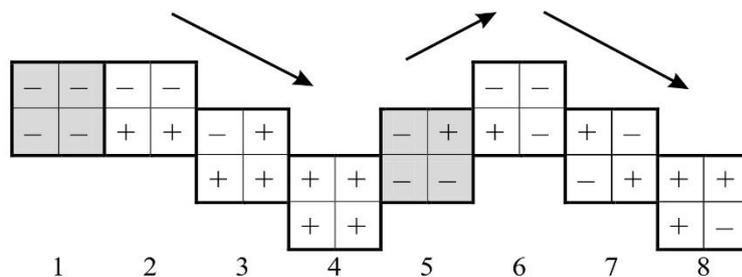


Рис. 4. Условные обозначения восьми возможных состояний цветка орхидеи после посещения его опылителем

1 – вынесены оба гемиполлинария, на рыльце нет массул; 2 – вынесены оба гемиполлинария, с обеих сторон есть массулы; 3 – один гемиполлинарный вынесен, на рыльце с обеих сторон есть массулы; 4 – оба гемиполлинария не вынесены, на рыльце с обеих сторон есть массулы; 5 – один гемиполлинарный вынесен, на рыльце нет массул; 6 – оба гемиполлинария вынесены, на рыльце с одной стороны есть массулы; 7 – один гемиполлинарный вынесен, на рыльце с одной стороны есть массулы; 8 – оба гемиполлинария не вынесены, на рыльце с одной стороны есть массулы. Стрелки, направленные вниз, показывают снижение уровня мотивации опылителей, а направленные вверх – повышение.

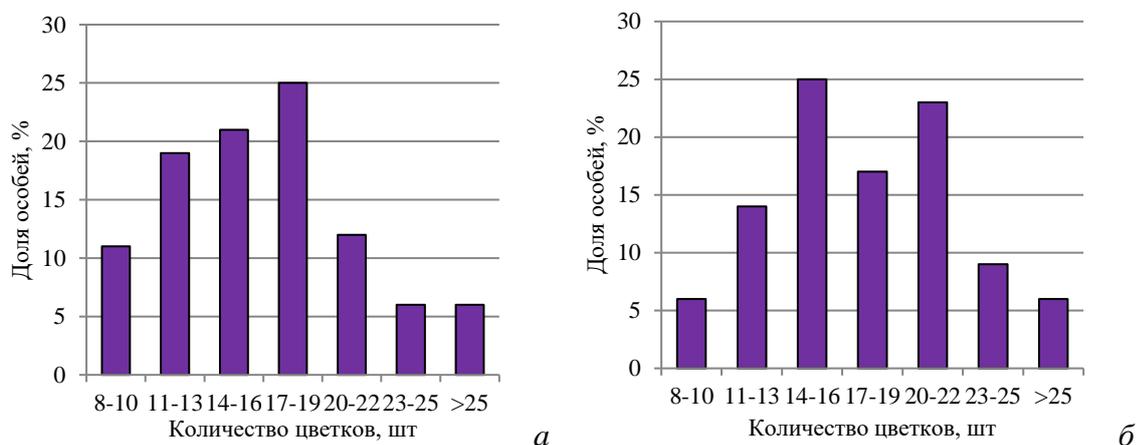


Рис. 5. Гистограммы распределения генеративных растений *Orchis mascula* в урочище Карабель-Даг (а) и в локалитете на горе Чакатыш (б) по числу цветков в соцветии

Пчелы 8 видов несли 15 гемиполлинарив. Три особи – по одному и шесть – по 2. Пчелы 5 видов были отловлены без гемиполлинарив. Эти пчелы были отловлены в момент, когда они еще не вступили в тесный контакт с цветками орхидеи и не успели получить гемиполлинарив.

В урочище Карабель-Даг отловлены пчелы 9 видов, из которых пчелы 8 видов несли 13 гемиполлинарив. На горе Чакатыш, на соцветиях *O. mascula* отловлено 7 видов пчел, но только на пчелах одного вида были обнаружены гемиполлинаривы – по одному на каждой.

Выявленные нами отличия в видовом составе опылителей урочища Карабель-Даг и горы Чакатыш подтверждает высказанное выше предположение, что изученные нами ценопопуляции *O. mascula* ориентированы на разных опылителей.

В монографии Дж. Класенса и Ж. Клейнена (Claessens, Kleunen, 2011) на основании публикаций более 10 авторов в качестве опылителей *O. mascula* приводятся: 1 представитель отряда Coleoptera, 4 – Diptera, 2 – Lepidoptera и 29 представителей Hymenoptera, в том числе 28 видов пчел.

