

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

Выпуск 20 • 2019

ISSN 2414-4738

Свидетельство о регистрации СМИ – ПИ № ФС77-61820 от 18 мая 2015 г.

Выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций.

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

Печатается по решению Научно-технического совета Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского, протокол № 7 от 13.09.2019.

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

Редакционный совет журнала

Главный редактор

Иванов С. П., д. б. н., профессор

Заместитель главного редактора

Котов С. Ф., к. б. н., доцент

Технический редактор

Леонов С. В., к. б. н., доцент

Редактор текстов на английском
и немецком языках

Шестакова Е. С., к. п. н.

Ответственный секретарь

Петришина Н. Н., к. б. н.

Члены редакционного совета

Багрикова Н. А., д. б. н.

Бескаравайный М. М., к. б. н.

Будашкин Ю. И., к. б. н.

Воронин Л. В., д. б. н., доцент

Довгаль И. В., д. б. н., профессор

Егоров В. Н., д. б. н., профессор

Ена А. В., д. б. н., профессор

Ермаков Н. Б., д. б. н.

Захаренко Г. С., д. б. н., профессор

Ивашов А. В., д. б. н., профессор

Коба В. П., д. б. н., профессор

Корженевский В. В., д. б. н., профессор

Мацюра А. В., д. б. н., профессор

Назаров В. В., к. б. н.

Оберемок В. В., к. б. н., доцент

Плугатарь Ю. В., д. с.-х. н., профессор

Репецкая А. И., к. б. н., доцент

Сволынский А. Д., к. б. н.

Фатерыга А. В., к. б. н.

Чуян Е. Н., д. б. н., профессор

Адрес редакции: Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского, кафедра ботаники и физиологии растений и биотехнологии, пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь, 295007.

E-mail: ekotnu@list.ru

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

Оригинал-макет: С. В. Леонов

На обложке:

Подписано в печать _____. Формат 60×84/8. Усл. п. л. _____. Печать цифровая. Тираж 50 экз. Бесплатно.

Заказ № _____. Дата выхода в свет _____.

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

УДК 581.9: 502.75

Флора памятника природы «Черношарское болото» (Южное Предуралье)

Баишева Э. З.¹, Мулдашев А. А.¹, Мартыненко В. Б.¹, Широких П. С.¹, Бикбаев И. Г.¹,
Путенихин В. П.²

¹ Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН
Уфа, Республика Башкортостан, Россия

elvbai@mail.ru, muldashev_ural@mail.ru, vasmar@anrb.ru, shirpa@mail.ru, ilnur.bikbaev.90@mail.ru

² Башкирский государственный университет

Уфа, Республика Башкортостан, Россия

vpp99@mail.ru

На территории памятника природы «Черношарское болото» (Республика Башкортостан, Южно-Уральский регион) выявлено 155 видов сосудистых растений и 70 видов мохообразных (62 мха и 18 печеночников), в том числе 19 видов, включенных в Красную книгу Республики Башкортостан и 5 – в Красную книгу РФ (*Cypripedium calceolus*, *C. macranthos*, *C. ventricosum*, *Dactylorhiza russowii*, *Liparis loeselii*). Видовое богатство обследованной территории довольно высокое: на ней выявлено 48 % от всей известной на настоящий момент бриофлоры и 36 % – от флоры сосудистых растений болот Башкирского Предуралья. Приведен полный список видов с указанием встречаемости в разных типах сообществ. Комплекс растительности охраняемой территории представлен эвтрофными березово-ольховыми заболоченными лесами, мезотрофными зеленомошно-кустарничковыми сосняками, открытыми участками карбонатных болот и лугами. Во флоре памятника природы значительное участие принимают лесные и лесо-болотные виды (64,3 % бриофитов и 35,5 % сосудистых растений), что связано с высокой степенью облесенности территории. Высока доля нехарактерных для болот случайных видов и видов, индифферентных к болотному экотопу (около 60 % среди мохообразных и сосудистых растений), что связано с небольшими размерами болота и его расположением в подзоне лесостепи. Наибольшую природоохранную ценность представляют редкие для республики растительные сообщества карбонатных болот с участием *Schoenus ferrugineus*, который на Урале является реликтом центрально-европейского происхождения. На данной особо охраняемой природной территории выявлены изолированные популяции редких для республики арктобореальномонанных и бореальных видов, растущих на южной границе ареала (*Stellaria crassifolia*, *Tomentypnum nitens* и др.).

Ключевые слова: особо охраняемые природные территории, болото, флора, сосудистые растения, мохообразные, Республика Башкортостан, Южно-Уральский регион.

ВВЕДЕНИЕ

Болотные комплексы, в составе которых встречаются кальцефильные сообщества, в России являются очень редким типом экосистем. Эти болота характеризуются высоким флористическим и ценотическим разнообразием и являются местообитаниями редких и стенотопных видов растений, которые во многих регионах мира находятся под угрозой исчезновения. В Европе карбонатные болота относятся к уязвимым местообитаниям и имеют высокую природоохранную ценность (Jiménez-Alfaro et al., 2014).

Для формирования таких болот необходимы особые гидрогеологические условия, наличие подстилающих карбонатных пород и постоянная подпитка сильно минерализованными водами. Чаще всего, эти болота находятся на пологих склонах или террасах речных долин, имеют напорно-грунтовое и ключевое питание и характеризуются накоплением торфа и отложениями травертина (известнякового пористого болотного туфа) на поверхности (Grootjans et al., 2006; Weeda et al., 2011). Специфика данных местообитаний определяется низкой доступностью питательных веществ и дефицитом фосфора, вызванным его иммобилизацией во время осаждения карбонатов. На болотах с высоким уровнем минерализации воды низкая концентрация фосфора, по-видимому, ограничивает продуктивность растительных сообществ. Критическим условием сохранения таких болот является минимальное колебание уровня грунтовых вод, поскольку даже умеренный дренаж

приводит к значительному увеличению биомассы и изменению состава сообществ (Boyer, Wheeler, 1989). Поэтому флористические комплексы этих экосистем очень уязвимы и быстро деградируют при осушении (Målson et al., 2008; Jiménez-Alfaro et al., 2014). На территории Республики Башкортостан (РБ) известно около тридцати карбонатных болот, большинство из которых расположено в Месягутовской лесостепи на северо-востоке Башкирского Предуралья. Особенно редки болота, где кальцефильные и некальцефильные сообщества встречаются на одном участке с выраженным микрорельефом, дифференцируясь по вертикали. На таких участках торфяные бугры, покрытые мезо-олиготрофной растительностью, возвышаются над кальцефильными осоково- или сценусово-гипновыми сообществами с базофильными видами. В настоящее время таких болот в РБ сохранилось всего четыре: болото Наратсаз в долине реки Бирь в Бельской низменности, а также Каракулевское, Черношарское и Аркауловское болота на северо-востоке РБ. Такие болота, растительность которых включает мозаичные комплексы с небольшими участками ассоциаций в виде гряд или кочек и понижений (мочажин), Н. Я. Кац (1979) относил к гетеротрофным торфяникам.

В опубликованных ранее работах о биоразнообразии карбонатных болот РБ основное внимание уделялось редким и нуждающимся в охране видам (Куликов, Филиппов, 1997; Красная книга..., 2011), новым находкам (Баишева, Потемкин, 1998) или общей характеристике растительности (Брадис, 1946; Мартыненко и др., 2013; Мулдашев и др., 2016). За исключением бриофлоры болота Наратсаз (Баишева и др., 2018), полные списки флор карбонатных болот РБ ранее не были опубликованы. Между тем, данная информация имеет важное значение для организации мониторинга за состоянием растительного покрова особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в условиях антропогенного воздействия и глобального изменения климата.

Для Черношарского болота наиболее подробные сведения содержатся в работе известного украинского болотоведа Е. М. Брадис (Брадис, 1946), которая указала около 40 видов сосудистых растений и 8 мхов. Упоминания о некоторых видах имелись в работах других исследователей (Кучеров и др., 1991; Баишева, Потемкин, 1998; Baishveva et al., 2018), в том числе в Красной книге Республики Башкортостан (2011), в которой для Черношарского болота было указано всего 7 видов: *Rhynchospora alba* (по данным Е. М. Брадис), *Cypripedium ventricosum*, *Linum catharticum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Gentianopsis barbata*, *Frullania bolanderi*. Тем не менее, данная информация не позволяет оценить флористическое разнообразие этой территории.

Цель работы – инвентаризация, составление конспекта и анализ флоры сосудистых растений и мохообразных комплексного памятника природы республиканского значения «Черношарское болото».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные о флоре болота были собраны в течение многократных посещений в течение 1987–2017 годов. Образцы хранятся в гербарии УИБ УФИЦ РАН (UFA). Полный список видов дан в таблице 1, номенклатура приведена по последним таксономическим сводкам (Черепанов, 1995; Hill et al, 2006; Söderström et al., 2016). Определение видов проводилось традиционными анатомо-морфологическими методами. Измерение электропроводности воды (ЕС – electrical conductivity) и pH болотных вод проводилось с помощью портативного прибора Hanna HI 98129 Combo pH / ЕС / TDS / Т. Указанные в статье показатели pH /ЕС нормализованы для 25°C. Кроме того, на некоторых площадках проводилось измерение pH воды, выжатой из дернины мха. Категории шкалы верности видов болотному экотопу даны по работе М. С. Боч и В. А. Смагина (1993). Баллы рассчитаны с региональной поправкой на основе экспертной оценки, учитывающей особенности экологии каждого вида в Южно-Уральском регионе. Для анализа флоры был использован пакет программ IBIS 6.1 (Зверев, 2007).

Характеристика района исследования. Комплексный памятник природы республиканского значения «Черношарское болото» образован распоряжением Правительства РБ от 21 июля 2005 г. №673-р. Площадь памятника 90 га. Памятник расположен в 3,5 км к юго-востоку от села Вознесенка Дуванского района РБ в границах: 55°45'44.50"–55°46'23.47" с. ш., 57°58'14.28"– 57°59'24.46" в. д. (Мулдашев и др., 2016).

Климат района исследования умеренно теплый, средне и хорошо увлажненный. Средняя температура января –15,5 °С, июля +17,0 °С, среднегодовое количество осадков 550–600 мм/год, продолжительность безморозного периода 95–110 дней (Атлас..., 2005).

Согласно флористическому районированию РБ (Горчаковский, 1988), район исследования находится в лесостепи Юрюзано-Айской холмисто-грядовой равнины (Месягутовской лесостепи). На западе эта территория граничит с Уфимским плато, примыкая к цепочке гор-одиночек, так называемых Дуванских рифов или шиханов, сложенных пермским известняками. Севернее памятника природы расположена возвышенная холмисто-увалистая равнина, на которой находится ряд низинных болот, дренируемых принадлежащими к бассейну реки Ай реками Картья, Мелекес и их притоками. Эти болота большей частью нарушены осушением, торфоразработками, рубками и пожарами. На всей территории наблюдаются карстовые проявления.

Черношарское болото располагается в небольшой котловине на пологом склоне. Ручей Черношарка протекает в неглубоком овраге в северо-восточной части болота и является его основным водоприемником (рис. 1). Питание болота происходит за счет нескольких богатых известью родников – левых притоков Черношарки. Наиболее крупный из родников начинается в урочище под названием «Сенькина Масленка» (в прошлом веке здесь работала небольшая маслобойка). На болоте происходит образование известкового туфа, прослойки которого достигают толщины до 1 м.

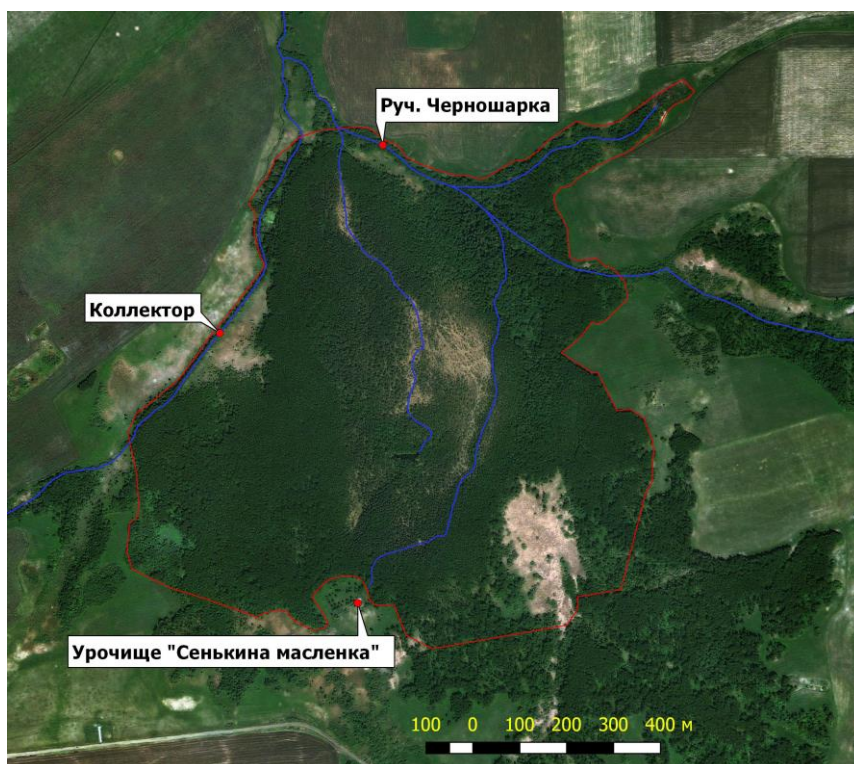


Рис. 1. Черношарское болото

Источник: [ArcGis. Imagery](#) – спутник (2018).

По северо-западному краю болота проходит коллектор, который дренирует болото, и примыкающие сельхозугодья на осушенных землях. В западной части также имеются

осушенные участки, которые в настоящее время используются в качестве сенокосов. Несмотря на то, что Черношарское болото в 1970-е годы подвергалось осушению, значительная часть растительности сохранилась в относительно хорошем состоянии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика растительности. Растительность Черношарского болота имеет комплексный характер, обусловленный различиями в режимах водно-минерального питания разных участков. Основная часть болота покрыта сосновыми древостоями, в центре находится мелководное озерцо и несколько небольших открытых участков.

По периферии распространены заболоченные березняки из *Betula pubescens*, граничащие с заболоченными лугами и тростниковыми зарослями по опушкам. Во втором ярусе этих лесов часто встречается *Alnus incana*, в подлеске обычны *Frangula alnus*, *Salix myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. cinerea*, в травяном ярусе высокое постоянство имеют *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, *Bistorta major* и различные осоки (*Carex cespitosa*, *C. juncella* и др.). В северной части болота вблизи реки Черношарка встречаются сероольшаники с примесью березы пушистой и разных видов ив, а также небольшие по площади сообщества заболоченных ельников с подлеском из березы и ольхи черной, в травостое которых представлены бореальные виды *Athyrium filix-femina*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Orthilia secunda* и другие.

Ближе к центральной части болота к западу от ручья, берущего исток в урочище Сенькина Масленка, полосу шириной около 300 м занимают заболоченные сосново-березовые леса. В середине прошлого века эти участки были заняты мезотрофными, и, отчасти, олиготрофными болотными сообществами, покрытыми низкобонитетными сосновыми и березовыми древостоями до 7–10 м высотой (Брадіс, 1946). После осушения болота по периферии этих сосняков рост деревьев усилился, и на некоторых площадях, особенно в западной части сосняков, данные сообщества приобрели облик таежных сосновых и сосново-березовых багульниково-бруснично-зеленомошных лесов с *Frangula alnus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum warnstorffii* и другими. Олиготрофные торфяные бугры в этих сообществах по большей части деградировали, их сухие минерализованные остатки сохранились в основном в пристволовой части деревьев (рН воды, выжатой из моховой дернины составляет 5,8, в понижении рядом с бугром уровень стояния болотных вод в июле –20 см, ЕС – 2533 $\mu\text{S}/\text{cm}$ /21.7 °C). В настоящее время сомкнутость и высота деревьев составляют до 50–75 % и 15–20 м, соответственно (рис. 2а). Несмотря на бореальный характер этих сообществ, в них встречаются виды низинных болот: *Molinia caerulea*, *Phragmites australis*, *Carex buxbaumii*, *C. lasiocarpa* и другие.

В центральной части болота на участках с отложениями травертина представлены относительно открытые кальцефильные болотные сообщества, на которых разреженно произрастают деревца болотной формы сосны высотой не более 1–2 м (рис. 2b). Размер наиболее крупных открытых участков достигает 2 га. Здесь представлены разнообразные типы сообществ с доминированием *Schoenus ferrugineus*, *Phragmites australis*, *Molinia caerulea*, *Eleocharis quinqueflora* и других (рис. 2c). На наиболее обводненных участках в гипново-тростниковых и гипново-тростниково-схенусовых сообществах отмечено высокое (40–90 %) проективное покрытие напочвенных мхов *Campyllum stellatum* и *Tomentypnum nitens*, с небольшим участием *Limprichtia cossonii*. Уровень стояния болотных вод в июле –15 см, рН воды 7,1–7,2 при ЕС 2304 $\mu\text{S}/\text{cm}$ /20,4 °C – 2390 $\mu\text{S}/\text{cm}$ /16 °C).

Болото характеризуется выраженным микрорельефом, имеются небольшие озерца и канавки глубиной до 20 см с сообществами *Utricularia vulgaris* и харовых водорослей (рН воды 7,14, ЕС 2173 $\mu\text{S}/\text{cm}$ /17,5 °C) (рис. 2d). Данные понижения образуются в результате размывания травертина, из которого сформировано дно этих водоемов. Часто встречаются понижения на месте высохших мелких озер, а также многочисленные бугры диаметром до 1,5 м и высотой до 50 (70) см.

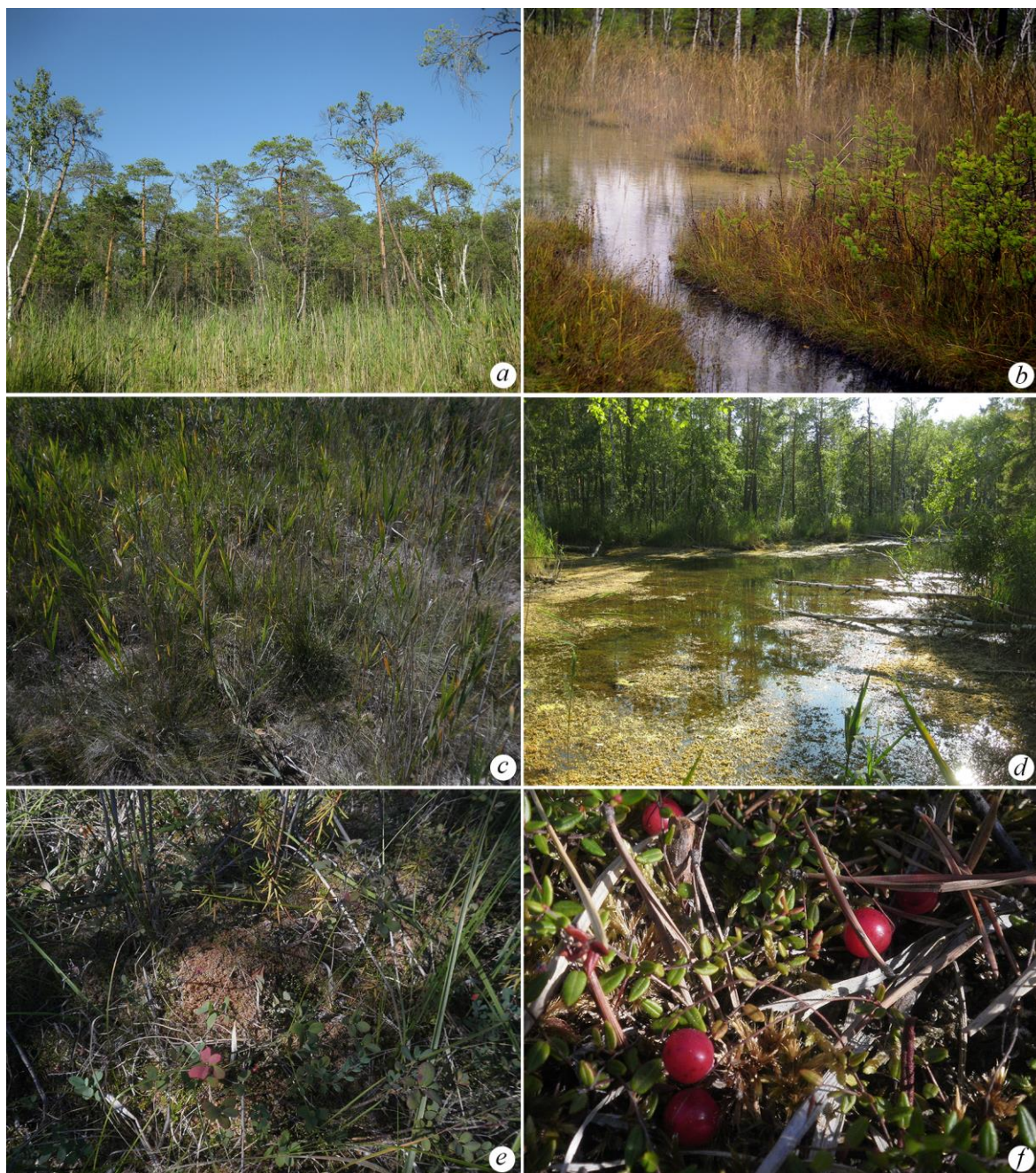


Рис. 2. Растительные сообщества и виды растений памятника природы «Черношарское болото»

a – лесное болото с низкорослыми сосняками; *b* – озеро среди тростниково-осоково-гипново-схеновых сообществ с единичными деревьями болотной формы сосны; *c* – тростниково-схеновое сообщество; *d* – озеро с харовыми водорослями; *e* – сообщество с олиготрофными видами *Sphagnum fuscum* и *Ledum palustre* на бугре в разреженном сосняке; *f* – редкое сообщество с олиготрофом *Oxycoccus palustris* и кальцефильным мхом *Tomentypnum nitens*.

Помимо открытых участков, в центральной части встречаются небольшие залесенные участки размером 100×250 м, покрытые багульниково-сфагновыми разреженными низкорослыми сосновыми древостоями с проективным покрытием до 15 % и высотой деревьев 6–8 м. В кустарничково-травяном и моховом ярусах этих сообществ доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Phragmites australis*, *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*,

Sphagnum fuscum, *Pleurozium schreberi* (рис. 2е). Иногда встречаются редкие сообщества, состоящие из кальцефильных и олиготрофных видов (рис. 2ф). В июле pH воды, выжатой из дернины *Sphagnum fuscum*, составлял 3,3–3,8; показатели воды в мочажине рядом с бугром pH 6,7–6,8, ЕС 1867 $\mu\text{S/cm}$ /18,5 °C – 2147 $\mu\text{S/cm}$ /16 °C, уровень стояния болотных вод –15 (20) см).

В южной части болота на осушенных участках распространены луга на перегнойно-карбонатных почвах. На этих участках на глубине 20–30 см залегает травертин серого цвета. В находящемся в этой части болота роднике Сенькина Масленка в июле дебет составлял 8–10 литров в секунду, показатели воды у истока – pH 6,99, ЕС 2351 $\mu\text{S/cm}$ /7,7 °C.

Е. М. Брадис, посещавшая болото в начале 40-х годов, охарактеризовала наиболее интересные в ботаническом отношении сообщества, а также профиль торфяного месторождения. Отмечалось, что максимальная глубина торфа составляет около 3 м, центральная открытая часть состоит из сфагнового торфа, сложенного *Sphagnum fuscum* с небольшой примесью *S. warnstorffii* и *S. teres*, который на глубине 1,5–3,5 м (глубина возрастает по направлению от периферии к центральной части торфяника) сменяется сфагново-тростниковым торфом. По краям торфяника отмечены слои осоково-тростникового и древесно-осоково-тростникового торфа. Особый интерес вызывает то, что в слое сфагнового торфа часто встречаются прослойки извести, что не характерно для мезо-олиготрофных местообитаний *Sphagnum fuscum* (Брадис, 1946).

Поскольку флора болота весьма интересна, считаем целесообразным дать ее полностью (табл. 1).