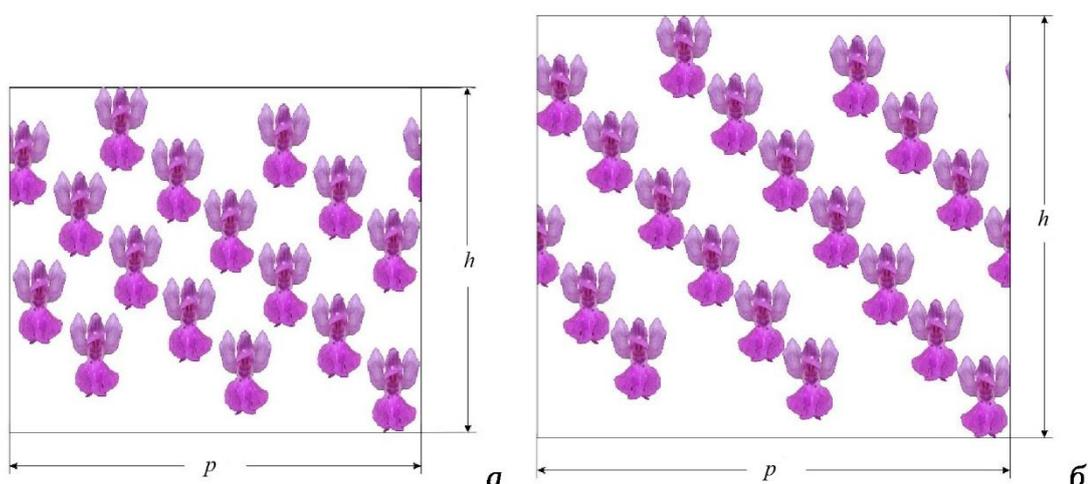


Рис. 6. Цилиндрический филлотаксис соцветия *Orchis mascula* в урочище Карабель-Даг (а) и в локалитете на горе Чакатыш (б)
 p – периметр окружности соцветия; h – высота соцветия.

Таблица 1

Основные морфометрические показатели цветка *Orchis mascula*

Пункт	Параметр	Показатели выборки				
		N	min–max	$\bar{x} \pm \sigma$	σ^2	$C_v, \%$
Чакатыш	Высота зева венчика (а), мм	30	2,2–3,3	2,7±0,3	0,09	11
	Ширина зева венчика (b), мм	30	3,8–5,8	4,6±0,6	0,38	13
	Длина канала шпорца (с), мм	30	10,2–22,3	16,7±3,3	10,9	20
	*Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	3,0–5,5	4,4±0,8	0,69	19
	*Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	1,5–3,3	2,3±0,4	0,16	17
Карабель-Даг	Высота зева венчика (а), мм	30	2,2–3,3	2,6±0,3	0,07	10
	Ширина зева венчика (b), мм	30	4,1–6,0	4,9±0,5	0,28	11
	*Длина канала шпорца (с), мм	30	12,5–15,3	13,8±0,8	0,7	6
	*Расстояние от прилипалец до входа в шпорец (d), мм	30	3,2–6,3	5,4±0,8	0,67	15
	*Высота отверстия шпорца на входе (h), мм	30	2,1–3,7	3,1±0,4	0,16	13

Примечание к таблице. Буквенные обозначения параметров соответствуют рисунку 3. Отличия между величинами параметров, отмеченных звездочкой, достоверны при $p < 0,05$.

Морфологическое соответствие цветков орхидей и пчел-опылителей. Сравнение параметров цветков и параметров головы опылителей проводилось попарно. При этом сравнивались параметры тех структур цветка и пчел, которые в момент посещения цветка пчелой находятся в прямом контакте. Например, высота зева венчика и высота головы пчелы на уровне центра наличника, ширина входа в канал шпорца цветка и ширина хоботка (галеа) пчелы.