Таблица 1

Список высших растений памятника природы
«Черношарское болото» (Дуванский район Республики Башкортостан) с указанием
встречаемости в разных типах сообществ

Название вида	Тип сообщества ¹			
	I	II	III	IV
1	2	3	4	5
СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ				
Equisetaceae Rich. ex DC.				
<i>Equisetum arvense</i> L.	1 ²	1		
Thelypteridaceae Pichi Sermolli				
<i>Thelypteris palustris</i> (A. Gray) Schott		2	1	
Athyriaceae Alston				
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth		1	1	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman			1	
Dryopteridaceae Ching				
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs		1	1	
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott		1	1	
Pinaceae Lindl.				
<i>Picea obovata</i> Ledeb.		1	1	
<i>Pinus sylvestris</i> L.		1	3	2
Cupressaceae Rich. ex Bartl.				
<i>Juniperus communis</i> L.			1	
Ranunculaceae Juss.				
<i>Ranunculus acris</i> L.	2			
<i>Ranunculus repens</i> L.	1	1		
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	1			
<i>Thalictrum flavum</i> L.	1	1		

Таблица 1
Продолжение

1	2	3	4	5
Caryophyllaceae Juss.				
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	1		1	
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.			1	1
<i>Stellaria fennica</i> (Murb.) Perfil.	1			
<i>Stellaria graminea</i> L.	1			
Polygonaceae Juss.				
<i>Persicaria bistorta</i> (L.) Samp.	3	1		
Betulaceae S. F. Gray				
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.		2	1	
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench		3	1	
<i>Betula pendula</i> Roth		1	1	
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		3	3	
Ericaceae Juss.				
³ * <i>Ledum palustre</i> L.			2	1
* <i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.			1	2
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.			2	2
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.			1	
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.			2	1
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.			3	1
Pyrolaceae Dumort.				
<i>Moneses uniflora</i> A. Gray		1	1	
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House			2	
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.		2	3	1
Empetraceae S. F. Gray				
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup			1	2
Primulaceae Vent.				
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	1	1		
<i>Trientalis europaea</i> L.			2	1
Violaceae Batsch				
<i>Viola collina</i> Besser	1	1	1	
<i>Viola epipsila</i> Ledeb.		2	2	1
<i>Viola nemoralis</i> Kütz.	1			
<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie		1	1	
Salicaceae Mirb.				
<i>Populus tremula</i> L.		1		
<i>Salix caprea</i> L.		1		
<i>Salix cinerea</i> L.		1	1	
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.		2	1	1
* <i>Salix pyrolifolia</i> Ledeb.		1	1	
<i>Salix rosmarinifolia</i> L.		1	1	1
Brassicaceae Burnett				
<i>Bunias orientalis</i> L.	2			
<i>Cardamine amara</i> L.		1		
<i>Draba sibirica</i> (Pall.) Thell.				
Ulmaceae Mirb.				
<i>Ulmus glabra</i> Huds.			1	

Таблица 1
Продолжение

1	2	3	4	5
Cannabaceae Endl.				
<i>Humulus lupulus</i> L.		1		
Urticaceae Juss.				
<i>Urtica dioica</i> L.		1		
Thymelaeaceae Juss.				
<i>Daphne mezereum</i> L.		1	1	
Saxifragaceae Juss.				
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.		1	1	
Grossulariaceae DC.				
<i>Ribes nigrum</i> L.		1	1	
Parnassiaceae S. F. Gray				
<i>Parnassia palustris</i> L.				2
Droseraceae Salisb.				
<i>Drosera rotundifolia</i> L.			1	2
Rosaceae Juss.				
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.		1		
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	3	3	1	1
<i>Fragaria vesca</i> L.			1	
<i>Geum rivale</i> L.	2	2		
<i>Geum urbanum</i> L.	2	3		1
<i>Padus avium</i> Mill.		2	1	
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.			2	2
<i>Potentilla anserina</i> L.	1			
<i>Rosa glabrifolia</i> C. A. Mey. ex Rupr.		1		
<i>Rubus caesius</i> L.		1	1	
<i>Rubus idaeus</i> L.		1		
<i>Rubus saxatilis</i> L.		2	3	
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	3	1	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		1	1	
Lythraceae J. St.-Hil.				
<i>Lythrum salicaria</i> L.	1	1		
Onagraceae Juss.				
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Holub	1	1	1	
<i>Epilobium palustre</i> L.		1		
Fabaceae Lindl.				
<i>Vicia cracca</i> L.	1	1	1	
Linaceae DC. ex S. F. Gray				
* <i>Linum catharticum</i> L.	1			
Oxalidaceae R. Br.				
<i>Oxalis acetosella</i> L.			1	
Rhamnaceae Juss.				
<i>Frangula alnus</i> Mill.		2	2	1
<i>Rhamnus cathartica</i> L.		1		
Apiaceae Lindl.				
<i>Angelica sylvestris</i> L.	1	1		
<i>Kadenia dubia</i> (Schkur) Lavrova et V. Tichomirov	2	1		
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	1			

Таблица 1
Продолжение

1	2	3	4	5
Viburnaceae Rafin.				
<i>Viburnum opulus</i> L.		1		
Valerianaceae Batsch				
<i>Valeriana officinalis</i> L.	2			
Dipsacaceae Juss.				
<i>Succisa pratensis</i> Moench	1	1	1	
Rubiaceae Juss.				
<i>Galium album</i> Mill.	2	1		
<i>Galium boreale</i> L.	2			
<i>Galium palustre</i> L.		1		
<i>Galium rivale</i> (Sibth. et Smith) Griseb.	1	1	1	
<i>Galium uliginosum</i> L.		1	1	2
Gentianaceae Juss.				
<i>Gentiana cruciata</i> L.	1			
<i>Gentiana pneumonanthe</i> L.	1			
<i>Gentianopsis doluchanovii</i> (Grossh.) Tzvelev	1			
Boraginaceae Juss.				
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.				
Scrophulariaceae Juss.				
<i>Euphrasia pectinata</i> Ten.			1	1
<i>Pedicularis karoii</i> Freyn				1
<i>Veronica beccabunga</i> L.		1		
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	1		1	
Lentibulariaceae Rich.				
* <i>Pinguicula vulgaris</i> L.				2
<i>Utricularia vulgaris</i> L.				1
Plantaginaceae Juss.				
<i>Plantago lanceolata</i> L.	1			
<i>Plantago media</i> L.	1			
Lamiaceae Lindl.				
<i>Lycopus europaeus</i> L.	1	2		
<i>Mentha arvensis</i> L.	1	2		
<i>Stachys palustris</i> L.	1	2		
Asteraceae Dumort.				
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	1	1		
<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaill.) Lam.	1			
* <i>Saussurea parviflora</i> (Poir.) DC.		1	1	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	1	1		
Juncaginaceae Rich.				
<i>Triglochin palustris</i> L.				2
Potamogetonaceae Dumort.				
* <i>Potamogeton filiformis</i> Pers.				1
Convallariaceae Horan.				
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt			1	
Trilliaceae Lindl.				
<i>Paris quadrifolia</i> L.		1	1	

Таблица 1
Продолжение

1	2	3	4	5
Orchidaceae Juss.				
** <i>Cypripedium calceolus</i> L.			1	
** <i>Cypripedium macranthos</i> Sw.			1	
** <i>Cypripedium ventricosum</i> Sw.			1	
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó	1			1
* <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó			1	
* <i>Dactylorhiza ochroleuca</i> (Wüstnei ex Boll) Holub				1
** <i>Dactylorhiza russowii</i> (Klinge) Holub				1
* <i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz			1	1
** <i>Liparis loeselii</i> (L.) Rich.				1
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.			1	
Juncaceae Juss.				
<i>Juncus articulatus</i> L.				2
Cyperaceae Juss.				
<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.		2		
<i>Carex appropinquata</i> Schumach.		1		
<i>Carex buxbaumii</i> Wahlenb.				2
<i>Carex capillaris</i> L.			1	2
<i>Carex cespitosa</i> L.		2	2	
<i>Carex digitata</i> L.			1	
* <i>Carex dioica</i> L.			1	2
<i>Carex juncella</i> Th. Fries		2	2	
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.		1		
<i>Carex muricata</i> L.	1			
<i>Carex rhynchophylla</i> C. A. Mey.		1		
<i>Carex rostrata</i> Stokes		1	1	2
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (Hartmann) O. Schwarz				2
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe				1
<i>Eriophorum polystachion</i> L.				1
* <i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl			1	
* <i>Schoenus ferrugineus</i> L.				2
<i>Scirpus tabernaemontani</i> C. C. Gmel.				2
Poaceae Barnhart				
<i>Agrostis gigantea</i> Roth	1			
<i>Agrostis stolonifera</i> L.		1		1
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. Beauv.			1	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2	1		
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	2	1		
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.		1	1	
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	2			
<i>Festuca rubra</i> L.	1	1		
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	2			
<i>Melica nutans</i> L.			1	
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	1	1	1	2
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.		2	2	3
<i>Poa nemoralis</i> L.			1	

Таблица 1
Продолжение

1	2	3	4	5
<i>Poa palustris</i> L.	1	1		
<i>Poa pratensis</i> L.	3	1		
Итого сосудистых растений:	53	81	76	46
ПЕЧЕНОЧНИКИ				
Adelanthaceae Grolle				
<i>Syzygiella autumnalis</i> (DC.) K.Feldberg, Váňa, Hentschel et J. Heinrichs			1	
Cephaloziaceae Mig.				
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.		1		
<i>Fuscocephaloziopsis lunulifolia</i> (Dumort.) Váňa et L.Söderstr.		1		
<i>Fuscocephaloziopsis pleniceps</i> (Austin) Váňa et L.Söderstr.			1	
Cephaloziellaceae Douin				
<i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst.			1	
Lophoziaceae Cavers				
<i>Lophozia silvicola</i> H.Buch		1		
Calypogeiaceae Arnell				
<i>Calypogeia integristipula</i> Stephani			1	
Geocalycaceae H.Klinggr.				
<i>Geocalyx graveolens</i> (Schrader.) Nees			1	
Jungermanniaceae Rchb.				
<i>Liochlaena subulata</i> (A.Evans) Schljakov			1	
Blepharostomataceae W.Frey et M.Stech				
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort.		1	2	
Lepidoziaceae Limpr.				
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.			1	
Lophocoleaceae Vanden Berghen				
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Ehrh.) Dumort.		1		
<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (L.) Corda		2		
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrader.) Dumort.		2	2	
<i>Lophocolea minor</i> Nees		2	2	
Frullaniaceae Lorch				
* <i>Frullania bolanderi</i> Austin		1		
Ptilidiaceae H. Klinggr.				
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.		3	3	
Pelliaceae H.Klinggr.				
<i>Pellia endiviifolia</i> (Dicks.) Dumort.				1
МХИ				
Sphagnaceae Dumort.				
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.		1	1	
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H.Klinggr.			1	
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome		1		
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow			1	
Polytrichaceae Schwaegr.				
<i>Polytrichum strictum</i> Menzies ex Brid.			1	
Tetraphidaceae Schimp.				
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.			2	

Таблица 1
Продолжение

1	2	3	4	5
Dicranaceae Schimp.				
<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not		1	1	
<i>Dicranum flagellare</i> Hedw.			1	
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.		3	3	
<i>Dicranum polysetum</i> Sw. ex anon			2	
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.			2	
Ditrichaceae Limpr.				
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.			1	
Meesiaceae Schimp.				
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson		2	2	
Bryaceae Schwaegr.				
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P.Gaertn. et al.		1		2
<i>Bryum capillare</i> Hedw.			1	
Mielichhoferiaceae Schimp.				
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.		3	3	
Mniaceae Schwaegr.				
<i>Mnium stellare</i> Hedw.		1		
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.		2		
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.		2	1	
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schräd.) T.J.Kop.		1		
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T.J.Kop.		1		
Aulacomniaceae Schimp.				
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.		1	2	
Plagiotheciaceae (Broth.) M. Fleisch.				
<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp		2	2	
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.		2	1	
Hypnaceae Scimp.				
<i>Hypnum pallescens</i> (Hedw.) P.Beauv.			3	
Pylaisiadelphaceae Goffinet et W. R. Buck				
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Schimp.		1	2	
Climaciaceae Kindb.				
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber et D.Mohr	1	2		
Hylocomiaceae (Broth.) M.Fleisch.				
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.			2	
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.			3	
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.		1	1	
Brachytheciaceae Schimp.				
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen		2		
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm. ex F.Weber et D.Mohr) Schimp.		3	2	
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	2	1		
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen			1	
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov			2	
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov et Huttunen		2	2	
<i>Sciuro-hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen		1	2	

Таблица 1
Продолжение

1	2	3	4	5
Scorpidiaceae Ignatov et Ignatova				
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske		3	2	
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs				3
Pylaisiaceae Schimp.				
<i>Breidleria pratensis</i> (W.D.J.Koch ex Spruce) Loeske		1		
<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) H.A.Crum		2	2	
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske		2		
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.			2	
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.		3	1	
Amblystegiaceae G.Roth.				
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	1	3	2	
<i>Campylidium sommerfeltii</i> (Myrin) Ochyra		2	1	
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange et C.E.O.Jensen				3
<i>Hygroamblystegium humile</i> (P.Beauv.) Vanderp., Hedenäs et Goffinet	2	1		
<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce		1		
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schimp.) Hedenäs				2
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	1			
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske				2
Итого мохообразных:	5	42	45	6

Примечание к таблице. ¹ Типы растительных сообществ: I – влажные и заболоченные луга на месте осушенного торфяника, II – эвтрофные заболоченные березняки и ольшаники, III – мезотрофные сосново-березовые зеленомошные заболоченные леса, IV – открытые кальцефильные болотные сообщества; ² Встречаемость в типах сообществ: 1 – встречается редко, 2 – встречается спорадически, 3 – обычен; ³ Виды, включенные в последние издания красных книг: * Красная книга Республики Башкортостан, ** – Красная книга Российской Федерации.

На территории памятника природы «Черношарское болото» выявлено 155 видов сосудистых растений, относящихся к 107 родам и 52 семействам, и 70 видов мохообразных (18 печеночников и 62 вида мхов), относящихся к 53 родам и 31 семейству. Ведущие семейства во флоре сосудистых растений: Сугерасеae (18 видов), Роасеae (15), Росасеae (14), Орхидасеae (10), Эриасеae (6), Рубиасеae (5). Ведущие семейства во флоре мохообразных: Амблестегиасеae (8 видов), Брахитечиасеae (7), Дикранасеae (5), Мниасеae (5), Пылаисеae (5), Сфagnaсeae (4), Лопхосеae (4).

Соотношение сосудистых растений к мохообразным составляет 2,2:1, мхов и печеночников – 3,4:1. Видовое богатство обследованной территории довольно высокое: на ней выявлено 48 % от всей известной на настоящий момент бриофлоры болот Башкирского Предуралья. Для сосудистых растений этот показатель составляет 36 %.