Сравнение соответствующих пар параметров «высота зева венчика цветка» – «высота головы на уровне центра наличника» и «ширина зева венчика» – «ширина головы на уровне центра наличника» (рис. 7) показало, что все пчелы, отловленные на соцветиях *O. mascula*, по ширине и высоте головы соответствуют соответствующим параметрам цветка и могут

Таблица 2

Видовой состав пчел, опылителей *Orchis mascula* в двух пунктах произрастания в Крыму

№	Виды пчел и принадлежность к семейству	Гора Чакатыш	Урочище Карабель-Даг	Всего, экз.
Andrenidae				
1	<i>Andrena flavipes</i> Panzer, 1799	1♀ / 2♂		1♀ / 2♂
2	<i>Andrena lathyri</i> Alfken, 1899		1♀ / 4♂	1♀ / 4♂
3	<i>Andrena nitida</i> (Müller, 1776)		5♀ (2)	5♀ (2)
Megachilidae				
4	<i>Osmia bicornis</i> (Linnaeus, 1758)	8♀	2♀ (1) 3♂ (1)	10♀ (1) 3♂ (1)
Apidae				
5	<i>Anthophora plumipes</i> (Pallas, 1772)	6♀ (1) 5♂ (1)		6♀ (1) 5♂ (1)
6	<i>Eucera</i> cf. <i>nigra</i> Lepeterier, 1841	2♂		2♂
7	<i>Eucera nigrescens</i> Pérez, 1879	3♂		3♂
8	<i>Bombus haematurus</i> Kriechbaumer, 1870		1♀ (1)	1♀ (1)
9	<i>Bombus hortorum</i> (Linnaeus, 1761)		5♀ (5)	5♀ (5)
10	<i>Bombus pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	1♀	2♀ (1)	3♀ (1)
11	<i>Bombus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)		1♀ (1)	1♀ (1)
12	<i>Xylocopa valga</i> Gerstäcker, 1872		1♀ (1)	1♀ (1)
13	<i>Apis mellifera</i> L., 1758	3♀	1♀	4♀
Всего, экз.		31 (2)	26 (13)	57 (15)
Всего видов		7	9	

Примечание к таблице. В скобках указано число особей с гемиполлинарными.

извлекать гемиполлинарии. Подтверждением этого является то, что пчелы, имеющие крайние значения этих параметров – *Anthophora plumipes*, *Bombus hortorum* и *Xylocopa valga* (близкие к верхнему пределу высоты головы), а также *Osmia bicornis* и *Bombus terrestris* (близкие к нижнему пределу высоты головы) отловлены на соцветиях *O. mascula* с гемиполлинарными.

Анализ соответствия других параметров цветка и головы пчел, важных для успешного извлечения гемиполлинариев и последующего их использования для опыления ятрышника мужского, показал еще большее соответствие, то есть без приближения к крайним значениям. Речь идет о таких парах параметров как «расстояние от прилипалец до входа в шпорец цветка» и «расстояние от центра наличника пчелы до конца жвал», а также «длина шпорца цветка» и «длина хоботка (галеа) пчелы», а также «ширина входа в шпорец» и «ширина хоботка пчелы».

Таким образом, все виды пчел, из числа отловленных без гемиполлинариев, могут считаться потенциальными опылителями этой орхидеи.

Характер взаимоотношений с опылителями и уровень опыления. В двух крымских ценопопуляциях *O. mascula* за 3 сезона наблюдений отмечен стабильный и относительно высокий уровень опыления цветков – от 26 % до 53 % (рис. 8).

Кроме возможности оценить уровень опыления орхидеи, анализ соотношения цветков разного состояния дает возможность оценить взаимоотношения орхидеи и опылителей по таким показателям как относительная плотность пчел-опылителей (показатель – доля цветков первого свидания) и их активность или настойчивость (несмотря на отсутствие вознаграждения) в посещении цветков орхидеи. Другими словами, дает возможность оценить привлекательность для опылителей цветков орхидеи. Это качество отражает коэффициент повторности посещения цветков.