Наиболее высокое разнообразие сосудистых растений и мохообразных отмечено в лесных сообществах – 123 вида в березовых и ольховых лесах, 121 вид – в сосняках-зеленомошниках. На лугах разнообразие сосудистых растений в среднем в полтора раза ниже, чем в лесах. Для мохообразных разница намного более существенна: видовое богатство на лугах в 8–10 раз ниже, чем в лесных сообществах. Это связано с высокой сомкнутостью травяного яруса в луговых сообществах, где бриофиты находятся в условиях жесткой конкуренции с травянистыми растениями. В лесах для мохообразных, помимо почвы, много других подходящих для заселения субстратов (стволы деревьев, гнилая древесина и так далее), на которых конкуренция со стороны сосудистых растений ослаблена. Некоторые результаты анализа флоры представлены в таблице 2.

Таблица 2

Показатели флоры высших растений Черношарского болота
(в % от общего количества видов)

Показатели	Бриофиты	Сосудистые
Балл верности болотному экотопу		
I	11,4	26,3
II	45,7	35,3
III	14,3	10,2
IV	22,9	14,1
V	5,7	14,1
Эколого-ценотическая группа		
Болотные	14,3	16,1
Лугово-болотные	11,4	16,8
Лесо-болотные	18,6	8,4
Лесные	45,7	27,1
Луговые	–	22,0
Прибрежно-водные и водные	4,3	9,0
Степные	–	0,6
Эвритопные	5,7	–
Экологические группы по отношению к фактору увлажнения		
Ксеромезофиты	8,6	3,9
Мезофиты	44,3	45,8
Мезогигрофиты	21,4	18,7
Гигрофиты	21,4	29,0
Гигрогидрофиты	4,3	2,6
Широтные элементы флоры		
Арктобореально-монтанные	30,0	4,5
Бореальные	20,0	17,4
Бореально-неморальные	15,7	28,4
Неморальные	2,9	3,2
Бореально-неморальные лесостепные	–	16,8
Неморально-лесостепные	–	1,3
Лесостепные и степные	–	1,3
Плюризонные	31,4	27,1

Анализ распределения видов по шкале верности болотному экотопу (Боч, Смагин, 1993) (табл. 2) показал, что около 60 % флоры памятника природы приходится на виды, заходящие на болота редко и случайно (балл I), а также индифферентные к болотному экотопу (балл II). Доля собственно болотных видов, имеющих баллы верности III–V (верных болотному экотопу, растущих исключительно на болотах, предпочитающие болота или имеющих на них экологический оптимум) среди сосудистых растений составляет 38,4 %, а среди мохообразных – 42,9 %.

Спектр эколого-ценотических групп видов широк, что связано с комплексным характером растительности памятника природы. Существенна доля лесных видов (более 40 % бриофитов и треть сосудистых растений). Различия состоят в большей представленности среди мохообразных лесных и лесо-болотных видов (более 60 %), в то время как среди

сосудистых растений доли лесных и лесо-болотных видов (35,5 %) и луговых и лугово-болотных видов (38,8 %) приблизительно равны. Это связано с тем, что среди мохообразных мало собственно «луговых» видов, так как на лугах высока конкуренция со стороны травянистых растений, а те бриофиты, которые обычны на лугах, часто растут и в лесных, и в прибрежно-водных сообществах.

Анализ спектра экологических групп по отношению к влажности (табл.2) показал, что среди сосудистых растений и мохообразных от 40 до 50 % приходится на мезофиты. Гигрофиты составляют одну пятую часть среди мохообразных и почти одну треть среди сосудистых растений. Доли мезогигрофитов приблизительно равны. Доля ксеромезофитов в два раза выше у мохообразных (за счет эпифитных и эпиксильных видов). Высокое участие мезофитов объясняется тем, что большая часть памятника природы покрыта лесными сообществами.

По результатам ботанико-географического анализа, почти треть выявленных сосудистых растений и мохообразных представлена плюризональными видами. В спектре других широтных элементов выявлены различия между таксономическими группами: среди мохообразных высока доля арктобореальномонтанных видов (30,0 %), а в целом, на виды с бореальной составляющей (арктобореальномонтанные, бореальные и бореально-немонтанные) приходится 65,7 % видов, что значительно выше этого показателя у сосудистых растений (50,3 %). Среди сосудистых растений мало арктобореальномонтанных видов, но повышена доля бореально-немонтанных и бореально-немонтанно-лесостепных видов.

Высокая доля плюризональных видов характерна для флор болот разных регионов и связана с интразональным характером болотной растительности. Также следует отметить, что для болот, находящихся в немонтанной зоне и лесостепи, роль во флоре видов, принадлежащих к арктобореальномонтанному, бореальному и бореально-немонтанному элементам очень существенна (Благовещенский, 2006; Бакин, 2009; Бакин, Шафигуллина, 2012; Волкова 2018), что отражает связь флористических комплексов этих болот с бореальной зоной. Анализ флоры Черношарского болота подтверждает эти закономерности.

По сравнению с показателями флоры Тюлюкского болота, расположенного в поясе бореальных лесов в центрально-возвышенной части Южного Урала (Баишева и др., 2012), бриофлора Черношарского болота характеризуется более низкими долями мхов и печеночников, а также верных болотному экотопу видов (около 40 % на Черношарском болоте и 60 % – на Тюлюкском болоте). Среди сосудистых растений на Черношарском болоте повышено участие мезофитов и бореально-немонтанных лесостепных видов. Это позволяет сделать вывод о том, что для флористических комплексов болот лесостепи, которые, как правило, занимают небольшие площади, характерно активное проникновение зональных видов, не характерных для болот и имеющих низкую верность болотному экотопу.

На обследованной ООПТ выявлено произрастание 5 видов редких и нуждающихся в охране сосудистых растений, включенных в Красную книгу Российской Федерации (2008): *Cypripedium calceolus*, *Cypripedium macranthos*, *Cypripedium ventricosum*, *Dactylorhiza russowii*, *Liparis loeselii*. Кроме этих видов, охране подлежат еще 14 таксонов, включенных в Красную книгу Республики Башкортостан (2011): *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Salix pyrolifolia*, *Pinguicula vulgaris* и другие (табл.1). Еще три вида (*Oxycoccus palustris*, *Empetrum hermaphroditum*, *Drosera rotundifolia*) на территории РБ нуждаются в биологическом надзоре. Вид *Linum catharticum* в республике известен только из единственного местообитания, и, возможно, является заносным.

Значительный интерес представляют кальцефильные болотные сообщества с участием *Schoenus ferrugineus*. Данный вид имеет европейское распространение, а восточная граница его основного ареала проходит в Восточной Фенноскандии, странах Балтии и Западной Украине. К востоку от этой области вид известен из немногочисленных изолированных местообитаний, в основном, на Северо-Западе России. На Урале *Schoenus ferrugineus* является реликтом центрально-европейского происхождения, а флористический комплекс карбонатных болот Южно-Уральского региона, вероятно, сформировался в позднем плейстоцене или раннем голоцене (Куликов, Филиппов, 1997; Ивченко, 2012).

На территории памятника природы запрещены добыча торфа, известняка, мха, заготовка полезных растений, осушение, рубка и выпас скота; по периметру болота разрешаются выпас скота и сенокошение (Мулдашев и др., 2016). Во время обследований в течение ряда лет были отмечены небольшие нарушения охранного режима местным населением (сбор ягод и добыча строительного мха для срубов), но, в целом, состояние растительности болота можно считать удовлетворительным. Тем не менее, в будущем, при аридизации климата может произойти деградация растительных комплексов и утрата популяций редких и нуждающихся в охране болотных видов. Проведенное в прошлом веке осушение болота повысило уязвимость экосистемы этого болота к данному фактору.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории памятника природы «Черношарское болото» (Республика Башкортостан, Южно-Уральский регион) выявлено 155 видов сосудистых растений и 70 видов мохообразных (62 мха и 18 печеночников), в том числе 19 видов, включенных в Красную книгу Республики Башкортостан и 5 – в Красную книгу РФ (*Cypripedium calceolus*, *C. macranthos*, *C. ventricosum*, *Dactylorhiza russowii*, *Liparis loeselii*). Видовое богатство обследованной территории довольно высокое – на ней выявлено 48 % от всей известной на настоящий момент бриофлоры и 36 % – от флоры сосудистых растений болот Башкирского Предуралья. Комплекс растительности охраняемой территории представлен эвтрофными березово-ольховыми заболоченными лесами, мезотрофными зеленомошно-кустарничковыми сосняками, открытыми участками карбонатных болот и лугами. Во флоре памятника природы значительное участие принимают лесные и лесо-болотные виды (64,3 % бриофитов и 35,5 % сосудистых растений), что связано с высокой степенью облесенности территории. Высока доля нехарактерных для болот случайных видов и видов, индифферентных к болотному экотопу (около 60 % среди мохообразных и сосудистых растений), что связано с небольшими размерами болота и его расположением в подзоне лесостепи. Наибольшую природоохранную ценность представляют редкие для республики растительные сообщества карбонатных болот с участием *Schoenus ferrugineus*, который на Урале является реликтом центрально-европейского происхождения. На данной особо охраняемой природной территории выявлены изолированные популяции редких для республики арктобореально-монтанных и бореальных видов, растущих на южной границе ареала (*Stellaria crassifolia*, *Tomentypnum nitens* и др.).

На основании проведенных исследований можно заключить, что растительные комплексы памятника природы «Черношарское болото» характеризуются высоким видовым богатством, включают местообитания многих редких и нуждающихся в охране видов и имеют важное значение для сохранения флористического и фитоценотического разнообразия Месягутовской лесостепи и всего Южного Предуралья.

Приведенный в работе конспект флоры может стать основой для организации мониторинга за состоянием растительного покрова памятника природы в условиях антропогенного воздействия и глобального изменения климата.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6 и при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-04-00641.

Список литературы

- Атлас Республики Башкортостан / [Ред. И. М. Япаров]. – Уфа: Китап, 2005. – 420 с.
Баишева Э. З., Бикбаев И. Г., Мартыненко В. Б. Бриофлора памятника природы «Урочище Наратсаз» (Республика Башкортостан, Башкирское Предуралье) // Известия Самарского научного центра РАН. – 2018. – Т. 20, № 5. – С. 81–86.
Баишева Э. З., Мулдашев А. А., Мартыненко В. Б., Широких П. С., Минаева Т. Ю. Анализ флоры высших растений Тюлюкского болота (Южный Урал, природный парк «Иремель») // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (7). – С. 1684–1688.

- Баишева Э. З., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов Башкирии // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83, № 9. – С. 46–51.
- Бакин О. В. Флора сосудистых растений болот Татарстана // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2009. – Т. 151, кн. 2. – С. 197–211.
- Бакин О. В., Шафигуллина Н. Р. Флора листостебельных мхов болот Татарстана // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2012. – Т. 154, кн. 1. – С. 155–164.
- Благовещенский И. В. Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных экосистем центральной части Приволжской возвышенности: автореф. дис. ... на соиск. учён. степени докт. биол. наук. – Ульяновск: ГОУ ВПО Ульяновский государственный университет, 2006. – 48 с.
- Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. – СПб, 1993. – 224 с.
- Брадiс Е. М. Торфові болота Месягутівського лісостепу (Башкирія) // Ботаничний журнал АН УРСР. – 1946. – Т. III, № 3–4. – С. 44–58.
- Волкова Е. М. Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение: автореф. дис. ... на соиск. учён. степени докт. биол. наук. – Санкт-Петербург: ФГБУН БИН РАН, 2018. – 47 с.
- Горчаковский П. Л. Растительность и ботанико-географическое деление Башкирской АССР // Определитель высших растений Башкирской АССР [Отв. ред. Кучеров Е. В., Мулдашев А. А.]. – М.: Наука, 1988. – С. 5–13.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. – 304 с.
- Ивченко Т. Г. Редкие болотные сообщества с *Schoenus ferrugineus* на Южном Урале (Челябинская область) // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97, № 6. – 783–790.
- Кац Н. Я. О гетеротрофных торфяниках равнин Восточной Европы и Западной Сибири // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 1979. – № 49. – С. 78–89.
- Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Растения и грибы / [Ред. Б. М. Миркин]. – Уфа: МедиаПринт, 2011. – 384 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / [Ред. Ю. П. Трутнев и др.]. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
- Куликов П. В., Филиппов Е. Г. О реликтовом характере фитоценозов известковых болот Южного Урала и распространении некоторых характерных для них редких видов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1997. – Т. 102, Вып. 3. – С. 54–57.
- Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Ботанические памятники природы Башкирии. – Уфа: БНЦ УрО АН СССР, 1991. – 144 с.
- Мартыненко В. Б., Мулдашев А. А., Баишева Э. З., Бикбаев И. Г. Растительность памятника природы «Урочище Нарат-Саз» // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – Т. 15, № 3 (4). – С. 1368–1373.
- Мулдашев А. А., Позднякова Э. П., Едренкина Л. А. и др. Реестр особо охраняемых природных территорий республиканского значения. – Третье изд. – Уфа: Белая река, 2016. – 400 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
- Hill M. O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M. A. et al. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia // Journal of Bryology. – 2006. – Vol. 28. – P. 198–267.
- Baisheva E. Z., Bikbaev I. G., Martynenko V. B. et al. Bryophyte Diversity of Calcareous Fens in the Bashkir Cis-Urals (Republic of Bashkortostan, the Southern Urals) // 4 th International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities: April 16–19 2018y.: Proc. / KnE Life Sciences. – 2018. – P. 19–25.
- Boyer M. L. H., Wheeler B. D. Vegetation patterns in spring-fed calcareous fens: calcite precipitation and constraints on fertility // Journal of Ecology. – 1989. – Vol. 77, N 2. – P. 597–609.
- A. P. Grootjans, E. B. Adema, W. Bleuten et al. Hydrological landscape settings of base-rich fen mires and fen meadows: an overview // Applied Vegetation Science. – 2006. – N 9. – P. 175–184.
- B. Jiménez-Alfaro, M. Hájek R. Ejrnaes et al. Biogeographic patterns of base-rich fen vegetation across Europe // Applied Vegetation Science. – 2014. – Vol. 17. – P. 367–380.
- Mälson K., Backéus I., Rydin H. Long-term effects of drainage and initial effects of hydrological restoration on rich fen vegetation // Applied Vegetation Science. – 2008. – Vol. 11, N 1. – P. 99–106.
- Weeda E. J., de Mars H., Keulen S. M. A. Kalkmoeras in Zuid-Limburg // Natuurhistorisch Maandblad. – 2011. – Vol. 100, N 11. – P. 233–242.
- L. Söderström, A. Hagborg, M. Konrat et al. World checklist of hornworts and liverworts // PhytoKeys. – 2016. – Vol. 59. – P. 1–828.