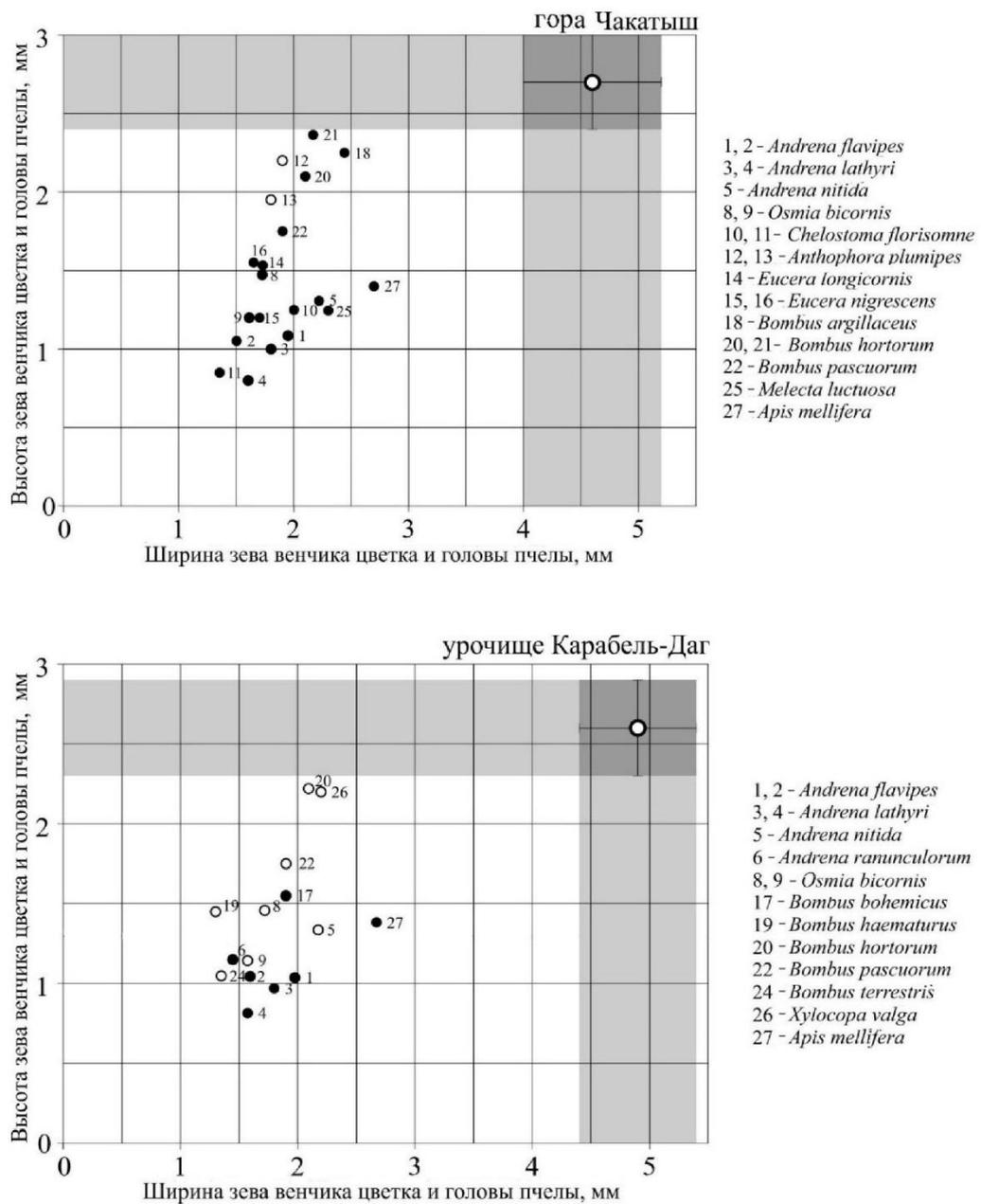


Рис. 7. Соответствие размерных показателей зева венчика цветка *Orchis mascula* и головы пчел-опылителей

● – параметры цветка, серым цветом выделена область значений, лежащих в пределах стандартного отклонения; ○ – виды, особи которых отловлены с гемиполлиниями; ● – виды, особи которых отловлены без гемиполлинириев.

Наибольшая относительная плотность опылителей отмечена в 2013 году в обеих ценопопуляциях – 50 % цветков первого свидания на горе Чакатыш и 40 % в урочище Карабель-Даг. В этот год наблюдалась дружная весна и наиболее быстрое накопление положительных температур. Соответственно такими же дружными были и вылет пчел после зимовки, и последующий разлет в поисках мест гнездования. Возможно, что именно с этим связаны как высокая плотность опылителей, так и наименьший коэффициент повторности посещения цветков в этот год в обоих локалитетах.