Baisheva E. Z., Muldashev A. A., Martynenko V. B., Shirokikh P. S., Bikbayev I. G., Putenikhin V. P. Flora of the natural monument “Chernosharskoye Mire” (Southern Fore-Urals, the Republic of Bashkortostan) // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 3–20.

The flora of protected area – natural monument “Chernosharskoye Mire” (the Republic of Bashkortostan, the Southern Urals region) was investigated. 155 species of vascular plants and 70 species of bryophytes (62 mosses and 18

liverworts), including 19 rare species listed in the Red Data Book of the Republic of Bashkortostan and 5 species listed in the Red Data Book of the Russian Federation (*Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *C. ventricosum*, *Dactylorhiza russowii*, *Liparis loeselii*) were revealed. The species richness of the study area is quite rich, it represents 48 % of the bryophyte and 36 % of vascular plants species found in the mires of the Bashkir Fore-Urals. The check-list of species indicating the presence in the different types of plant communities for each species is given. The vegetation complex of study area consists of eutrophic birch-alder paludified forests, mesotrophic green moss-shrub pine forests, base-rich fens and meadows. The forest and forest-mire species (64.3 % among bryophytes and 35.5 % among vascular plants) make substantial contribution to the flora of this natural monument. This is due to the most of the territory is covered by forests. Also, the proportion of the species found in the mires rarely and accidentally together the species that may equally occur in the mires as well as in the other habitats is quite high (around 60 % among both bryophytes and vascular plants). Probably, it can be explained by small size of the investigated mire and its location in the forest-steppe subzone. The plant communities of calcareous fens with *Schoenus ferrugineus* are locally rare and have the high conservation status in the republic. In the Urals, *Schoenus ferrugineus* is relic species of the Central European genesis. The investigated protected area is characterized by high species richness and the presence of the isolated populations of rare arcto-boreo-alpine and boreal species growing near the southern border of their ranges (*Stellaria crassifolia*, *Tomentypnum nitens*, etc.).

Key words: specially protected natural areas, mire, flora, vascular plants, bryophytes, the Republic of Bashkortostan, the Southern Urals region.

Поступила в редакцию 23.06.19

УДК 581.526.53(477.75)

Флористический анализ степей Карадагского природного заповедника

Летухова В. Ю., Потапенко И. Л.

Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН –
филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
letukhova@gmail.com

Представлены результаты анализа ценофлоры степей Карадага с использованием 108 геоботанических описаний, выполненных в течение 2015–16 годов. Проведен ее таксономический, биоморфологический и географический анализ. Флора степей Карадага включает 322 вида сосудистых растений из 193 родов, относящихся к 54 семействам. Ведущими семействами являются: Asteraceae (15,2 %), Poaceae (12,4 %), Fabaceae (10,5 %). В спектре жизненных форм преобладают поликарпические травы (42,8 %). Из специализированных форм наибольшее распространение приобрели стелющиеся и шарообразные растения (перекати-поле). В ценофлоре степей лидируют виды со древнесредиземноморским ареалом (32,3 %), что подтверждает ее средиземноморский характер. Наиболее распространенные: *Aegilops biuncialis* Vis., *Agropyron ponticum* Nevski, *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, *Galium biebersteinii* Ehrend., *Jurinea sordida* Stev., *Melica taurica* C. Koch, *Onosma taurica* Pall. ex Willd., *Seseli tortuosum* L., *Stachys velata* Klok., *Thymus tauricus* Klok. et Shost. Анализ биоморфологической структуры показал адаптацию растений к засушливым климатическим условиям: преобладают виды с глубокой корневой системой (49,4 %). Об адаптации растений к жарким засушливым условиям также свидетельствует структура ценофлоры по ритму цветения. Наибольшую группу составляют виды, цветущие в мае – июне (21,5 % – в ценофлоре) и апреле – мае (16,9 % – в ценофлоре). Большинство (56,3 %) видов прекращают цветение с наступлением экстремально жаркого засушливого периода (июль – август). Выявлены различия между структурой всей ценофлоры и видов с высоким постоянством. В частности, отмечено, что группу видов с высоким постоянством составляют растения, еще более приспособленные к засушливым условиям произрастания (доля видов с глубокой корневой системой – 56,4 %). Среди видов есть эндемичные, реликтовые, имеющие охранный статус (68 или 21,1 %), включенные в Красную книгу Российской Федерации (12 или 3,7 %), в Красную книгу Республики Крым (28 или 8,7 %), в Европейский красный список (38 или 11,8 %).

Ключевые слова: степные сообщества, ценофлора, Карадаг, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Карадагский горный массив расположен в Юго-Восточной части Крымской горной системы. В административном отношении он относится к Феодосийскому городскому совету и находится между поселками Коктебель и Курортное. С 1979 года на этой территории был создан Карадагский заповедник, площадь которого 2065,1 га суши и 809,1 га морской акватории. Карадаг представляет собой систему коротких и сильно расчлененных эрозией низкогорных хребтов. Из-за малой высоты гор и наличия в горной цепи многочисленных разрывов этот район сравнительно плохо защищен от вторжения холодных воздушных масс. Поэтому средняя температура воздуха самого холодного месяца (+1,5 °C) и абсолютный минимум температур воздуха на Карадаге (–24 °C) значительно ниже, чем в западной части Южного берега Крыма. Средняя многолетняя годовая температура воздуха здесь составляет +12,1 °C. В целом, климат Карадага можно определить, как переходный от субсредиземноморского к умеренно континентальному умеренно жаркому сухому. Средняя годовая сумма осадков (период с 1920 по 2006 год) – 388,5 мм. Атмосферные осадки распределяются по сезонам сравнительно равномерно – в холодное и теплое время года Карадаг получает примерно одинаковое количество влаги, в то время как для типично средиземноморского климата характерен заметный перевес осадков в холодное полугодие (Карадаг заповедный, 2011).

Расположение этого горного массива на границе равнинно-степного и горного Крыма, суши и моря определили здесь высокое фиторазнообразие. Степи занимают от 35 до 45 %

площади заповедника и представлены всеми подзональными категориями: луговыми, настоящими, полупустынными и саванноидными, а также петрофитными вариантами (Карадаг заповедный, 2011). Значительная часть степных сообществ Карадага нарушена в результате антропогенной деятельности в прошлом: рубка деревьев, выпас скота, наличие кошар (на территории которых растительность до сих пор находится в сильно измененном состоянии). Также важной причиной нарушенности коренных степных сообществ в настоящее время является роющая деятельность диких кабанов. Из-за влияния комплекса этих факторов растительный покров Карадага приобрел высокую степень пространственно-динамической неоднородности. Изучение флоры и растительности Карадага проводился многими ботаниками. Список флоры Карадага (в том числе и степных видов) составили Л. П. Миронова и Л. Н. Каменских (Миронова, Каменских, 1995; Каменских, Миронова, 2004). Я. П. Дидух и Ю. Р. Шеляг-Сосонко составили карту растительности заповедника (Дидух, Шеляг-Сосонко, 1982). Однако вопросам систематического изучения и классификации степей Карадага должного внимания не уделялось и до настоящего времени их фиторазнообразие остается недостаточно изученным.

Цель данной работы – провести таксономический, биоморфологический и географический анализ ценофлоры степей Карадага.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой данной работы послужили сделанные авторами геоботанические описания степной растительности Карадага. Всего выполнено 108 геоботанических описаний на степных участках, расположенных на разных экспозициях и высоте над уровнем моря. Данные занесены в базу TURBOVEG. Флористический состав степей выявлен на основе выполненных геоботанических описаний. Номенклатура таксонов приведена по С. К. Черепанову (1995). Систематическую, ареологическую и биоморфологическую характеристику флористического состава осуществляли с использованием данных «Биологической флоры Крыма» В. Н. Голубева (1996) и с дополнениями других авторов (Корженевский и др., 2006). Флористический анализ проведен как для ценофлоры степных сообществ в целом, так и для группы видов с высоким постоянством (ГВВП), встречаемость которых в геоботанических описаниях выше 20 %. Исследования проводились в полевые сезоны 2015–2016 годов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным выполненных геоботанических описаний флора степей Карадага насчитывает 322 вида сосудистых растений из 193 родов, относящихся к 54 семействам. Подавляющее большинство принадлежит к покрытосеменным растениям – 319 (91,1 %) видов, из которых 262 (82,0 %) относятся к классу Magnoliopsida и 57 (18,0 %) – к классу Liliopsida, и лишь 3 (0,9 %) вида являются представителями голосеменных растений. ГВВП включает 55 видов из 45 родов, относящихся к 17 семействам. Представители голосеменных растений сюда не вошли, а покрытосеменные распределились следующим образом: 40 (73,0 %) видов относятся к Magnoliopsida и 15 (27,0 %) видов – к Liliopsida.

В таблице 1 представлены 16 ведущих семейств ценофлоры степей Карадага, которым принадлежат 265 (82,3 %) видов растений. Остальные семейства содержат от 1 до 4 видов.

Как следует из таблицы, представленность семейств в ценофлоре в целом и среди постоянных видов немного отличаются: если в ценофлоре высокую долю (выше 10,0 %) имеют Asteraceae, Poaceae и Fabaceae, то в ГВВП такими семействами являются Asteraceae, Poaceae и Lamiaceae.

В таблице 2 представлен спектр жизненных форм ценофлоры степей Карадага. Подавляющее большинство видов принадлежит к поликарпическим травам (в ценофлоре – 42,8 %, в ГВВП – 61,8 %). На втором месте находятся озимые однолетники (в ценофлоре – 26,4 %, в ГВВП – 18,2 %). Обращает на себя внимание большая доля видов деревьев и

кустарников (в ценофлоре – 19 (6,0 %) видов, в ГВВП – 1 вид (*Pyrus elaeagrifolia* Pall.). Это свидетельствует о наступлении леса и процессах закустаривания степных сообществ, которые проходят на Карадаге, и уже были отмечены другими исследователями (Каменских, 2009).

Таблица 1

Ведущие семейства флоры степей Карадага

Семейство	Ценофлора степей		Группа видов с высоким постоянством	
	Число видов	Доля, %	Число видов	Доля, %
Asteraceae	49	15,2	13	23,6
Poaceae	40	12,4	12	21,8
Fabaceae	34	10,5	3	5,5
Lamiaceae	20	6,2	6	10,9
Rosaceae	18	5,6	3	5,5
Brassicaceae	17	5,3	1	1,8
Caryophyllaceae	16	5,0	3	5,5
Apiaceae	14	4,3	2	3,6
Rubiaceae	10	3,1	1	1,8
Boraginaceae	9	2,8	1	1,8
Liliaceae	9	2,8	1	1,8
Ranunculaceae	8	2,4	0	0
Scrophulariaceae	6	1,9	2	3,6
Alliaceae	5	1,6	1	1,8
Dipsacaceae	5	1,6	2	3,6
Linaceae	5	1,6	2	3,6
Всего:	265	82,3	53	96,4

Из специализированных форм наибольшее распространение приобрели стелющиеся и шарообразные растения (перекати-поле). Стелющиеся формы отмечены как среди древесных, так и среди травянистых растений (в ценофлоре – 18 (5,6 %) видов, в ГВВП – 4 (7,3 %) вида). Из растений перекати-поле 9 (2,8 %) видов встречаются в ценофлоре и 3 (5,5 %) вида – в ГВВП. Другие специализированные формы в ценофлоре также встречаются, однако в ГВВП они не попали. Среди них: корнеотпрысковые растения (11 видов); древесные и травянистые лианы (10 видов); растения с подземными выводковыми луковичками, клубнелуковичками и клубеньками (3 вида); полупаразиты (3 вида); растения с надземными выводковыми клубеньками и луковичками (1 вид); суккуленты (1 вид).