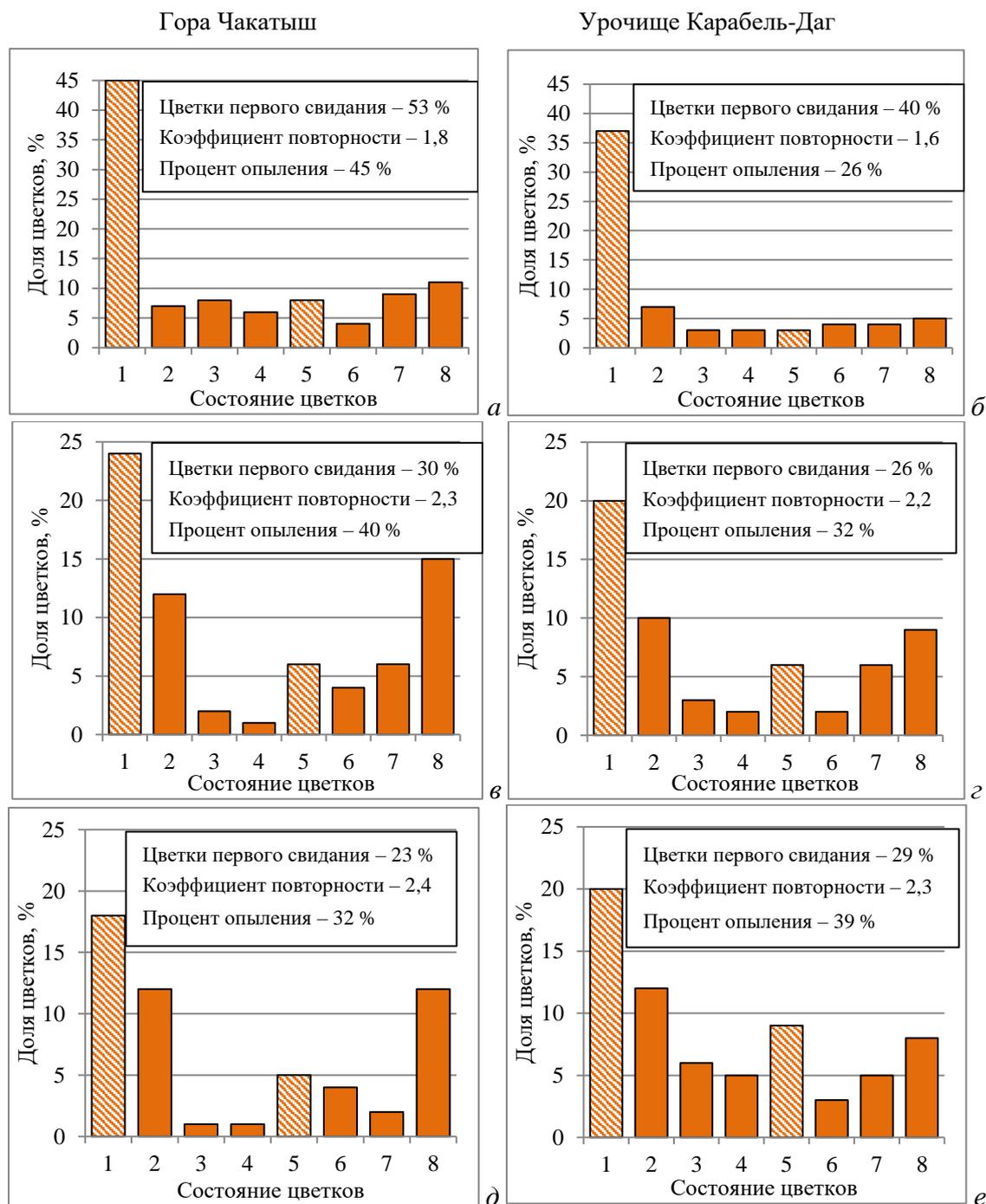


Рис. 8. Соотношение цветков разного состояния и основные показатели деятельности опылителей орхидеи *Orchis mascula* в разные сезоны 2013 год (а и б); 2014 год (в и г); 2015 год (д и е); а, в, д – гора Чакатыш; б, г, е – урочище Карабель-Даг; – цветки первого свидания; – опыленные цветки. Подписи по горизонтальной оси соответствуют рисунку 4.

В последующие годы относительная плотность пчел была заметно ниже и колебалась на горе Чакатыш от 23 до 30 %, а в урочище Карабель-Даг – от 26 до 29 %. При этом повторность посещения цветков была практически одинаковой и колебалась незначительно – 2,2–2,4.

Наибольшая относительная плотность опылителей отмечена в 2013 году в обоих ценопопуляциях – 50 % цветков первого свидания на горе Чакатыш и 40 % в урочище Карабель-Даг. В этот год наблюдалась дружная весна и наиболее быстрое накопление положительных температур. Соответственно такими же дружными были и вылет пчел после зимовки, и последующий разлет в поисках мест гнездования. Возможно, что именно с этим связаны как высокая плотность опылителей, так и наименьший коэффициент повторности посещения цветков в этот год в обоих локалитетах.