В таблице 3 представлена ареалогическая структура флоры степей Карадага. Как показал анализ, древнесредиземноморские виды здесь лидируют (в ценофлоре – 32,3 %, в ГВВП – 32,7 %). Из наиболее распространенных (вошедших в ГВВП) древнесредиземноморских видов следует отметить: *Aegilops biuncialis* Vis., *Agropyron ponticum* Nevski, *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, *Galium biebersteinii* Ehrend., *Jurinea sordida* Stev., *Melica taurica* C. Koch, *Onosma taurica* Pall. ex Willd., *Seseli tortuosum* L., *Stachys velata* Klok., *Thymus tauricus* Klok. et Shost.

Значительное количество видов, имеющих переходный европейско-средиземноморский (в ценофлоре – 23,0 %; в ГВВП – 21,8 %) и переходный средиземноморско-евразиатский (в

ценофлоре – 18,3 %, в ГВВП – 18,2 %) ареалы свидетельствует об их существенной роли в степных ценозах Карадага. К первой группе относятся виды: *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *Eryngium campestre* L., *Galatella linsyris* (L.) Rchb.f., *Galatella villosa* (L.) Rchb.f., *Medicago minima* (L.) Bartalini; ко второй группе: *Festuca valesiaca* Gaudin, *Inula oculus-christi* L., *Linum austriacum* L., *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Teucrium chamaedrys* L., *Teucrium polium* L., *Veronica capsellcarpa* Dubovik, *Xeranthemum annuum* L. и др. Голарктический элемент флоры (в ценофлоре – 14,3 %; в ГВВП – 9,1 %) представлен следующими видами: *Achillea nobilis* L., *Dactylis glomerata* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Medicago falcata* L. Евразийские степные виды составляют небольшую часть (11,8 %) флористического состава степей Карадага, однако их доля в ГВВП достаточно высока (18,2 %). Господствующее положение занимает здесь понтийская группа (7,8 %), среди которой наиболее обычны: *Artemisia taurica* Willd., *Dianthus capitatus* Balb. ex DC., *Elytrigia maeotica* (Prokud.) Prokud., *Scorzonera mollis* Bieb. И один вид (*Opuntia humifusa* Raf.) является адвентивным в Крыму растением, в ГВВП он не попал. Из отдельных групп ареалов наиболее широко представлена европейско-средиземноморско-переднеазиатская (в ценофлоре – 14,3 %; в ГВВП – 14,6 %). Большинство этих видов являются озимыми или яровыми однолетниками (*Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *Crupina vulgaris* Cass., *Holosteum umbellatum* L., *Kohlruschia prolifera* (L.) Kunth, *Medicago minima* (L.) Bartalini).

Таблица 2

Спектр основных жизненных форм флоры степей Карадага

Основная биоморфа	Ценофлора степей		Группа видов с высоким постоянством	
	Число видов	Доля, %	Число видов	Доля, %
Дерево	5	1,6	0	0
Дерево или кустарник	6	1,9	1	1,8
Кустарник	8	2,5	0	0
Кустарник или кустарничек	1	0,3	0	0
Кустарничек	4	1,2	0	0
Полукустарник	3	0,9	0	0
Полукустарник или полукустарничек	1	0,3	0	0
Полукустарничек	29	9,0	5	9,1
Поликарпическая трава	138	42,8	34	61,8
Поликарпическая трава или многолетний (двулетний) монокарпик	7	2,2	1	1,8
Монолетний или двулетний монокарпик	19	5,9	4	7,3
Многолетний (двулетний) монокарпик или озимый однолетник	7	2,2	0	0
Озимый однолетник	85	26,4	10	18,2
Озимый или яровой однолетник	1	0,3	0	0
Яровой однолетник	8	2,5	0	0
Всего:	322	100	55	100

Таблица 3

Ареалогическая структура флоры степей Карадага

Тип и группа ареала	Ценофлора степей		Группа видов с высоким постоянством	
	Число видов	Доля, %	Число видов	Доля, %
Древнесредиземноморский	104	32,3	18	32,7
Крымская эндемичная	24	7,5	3	5,5
Средиземноморско-переднеазиатская	24	7,5	4	7,3
Крымско-кавказская	17	5,3	4	7,3
Собственно-средиземноморская	14	4,4	1	1,8
Восточнесредиземноморская	10	3,1	2	3,6
Крымско-малоазиатская	4	1,2	1	1,8
Крымско-балкано-малоазиатская	4	1,2	2	3,6
Крымско-кавказско-малоазиатская	3	0,9	1	1,8
Переднеазиатская	3	0,9	0	0
Крымско-кавказско-балканская	1	0,3	0	0
Переходный европейско-средиземноморский	74	23,0	12	21,8
Европейско-средиземноморско-переднеазиатская	46	14,3	8	14,6
Европейско-средиземноморская	28	8,7	4	7,3
Переходный средиземноморско-евразийский степной	59	18,3	10	18,2
Средиземноморско-переднеазиатская и евразийская степная	23	7,1	6	11,0
Средиземноморско-евразийская степная	23	7,1	2	3,6
Переднеазиатская и евразийская степная	12	3,8	2	3,6
Европейско-восточнесредиземноморская	1	0,3	0	0
Голарктический	46	14,3	5	9,1
Палеарктическая	18	5,6	2	3,6
Западнопалеарктическая	11	3,4	1	1,8
Голарктическая	9	2,8	1	1,8
Южнопалеарктическая	6	1,9	1	1,8
Европейская	2	0,6	0	0
Евразийский степной	38	11,8	10	18,2
Понтическая	25	7,8	8	14,6
Понтическо-казахстанская	11	3,4	2	3,6
Евразийская степная	2	0,6	0	0
Адвентивное в Крыму растение	1	0,3	0	0

В таблице 4 представлена биоморфологическая структура флоры степей Карадага по типу вегетации, структуре корневой системы и ритму цветения. В феноритмотипической структуре лидирующее положение занимают летнее-зимнезеленые растения (39,4 % – в ценофлоре; 56,4 % – в ГВВП). Значительную долю составляют летнезеленые растения (по 25,0 % в ценофлоре и в ГВВП), а также эфемеры и эфемероиды, отрастающие в позднелетне-осенний период, хотя их доля в ГВВП гораздо ниже (30,1 % – в ценофлоре; 16,4 % – в ГВВП). Небольшое количество (2,2 %) собственно вечнозеленых растений в ценофлоре и отсутствие их в ГВВП связано с относительно низкими зимними температурами, что не позволяет развиваться здесь вечнозеленым видам, характерным для Южного берега Крыма. Обычными для исследуемой территории являются голосеменные растения: *Ephedra distachya* L., *Juniperus excelsa* Bieb., *J. oxycedrus* L..

Таблица 4

Биоморфологическая структура флоры степей Карадага

Тип биоморфы	Ценофлора степей		Виды с высоким постоянством	
	Число видов	Доля, %	Число видов	Доля, %
1	2	3	4	5
По типу вегетации				
Собственно вечнозеленые	7	2,2	0	0
Летнезеленые	82	25,5	14	25,4
Летнее-зимнезеленые	127	39,4	31	56,4
Эфемеры и эфемероиды, отрастающие в позднелетне-осенний период	97	30,1	9	16,4
Эфемероиды, отрастающие весной	7	2,2	1	1,8
Эфемероиды, отрастающие зимой	2	0,6	0	0
По структуре корневой системы				
Кистекорневая глубокая	30	9,3	9	16,4
Кистекорневая средняя	24	7,5	6	10,9
Кистекорневая короткая	29	9,0	4	7,3
Стержнекорневая глубокая	129	40,1	22	40,0
Стержнекорневая средняя	61	18,9	13	23,6
Стержнекорневая короткая	49	15,2	1	1,8
По ритму цветения				
Январь – апрель	1	0,3	0	0
Январь – июнь	1	0,3	0	0
Февраль – апрель	1	0,3	0	0
Февраль – май	1	0,3	0	0
Март – апрель	11	3,4	1	1,8
Март – май	10	3,1	0	0
Март – июнь	2	0,6	1	1,8

Таблица 4
Продолжение

1	2	3	4	5
Апрель	2	0,6	0	0
Апрель – май	54	16,9	4	7,3
Апрель – июнь	12	3,7	3	5,5
Апрель – июль	4	1,2	0	0
Май	7	2,2	1	1,8
Май – июнь	69	21,5	12	21,8
Май – июль	25	7,8	4	7,3
Май – август	7	2,2	2	3,6
Май – сентябрь	4	1,2	0	0
Июнь	10	3,1	4	7,3
Июнь – июль	34	10,6	8	14,6
Июнь – август	26	8,1	5	9,1
Июнь – сентябрь	10	3,1	4	7,3
Июль	4	1,2	1	1,8
Июль – август	11	3,4	1	1,8
Июль – сентябрь	9	2,8	1	1,8
Август	1	0,3	0	0
Август – сентябрь	2	0,6	0	0
Август – октябрь	3	0,9	2	3,6
Сентябрь – октябрь	1	0,3	1	1,8

Анализ флоры по структуре корневой системы показал, что большинство видов имеют стержнекорневую глубокую (40,1 % – в ценофлоре; 40,0 % – в ГВВП) или стержнекорневую среднюю (18,9 % – в ценофлоре; 23,6 % – в ГВВП) структуру корней. В целом глубокую корневую систему (стержнекорневую или кистекарневую) имеют 49,4 % видов ценофлоры, в ГВВП доля таких растений еще выше – 56,4 %. Это свидетельствует о приспособление растений к засушливым условиям произрастания.

Об адаптации видов к жарким засушливым условиям также свидетельствует структура ценофлоры по ритму цветения. Наибольшую группу составляют виды, цветущие в мае – июне (21,5 % – в ценофлоре; 21,8 % – в ГВВП) и апреле – мае (16,9 % – в ценофлоре; 7,3 % – в ГВВП). В целом, до наступления экстремально жаркого периода (июль – август) большинство видов (56,3 %) отцветает, к его окончанию прекращают цветение 77,1 % видов. Для ГВВП эти значения немного меньше: к июлю отцветают 44,3 % видов, к августу – 71,0 %, что свидетельствует об их лучшей приспособленности к экстремально жарким условиям.

Флора степей Карадага представляет собой большую созологическую ценность – 68 (21,1 %) видов имеют тот или иной охранный статус (табл. 5). В Европейский красный список включены 38 (11,8 %) видов, в Красную книгу Республики Крым – 28 (8,7 %) видов, в Красную книгу Российской Федерации 12 (3,7 %) видов, однако необходимо иметь в виду, что в будущем последняя цифра может увеличиться. До вхождения Крыма в состав Российской Федерации многие виды крымской флоры (*Crataegus pojarkovae* Kossykh, *Crocus angustifolius* Weston, *Delphinium fissum* Waldst. et Kit., *Isatis littoralis* Stev. ex DC., *Linum pallasianum* Schult., *Paeonia daurica* Andr., *Rumia crithmifolia* (Witld.) K.-Pol., *Stipa lithophila* P. Smirn.) в России не произрастали, следовательно, их необходимо включить в новое издание Красной книги Российской Федерации. Из других наиболее редких видов, имеющих несколько охранных статусов, следует отметить: *Asphodeline taurica* (Pall. ex Bieb.) Kunth, *Astracantha arnacantha*

(M. Bieb.) Podlech, *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronow, *Genista albida* Willd., *Iris pumila* L., *Juniperus excelsa* Bieb., *Onosma polyphylla* Ledeb., *Orchis picta* Loisel., *Paeonia tenuifolia* L., *Paronychia cephalotes* (Bieb.) Bess., *Pistacia mutica* Fisch. et May., *Salvia scabiosifolia* Lam., *Stipa pulcherrima* C. Koch.

Таблица 5

Созологическая характеристика флоры степей Карадага (число видов)

Созологический статус	Ценофлора степных сообществ	Виды с высоким постоянством
Красная книга Российской Федерации (2008)	12	5
Красная книга Республики Крым (2015)	28	7
Европейский красный список (Bilz и др., 2011)	38	6

ВЫВОДЫ

1. Ценофлора степных сообществ Карадага насчитывает 322 вида сосудистых растений из 193 родов 54 семейства; ГВВП включает 55 видов из 45 родов 17 семейств. Ведущими семействами в ценофлоре являются Asteraceae, Poaceae, Fabaceae; в ГВВП – Asteraceae, Poaceae, Lamiaceae.

2. Характерной чертой биоморфологической структуры степей Карадага является преобладание поликарпических трав (в ценофлоре – 42,8 %, в ГВВП – 61,8 %) с высоким количеством озимых однолетников (в ценофлоре – 26,4 %, в ГВВП – 18,2 %). Из специализированных форм наибольшее распространение приобрели стелющиеся и шарообразные растения (перекати-поле). Достаточно большая доля деревьев и кустарников (6,0 %) в ценофлоре и 1 вид (*Pyrus elaeagnifolia* Pall.) – в ГВВП, могут свидетельствовать о процессах закустаривания степных сообществ и наступлении леса.