Таким образом, уровень опыления орхидеи *O. mascula* в двух изученных ценопопуляциях – на горе Чакатыш и в урочище Карабель-Даг – в каждом из трех сезонов складывался под влиянием сочетания нескольких факторов. Несмотря на значительные колебания по годам, уровень опыления в двух ценопопуляциях (в среднем за три года наблюдений) оказался примерно одинаковым – 35,3 (Чакатыш) и 32,3 % (Карабель-Даг). При этом, уровень опыления *O. mascula* отличался сильнее по отдельным сезонам и в меньшей степени между ценопопуляциями в один и тот же год.

Система привлечения опылителей. Цветки *O. mascula* безнектарны, а пыльца, заключенная в гемиполлинии, недоступна для пчел. Орхидея ятрышник мужской привлекает опылителей обманным путем. Эта орхидея начинает цветение ранней весной в период первых вылетов пчел после зимней диапаузы. В этот период пчелы в поисках кормовых растений посещают все цветущие растения, выбирая, в первую очередь, наиболее привлекательные и только потом – наиболее продуктивные. Цветки *O. mascula* обладают яркой окраской, их соцветия заметны издали и этим привлекают неопытных опылителей (рис. 1 и 9).

Учитывая относительно высокий коэффициент повторности посещения цветков *O. mascula* пчелами, можно предположить, что кроме яркости соцветий, этот вид орхидей использует для привлечения опылителей сходство с некоторыми конкретными видами меллитофильных растений, цветущих одновременно с ним, и являются кормовыми растениями пчел.

В урочище Карабель-Даг сходство по цветовой гамме с цветками *O. mascula* имеют несколько видов растений, цветущих одновременно с орхидеей (рис. 9). *Cardamine quinquefolia* (M.Bieb.) Schmalh. и *Lamium purpureum* L. в целом для урочища отмечены как многочисленные – на отдельных участках наблюдалось их аспекттивное (*C. quinquefolia*) или групповое (*L. purpureum*) цветение (рис. 9 з, к). Кроме того, эти виды являются одними из основных кормовых растений шмелей и других пчел из числа опылителей *O. mascula*.

В локалитете Чакатыш среди растений с соцветиями, сходными по окраске цветков с *O. mascula*, выделяется *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze, Этот вид является и наиболее многочисленным среди растений, цветущих одновременно с *O. mascula*. Кроме того, этот вид является одним из основных кормовых растений для пчел-опылителей этой орхидеи – *Anthophora plumipes* и таких потенциальных опылителей как *Eucera nigrescens* и *Eucera cf. nigra*. Менее сходны с *O. mascula* по цвету цветков, но зато более близки по форме соцветия два вида меллитофильных растений: *Ajuga orientalis* L. и *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На материале изучения двух крымских ценопопуляций, расположенных в урочище Карабель-Даг (горные леса Крыма) и на горе Чакатыш (Южный Берег Крыма), выявлены особенности анэкологии орхидеи ятрышника мужского (*Orchis mascula* L.). Сравнение морфометрических показатели соцветий и цветков орхидеи в изученных ценопопуляциях позволили выявить ряд достоверных отличий между изученными ценопопуляциями. В частности, соцветия *O. mascula* в урочище Карабель-Даг содержат меньшее число цветков при более плотном их расположении, а цветки отличаются меньшими размерами зева цветка и более тонким и длинным шпорцем.

На цветках орхидеи отловлено 57 экземпляров диких пчел 13 видов, в том числе, с гемиполлиниями орхидеи – 9 особей 8-ми видов: *Andrena nitida* Müller*, *Osmia bicornis* L., *Anthophora plumipes* Pallas*, *Bombus haematurus* Kriechbaumer*, *Bombus hortorum* L., *Bombus pascuorum* Scopoli, *Bombus terrestris* L., *Xylocopa valga* Gerstäcker*. Особи еще 5 видов

отловлены на цветках орхидеи без гемиполлиниариев: *Andrena flavipes* Panzer*, *Andrena*



Рис. 9. Цветок орхидеи *Orchis mascula* и его модельные растения в урочище Карабель-Даг. Цветок *O. mascula* в профиль (а) и в анфас (б); фиалка (*Viola* sp.) (в); хохлатка Почоского (*Corydalis raczorskii*) (д); зубянка (*Cardamine quinquefolia*) (ж); воробейник (*Aegonychon purpurocaeruleum*) (е);

заразиха Петров крест (*Lathraea squamaria*) (ж); будра (*Glechoma hederacea*) (з); аспективное цветение зубянки (*Cardamine quinquefolia*) (у) и яснотки (*Lamium purpureum*) (к). *lathyri* Alfken*, *Eucera* cf. *nigra* Lep.*, *Eucera nigrescens* Perez* и *Apis mellifera* L. Морфологическое соответствие пчел последних 5 видов цветкам орхидеи позволяет также отнести их к законным опылителям *Orchis mascula*. Виды, отмеченные звездочкой, отмечены как опылители *O. mascula* впервые.

Еще 14 видов диких пчел, летающих в период цветения *O. mascula* в местах произрастания орхидеи, следует считать потенциальными опылителями этой орхидеи на основании морфологического соответствия цветка орхидеи и головы пчел этих видов.

В двух изученных ценопопуляциях *O. mascula* за 3 сезона наблюдений отмечен стабильный и относительно высокий уровень опыления цветков – от 26 % до 53 %. Уровень опыления *O. mascula* отличался сильнее по отдельным сезонам и в меньшей степени между ценопопуляциями в один и тот же год.

Система привлечения опылителей ятрышником мужским осуществляется за счет яркости соцветий и подражания нектароносным видам растений, цветущим одновременно с *O. mascula*. В урочище Карабель-Даг основными модельными растениями служили – *Cardamine quinquefolia* и *Lamium purpureum*, а на горе Чакатыш – *Lathyrus laxiflorus*, *Aegonychon purpureocaeruleum* и *Ajuga orientalis*. Таким образом, орхидея *O. mascula* привлекает опылителей двумя способами. Первый способ – привлечение неопытных опылителей яркостью соцветий в период их первых после выхода из зимовки вылетов в поисках нектара. Второй способ – привлечение опылителей за счет сходства с соцветиями некоторых меллиитофильных нектароносных растений – основных кормовых растений пчел, цветущих одновременно с *O. mascula* в местах его произрастания.

Различия в видовом составе опылителей, южнобережной и горно-лесной ценопопуляций *O. mascula*, а также существенные отличия в параметрах филлотаксиса и линейных параметрах цветка, служат дополнительными аргументами в пользу предположения, высказанного в предыдущей нашей публикации (Сволынский и др., 2023б), о существовании в Крыму двух экологических форм ятрышника мужского.

Список литературы

- Вульф Е. В. Флора Крыма. Том 1, вып. 3. Однодольные. – Л.: Изд. Никитского ботанического сада, 1930. – 126 с.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Тягнирядно В. В. Сравнительная оценка эффективности опыления орхидей в урочище Аян // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2008. – 97. – С. 10–14.
- Иванов С. П., Холодов В. В. Экология опыления орхидеи *Orchis picta* Loisel. (Orchidaceae) в Крыму // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология». – 1999. – 12 (2). – С. 7–9.
- Иванов С. П., Холодов В. В., Фатерыга А. В. Орхидеи Крыма: состав опылителей, разнообразие систем и способов опыления и их эффективность // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2009. – 22 (1). – С. 24–34.
- Красная книга города Севастополь. – Калининград; Севастополь: РОСТ-ДОАФК, 2018. – 432 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2016. – 480 с.
- Лагутова О. И., Назаров В. В. Экология опыления *Dactylorhiza romana* Soó (Orchidaceae) // Украинский ботанический журнал. – 1993. – 50 (1). – С. 107–110.
- Назаров В. В., Ефетов К. А. Участие пестрянок (Lepidoptera, Zygaenidae) Крыма в опылении орхидеи *Anacamptis pyramidalis* (Orchidaceae) // Зоологический журнал. – 1993. – 72 (10). – С. 54–67.
- Назаров В. В., Иванов С. П. Участие пчел рода *Chelostoma* Latr. (Hymenoptera, Megachilidae) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (Z.) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму // Энтомологическое обозрение. – 1990. – 69 (3). – С. 534–537.
- Сволынский А. Д. Антэкология четырех видов ранневесенних энтомофильных орхидей (Orchidaceae Juss.) Крыма: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: спец. 03.02.08 Экология. – Ялта: Никитский ботанический сад, 2016. – 22 с.
- Сволынский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии орхидеи пальчатокоренника римского – *Dactylorhiza romana* (Sebast.) Soó (Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы. – 2023а. – 35. – С. 162–180.

Свольнский А. Д., Иванов С. П., Курамова В. В. Особенности антэкологии *Orchis mascula* L. (Orchidaceae) в Крыму: фенология цветения, пространственное распределение и морфометрия генеративных особей // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2023б. – № 147. – С. 135–143.