3. Анализ географической структуры показал, что и в ценофлоре, и в ГВВП лидируют виды со древнесредиземноморским типом ареала: соответственно 32,3 % и 32,7 %, что подтверждает средиземноморский характер флоры со значительным участием видов европейско-средиземноморско-переднеазиатской группы (14,3 %).

4. Анализ биоморфологической структуры показал адаптацию растений к засушливым климатическим условиям: большинство видов имеют глубокую корневую систему (49,4 % – в ценофлоре; 56,4 % – в ГВВП), способную поглощать влагу из грунтовых вод. Кроме того, большинство (56,3 %) видов прекращают цветение с наступлением экстремально жаркого засушливого периода (июль – август). ГВВП составляют виды, еще более приспособленные к засушливым условиям произрастания.

5. Флора степных сообществ Карадага представляет собой большую созологическую ценность. В ее составе отмечено 68 (21,1 %) видов, имеющих тот или иной охранный статус: в Красную книгу Российской Федерации включены 12 (3,7 %) видов, в Европейский красный список – 38 (11,8 %) видов, в Красную книгу Республики Крым – 28 (8,7 %) видов.

Работа выполнена в рамках темы гос. задания № АААА-А19-119012490044-З.

Список литературы

- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС–ННЦ, 1996. – 120 с.
 Дидух Я. П., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Карадагский государственный заповедник. Растительный мир. – Киев: Наукова думка, 1982. – 152 с.
 Каменских Л. Н. Карадагский ландшафтно-экологический стационар (КЛЭС) // Летопись природы. 2007 г. / [Под ред. А. Л. Морозовой]. – Симферополь: Н. Оріанда, 2009. – Т. XXIV. – С. 6–8.

Каменских Л. Н., Миронова Л. П. Конспект флоры высших сосудистых растений Карадагского природного заповедника НАН Украины (Крым) // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология (сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природн. запов.). – Симферополь: СОНАТ, 2004. – Кн. 1. – С. 161–223.

Карадаг заповедный: научно-популярные очерки / [Ред. А. Л. Морозова]. – Симферополь: Н. Оріанда, 2011. – 288 с.

Корженевский В. В., Багрикова Н. А., Рыфф Л. Э., Левон А. Ф. Продромус растительности Крыма (20 лет на платформе флористической классификации) // Бюллетень главного ботанического сада. – 2003. – Вып. 186. – С. 32–63.

Корженевский В. В., Рыфф Л. Э., Литвинюк Н. А. Анализ флоры высших сосудистых растений Казантипского природного заповедника // Биоразнообразие природных заповедников Керченского полуострова (сб. науч. трудов НБС–ННЦ) / [Под ред. В. В. Корженевского, С. Е. Садогурского]. – Ялта: СП РИФ «Южный берег», 2006. – Т. 126. – С. 165–190.

Красная книга Республики Крым: растения, водоросли и грибы / [Отв. ред. д. б. н., проф. А. В. Ена; к. б. н. А. В. Фатерыга]. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2015. – 479 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / [Отв. ред. Л. В. Бардунов, д. б. н.; В. С. Новиков, д. б. н., академик РАЕН]. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. – Уфа: Гилем, 2012. – 488 с.

Миронова Л. П., Каменских Л. Н. Сосудистые растения Карадагского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников / [Ред. В. Н. Тихомиров, В. Г. Шатко, Н. К. Шведчикова]. – Вып. 58. – М.: Опытнo-полиграфическое предприятие ЦНИИТЭИИлепрома, 1995. – 102 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. – СПб: Мир и семья, 1995. – 992 с.

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

Letukhova V. Ju, Potapenko I. L. Floristic analysis of the Karadag natural reserve steppes // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 21–29.

The results of coenofloristic analysis of the Karadag steppes are presented. We used 108 relevés performed during 2015–16 years. The taxonomic, biomorphological and geographical analysis was carried out. Flora of Karadag steppes includes 322 species of vascular plants related to 193 genera of 54 families. The most representative families in coenoflora are: Asteraceae (15.2 %), Poaceae (12.4 %), Fabaceae (10.5 %). Polycarpic herbs predominate in the spectrum of life forms (42.8 %). Of the specialized forms, creeping and spherical-shaped plants are prevalent. In the coenoflora of the steppes, species with an ancient Mediterranean range are leading (32.3 %). That proves its Mediterranean origin. Prevalent species: *Aegilops biuncialis* Vis., *Agropyron ponticum* Nevski, *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub, *Galium biebersteinii* Ehrend., *Jurinea sordida* Stev., *Melica taurica* C. Koch, *Onosma taurica* Pall. ex Willd., *Seseli tortuosum* L., *Stachys velata* Klok., *Thymus tauricus* Klok. et Shost. Analysis of the biomorphological structure showed the adaptation of plants to arid climatic conditions: species with a deep root system prevail (49.4 %). The adaptation of species to hot arid conditions is also evidenced by the structure of coenoflora according to the flowering rhythm. The great number of species blooms in May–June (21.5 %) and April–May (16.9 %). The majority (56.3 %) of species stop blooming with the beginning of extremely hot dry period (July–August). We found out some differences between the coenoflora structure and group of high constancy species. In particular, it was noted that the high constancy species is even more adapted to the arid growing conditions (the proportion of species with a deep root system is 56.4 %). Among the species there are endemic, relic and having protected status (68 or 21.1 %), included into Red book of Russian Federation (12 or 3.7 %), Red Book of the Republic of Crimea (28 or 8.7 %), European Red List of Vascular Plants (38 or 11.8 %).

Key words: steppe communities, coenoflora, Karadag, the Crimea.

Поступила в редакцию 18.09.19

УДК 630.18

Ценотическая структура дубовых насаждений нижнего пояса южного макросклона Главной гряды Крымских гор

Плугатарь Ю. В., Коба В. П., Панельбу В. В., Сахно Т. М.

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

Проведён комплексный анализ состояния дубовых насаждений в нижнем поясе южного макросклона Главной гряды Крымских гор, дана оценка экоморфы флоры по отношению к режимам среды произрастания, увлажнения, почвенного плодородия, светового режима. Установлено, что в травяном ярусе фитоценозов *Quercus pubescens* Willd. в экологическом ряду гидроморф преобладают ксеромезофиты, в ряду светового режима – сциогелиофиты и гелиофиты. В фитоценозах *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. по фактору увлажнённости большую долю составляют ксеромезофиты и мезофиты, в отношении светового режима – растения высокой толерантности к световому режиму, способные развиваться как при полном освещении, так и в условиях затенения. По характеристике солевого состава почвы в фитоценозах *Q. pubescens* и *Q. petraea* нижнего пояса южного макросклона Главной гряды Крымских гор преобладают гликофиты.

Ключевые слова: дубовые насаждения, состояние, структура, экоморфы, тип лесорастительных условий.

ВВЕДЕНИЕ

В последние 30–40 лет во многих регионах Российской Федерации отмечается устойчивая тенденция сокращения площади дубовых лесов (Ерусалимский, 2000). В результате антропогенно обусловленных негативных сукцессионных процессов происходит смена дуба менее ценными древесными породами, в некоторых случаях полная деградация лесных биоценозов дуба (Плугатарь, 2003). Поэтому в настоящее время особую актуальность приобретает проблема долгосрочных комплексных исследований динамики фитоценотической структуры дубовых насаждений, выделение индикационных признаков, характеризующих специфику трансформации растительного сообщества в связи с различными видами внешнего воздействия. Разработка системы критериев оценки состояния, формирование базы данных структуры и состава фитоценозов дуба в связи с особенностями условий произрастания послужат основой развития новых подходов и направлений стратегии природоохранной деятельности в поддержании видового разнообразия и устойчивого развития важнейших растительных сообществ нашей страны.

Особое значение данные вопросы имеют в густонаселённых регионах, где антропогенное воздействие проявляется с наибольшей силой. В Горном Крыму структура и состав растительных сообществ во многом определяется режимом увлажнения. В нижнем поясе в жестких условиях лимитирующего действия дефицита влаги растительные сообщества характеризуются слабой устойчивостью к негативному внешнему воздействию, их антропогенная трансформация часто приобретает необратимый характер.

Дубовые насаждения являются важнейшим экологическим ресурсом Крымского полуострова. Они имеют большое водоохранное, водорегулирующее и почвозащитное значение, обеспечивают поддержание устойчивого социально-экономического развития региона. *Quercus pubescens* Willd. и *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. являются основными лесообразующими породами Горного Крыма, площадь их насаждений составляет 99,6 % от всех дубовых лесов Крыма (Плугатарь, 2015).

Целью исследований являлось, на основе изучения состояния и видового разнообразия лесных насаждений *Q. pubescens* и *Q. petraea* нижнего пояса южного макросклона Главной

гряды Крымских гор, выявление и оценка специфики их экологической структуры в связи с динамикой условий произрастания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в лесных насаждениях *Q. pubescens* и *Q. petraea* нижнего пояса южного макросклона Главной гряды Крымских гор. Пробные площади закладывались согласно ГОСТа 16128-70 (ГОСТ..., 1971). Изучали: таксационные характеристики древостоев; индекс состояния деревьев; видовой состав, проективное покрытие видов растений в составе фитоценотических групп; естественное возобновление главных лесобразующих пород (Изюмский, 1972).

Индекс состояния деревьев определялся глазомерно. Естественное возобновление древостоя оценивали, используя метод прямого учета количества всходов и подроста по породам. Возраст растений определяли согласно методике (Плугатарь, 2015).

Проективное покрытие травяного яруса на учетных секциях, расположенных по периметру границ пробных площадей, определяли способом накладки сетки площадью 1 м² с ячейками 10×10 см.

По периметру пробы натягивали шнур с метровой разметкой, где каждый 4 метр учетный. Координаты пробных площадей определяли при помощи навигатора Garmin Oregon 650.

Описание фитоценозов проводили согласно методическим рекомендациям по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма (Методические..., 1955). Анализ экоморф выполнен с использованием классификации В. Н. Голубева (1996). Обилие видов оценивали, применяя модифицированную шкалу Браун-Бланке: «г» – встречается редко (менее 1 %); «+» – незначительное участие ценопопуляции вида в фитоценозе; «1» – проективное покрытие 5–10 %; «2» – от 10 % до 25 %; «3» – от 25 % до 50 %; «4» – от 50 % до 75 %; «5» – более 75 % (Westhoff, 1978).

Анализ лесорастительных условий проводили с применением методики фитоиндикации (Воробьев, 1967; Лесная энциклопедия..., 1986). Количественные результаты исследований обрабатывали, применяя пакет программ «STATISTICA 6,0».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего было заложено 6 пробных площадей (ПП) в порослевых, спелых и перестойных дубовых насаждениях (табл. 1) на высоте от 75 м до 260 м над уровнем моря.

ПП № 1 находится на территории Алушкинского лесничества ЯГЛПЗ, кв. 17, южный склон 10°, высота над уровнем моря – 165 м, координаты: N44°26'52.4" E34°07'31.6". Подлесок формируют *C. mas*, *C. orientalis*, *Q. pubescens*, и *A. campestre*. Почвопокровные растения представлены *Ruscus aculeatus* L. и *Hedera taurica* (Hibberd) Carrière. Травяной ярус (включая подрост) представлен 22 видами, принадлежащими к 19 семействам.

ПП № 2 расположена на южном склоне 15° близ поселка Симеиз, высота над уровнем моря – 165 м, координаты: N44°24'26.6" E33°59'56.4". В подлеске представлены *Q. pubescens*, *C. orientalis* и *J. deltoides*. Флористический состав нижнего яруса включает 12 видов, принадлежащих к 10 семействам.

ПП № 3 заложена на южном склоне 10–15° близ поселка Форос, высота над уровнем моря – 130 м, координаты: N44°23'53.7" E33°47'26.4". Подлесок представлен *Q. pubescens* и *C. orientalis*. Флористический состав пробной площади включает 26 видов травянистых растений, принадлежащих к 15 семействам.

ПП № 4 находится на склоне южной экспозиции 10°, высота над уровнем моря – 80 м, Координаты: N44°24'08.9" E33°55'17.6". Средний диаметр *Q. pubescens* составляет 17 см, средняя высота – 7 м. Подлесок формируют *Q. pubescens*, *C. orientalis*, *Cedrus atlantica* (Endl.) G. Monetti ex Carrière и *J. deltoides*. Флористический состав пробной площади представлен 22 видами, принадлежащими к 14 семействам.