Свольнский А. Д., Иванов С. П., Фатерыга А. В. Особенности антэкологии ятрышника прованского (*Orchis provincialis*, Orchidaceae) в Крыму: опылители, система их привлечения, уровень опыления // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 144–157.

Фатерыга А. В., Иванов С. П. Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 6. – С. 136–150.

Фатерыга А. В., Ефимов П. Г., Свирин С. А. Орхидеи Крымского полуострова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 224 с.

Холодов В. В., Назаров В. В., Иванов С. П. Насекомые посетители и опылители орхидеи *Orchis purpurea* Huds. (Orchidaceae) в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2002. – Вып. 12. – С. 77–80.

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.

Christenhusz M. J. M., Byng J. W. The number of known plants species in the world and its annual increase // Phytotaxa. – 2016. – Vol. 261, N 3. – P. 201–217.

Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid. Form and function. – Voeren-daal & Stein: Jean Claessens & Jacques Kleynen, 2011. – 440 p.

Fateryga A. V., Ivanov S. P., Fateryga V. V. Pollination ecology of *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan Natural Landmark (the Crimea) // Ukrainian Botanical Journal. – 2013. – Vol. 70, iss. 2. – С. 195–201.

Ivanov S. P., Fateryga A. V., Kholodov V. V. Pollination ecology of lizard orchid (*Himantoglossum caprinum*) in Crimea. // Okhrana i kultivirovaniye orkhidey [Protection and cultivation of orchids]. – Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2011. – P. 187–194.

Kreutz C. A. J., Fateryga A. V., Ivanov S. P. Orchids of the Crimea. – Sint Geertruid: Kreutz Publishers, 2018. – 576 p.

Svolynskiy A. D., Ivanov S. P., Kuramova V. V. Peculiarities of Anthecology of *Orchis mascula* (L.) L. (Orchidaceae) in Crimea: Species Composition of Pollinates, Morphological Compatibility of Flowers and Pollinates, Pollination Level, and Pollinator Attraction System // Ekosistemy. 2024. Iss. 38. P. 187–199.

The research of two Crimean cenopopulations located in the Karabel-Dag tract (mountainous Crimea) and on Mount Chakatysh (Southern coast of Crimea) revealed the peculiarities of the antecology of the male orchid *Orchis mascula* L. The comparison of morphometric parameters of inflorescences and flowers of the studied cenopopulations specified a number of reliable differences in both qualitative and quantitative parameters. In particular, inflorescences in the Karabel-Dag tract contained fewer flowers with a denser arrangement of flowers in inflorescences, and the flowers exhibited larger sizes of the flower gape and shorter spurs. Fifty-seven specimens of bees of 13 species were captured on orchid flowers, including 9 individuals from 8 species recognized as hemipollinators of the orchid: *Andrena nitida* Müller*, *Osmia bicornis* L., *Anthophora plumipes* Pallas*, *Bombus haematurus* Kriechbaumer*, *Bombus hortorum* L., *Bombus pascuorum* Scopoli, *Bombus terrestris* L.*, *Xylocopa valga* Gerstäcker*. Additionally, five other bee species were caught on the orchid flowers without hemipollinators: *Andrena flavipes* Panzer*, *Andrena lathyri* Alfken*, *Eucera* cf. *nigra* Lep*, *Eucera nigrescens* Perez.* и *Apis mellifera* L. The morphological correspondence of bees of the latest 5 species to orchid flowers qualifies them as legitimate pollinators of *O. mascula* in Crimea. The species marked with an asterisk were recorded as pollinators of *O. mascula* for the first time. Furthermore, 14 additional bee species that were active during the flowering period of *O. mascula* in their habitats were recognized as potential pollinators based on the morphological compatibility of their head structures with the orchid flowers. Over three seasons of observation two studied Crimean cenopopulations of *O. mascula* demonstrated a stable and relatively high level of flower pollination – from 26 % to 53 %. The pollination level of *O. mascula* varied significantly across different seasons while exhibiting less variation between cenopopulations within a single year. Pollinators were attracted to *O. mascula* flowers by the brightness of inflorescences and by imitation of nectar-bearing plant species that bloomed concurrently with *O. mascula*. The obtained data suggest the existence of two ecological forms of *O. mascula* in Crimea: mountain-forest and south coastal.

Key words: *Orchis mascula*, Orchidaceae, species composition of pollinators, morphological compatibility of flowers and pollinators, pollination level, pollinator attraction system, Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 28.07.2024

Принята к печати 28.08.24