Таблица 1

Таксационные характеристики пробных площадей

Пробная площадь	Состав насаждения	Полнота	Возраст дуба	Средний диаметр дуба, см	Средняя высота дуба, м	Индекс жизненного состояния	Запас, м ³ /г
1	5Гр3Дп2Кз+Яс, Клп	0,8	124	22±1,2	14±0,5	3,2±0,1	73,0±2,3
2	5Гр3Дп2Мжв+Мжк	0,7	74	13±1,1	7±0,4	4,2±0,2	30,3±2,4
3	5Дп3Гр2Мжк+Мжв	0,8	69	12±0,8	5,5±0,5	3,9±0,1	16,4±1,4
4	5Дп3Мжк2Фст+Гр	0,7	95	17±0,9	7±0,3	3,5±,1	30,4±2,9
5	10Дск	0,8	61	11±1,2	9±0,8	3,1±0,2	48,6±3,2
6	9Дск1Гр	0,7	61	13±1,1	16±0,7	2,9±0,2	68,5±2,1

Примечание к таблице: Гр – граб восточный (*Carpinus orientalis* Mill.); Дп – дуб пушистый (*Q. pubescens*); Дс – дуб скальный (*Q. petraea*); Кз – кизил обыкновенный (*Cornus mas* L.); Яс – ясеня обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.); Клп – клен полевой (*Acer campestre* L.); Мжв – можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* M.Bieb.); Мжк – можжевельник колючий (*Juniperus deltoides* R.P.Adams); Фст – фисташка туполистная (*Pistacia atlantica* Desf.).

ПП № 5 расположена в естественном насаждении *Q. petraea*, в Алуштинского участкового лесничества ГАУ РК «Алуштинское лесохозяйственное хозяйство» в квартале 69, выдел 29, на склоне южной экспозиции 5°. Координаты: N44°39'08.2" E34°22'33.5", высота над уровнем моря – 260 м. Подлесок представлен *Q. petraea*, *C. orientalis*, *Pinus pallasiana* D. Don и *Sorbus domestica* L. Флористический состав пробной площади объединяет 14 видов, принадлежащих к 10 семействам.

ПП № 6 заложена на склоне южной экспозиции 5°. Высота над уровнем моря – 230 м. Координаты: N44°38'06.8" E34°21'46.3". Подлесок представлен *Q. petraea*, *C. orientalis*, *P. pallasiana* и *S. domestica*. Флористический состав пробной площади представлен 18 видами, принадлежащими к 13 семействам.

На изучаемых объектах, в соответствии с классификацией В. Н. Голубева, было выявлено 5 экологических групп по фактору увлажнения субстрата: эуксерофиты – 3 вида (*Convolvulus cantabrica* L., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin и *Fumana thymifolia* (L.) Spach.); ксеромезофиты – 34 вида; мезоксерофиты – 14 видов; мезофиты – 10 видов и гигрофиты – 2 вида (*Carex divisa* Huds. и *Oenanthe pimpinelloides* L.).

Таким образом, в фитоценозах *Q. pubescens* в нижнего пояса Главной гряды Крымских гор наибольшее число видов относится к ксеромезофитам (54 %), мезоксерофиты составляют 22,2 %. В целом, среди видов растений, способных произрастать в условиях низкой влагообеспеченности в изучаемых сообществах, преобладали представители субсредиземноморских гемиксерофильных лесов и редколесий.

По отношению к световому режиму в пушистодубовом фитоценозе (рис. 2) большинство видов являются теневыносливыми растениями, характеризующиеся высокой пластичностью к режиму освещенности – сциогелиофиты 41,3 % (26 видов), а также гелиофиты 38,1 % (24 вида), далее в убывающем порядке идут гелиосциофиты 11,1 % (7 видов) и сциофиты 9,5 % (6 видов).

В лесных фитоценозах *Q. petraea* в отличие от *Q. pubescens* не были выявлены засухоустойчивые виды – настоящие ксерофиты, обитающие в местах с недостаточным увлажнением, где количество выпадающих осадков, меньше объемов транспирации, отсутствовали также мезоксерофиты. Наблюдались виды, произрастающие в условиях с временно недостаточным увлажнением – ксеромезофиты 50 % (12 видов), примерно такую же долю составляли мезофиты – 45,8 % (11 видов). Гигрофиты были представлены одним

видом *Carex divisa* Huds. (рис. 3). Сравнительно большая доля мезофитов объясняется приуроченностью скальнодубовых фитоценозов к широколиственным лесам Горного Крыма и различным интразональным местообитаниям с умеренным увлажнением.

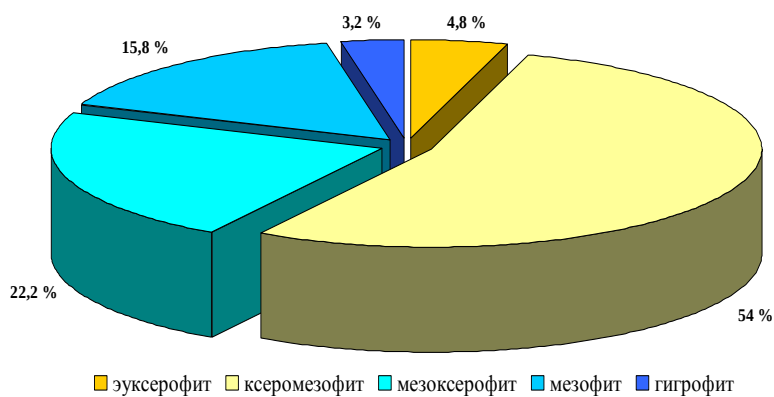


Рис. 1. Экологический спектр видов в зависимости от увлажнения субстрата в фитоценозе *Quercus pubescens*

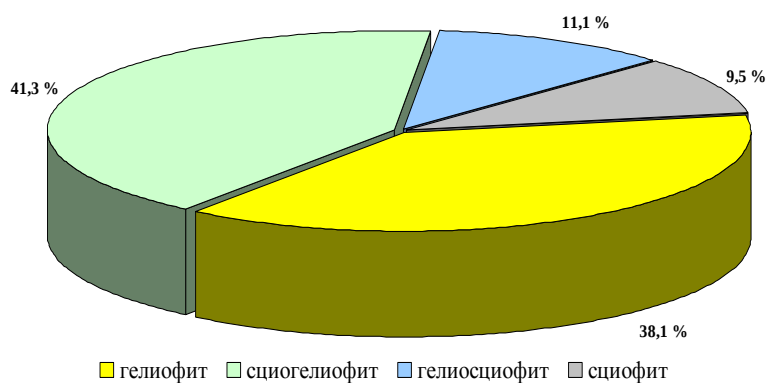


Рис. 2. Распределение травяного яруса фитоценоза *Quercus pubescens* по отношению к свету

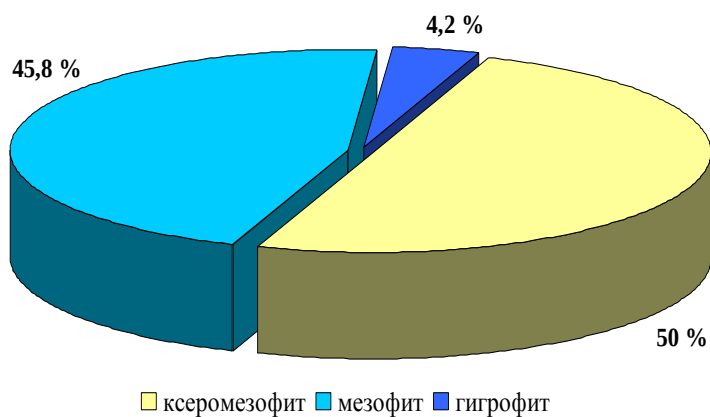


Рис. 3. Экологический спектр видов в зависимости от увлажнения субстрата в фитоценозе *Quercus petraea*

По отношению к световому режиму в скальнодубовом фитоценозе (рис. 4) преобладают сциогелиофиты 37,4 % (9 видов) и гелиосциофиты 29,2 % (7 видов), одинаковое количество видов (по 4 вида) отмечено для растений, произрастающих на открытых участках и плохо переносящих затенение (гелиофиты), и теневыносливых растений нижних ярусов различных фитоценозов (сциофиты).

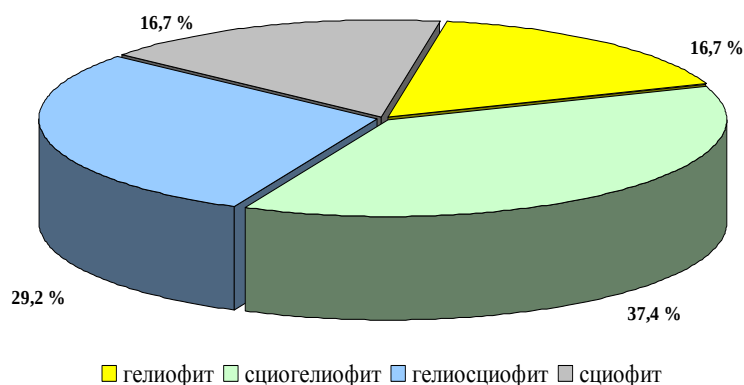


Рис. 4. Распределение травяного яруса фитоценоза *Quercus petraea* по отношению к свету

Для дубовых формаций отмечено естественное преобладание аэропедофитов, что характерно для сухопутной флоры.

Детальный анализ почвы зачастую занимает много времени и труда. Многие качественные характеристики почвы, в том числе и плодородие, можно определить по составу и состоянию произрастающих растений, используя методы биоиндикации. Например, при достаточном обеспечении азотом растения имеют интенсивно-зеленую окраску. Наоборот, недостаток азота проявляется бледно-зеленой окраской листовых пластинок, уменьшением ветвистости и числа листьев. Методы биоиндикации, по сравнению с инструментальными, обеспечивают возможность экспресс анализа биоэкологических характеристик эдафотопы.

Видовой состав растительного покрова в различных типах лесорастительных условий, как и количественное участие отдельных видов, – закономерное явление и связано с определенными почвенно-климатическими условиями.

Список экологического ряда растений-индикаторов пушистодубового фитоценоза приведен в таблице 2.

Таблица 2

Видовой состав травяного яруса фитоценоза *Quercus pubescens*

Виды	Обилие	Растения характерные									
		для трофотопов					для гигротопов				
		A	B	C	D	0	1	2	3	4	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Aegilops lorentii</i> Hochst.	+	x*	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Acer campestre</i> L.	+				+		+	+			
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Arum elongatum</i> Steven	+				+			+			
<i>Avena sterilis</i> subsp. <i>ludoviciana</i> (Durieu) Gillet & Magne	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Asparagus verticillatus</i> L.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Buglossoides purpureocaerulea</i> (L.) I.M.Johnst.	2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.	2			+	+		+	+	+		
<i>Carex filiformis</i> L.	+			+					+		
<i>Carex divisa</i> Huds.	+				+			+			
<i>Carex halleriana</i> Asso	2			+			+				

Ценотическая структура дубовых насаждений
нижнего пояса южного макросклона Главной гряды Крымских гор

Таблица 2
Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Carduus hamulosus</i> Ehrh.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cota tinctoria</i> (L.) J.Gay	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	1		+	+	+		+			
<i>Centaurea caprina</i> Steven	+			+		+	+			
<i>Cornus mas</i> L.	+			+	+		+	+		
<i>Convolvulus cantabrica</i> L.	+			+	+		+			
<i>Colutea cilicica</i> Boiss. & Balansa	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cistus creticus</i> subsp. <i>eriocephalus</i> (Viv.) Greuter & Burdet	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Daphne taurica</i> Kotov	+			+				+	+	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+			+	+		+	+	+	
<i>Dorycnium herbaceum</i> Vill.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Elymus nodosus</i> (Nevski) Melderis	2	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Fumana arabica</i> (L.) Spach	r	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Fumana procumbens</i> (Dunal) Gren. & Godr.	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Spach	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Galium xeroticum</i> (Klokov) Pobed.	+			+			+	+	+	
<i>Geranium sanguineum</i> L.	+		+	+		+	+	+		
<i>Geum urbanum</i> L.	+				+		+			
<i>Hedera taurica</i> (Hibberd) Carrière	3			+				+		
<i>Inula oculus-christi</i> L.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Jasminum fruticans</i> L.	+		+	+		+	+			
<i>Jurinea roegneri</i> K.Koch	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Oenanthe pimpinelloides</i> L.	+			+	+				+	+
<i>Ornithogalum ponticum</i> Zahar.	+			+				+		
<i>Orobanche hederæ</i> Duby	r	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Onobrychis arenaria</i> subsp. <i>miniata</i> (Steven) P.W.Ball	+			+			+			
<i>Plantago lanceolata</i> L.	+			+	+			+		
<i>Pimpinella peregrina</i> L.	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	+		+	+	+	+	+			
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	3		+	+		+	+			
<i>Lathyrus aureus</i> (Steven) D.Brandza	+				+		+			
<i>Lathyrus aphaca</i> L.	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lathyrus digitatus</i> (M.Bieb.) Fiori	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lapsana communis</i> L.	+			+	+		+	+		
<i>Lens ervoides</i> (Brign.) Grande	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Linum corymbulosum</i> Rchb.	+			+		+	+			
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All	+			+			+	+		
<i>Medicago minima</i> (L.) L.	+			+			+	+		
<i>Medicago falcata</i> L.	+		+	+		+	+	+		
<i>Melilotus neapolitanus</i> Ten.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stipa bromoides</i> (L.) Dörfl	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	r	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stipa bromoides</i> (L.) Dörfl	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Teucrium chamaedrus</i> L.	+	+	+	+	+		+	+		
<i>Teucrium polium</i> L.	+	+	+			+	+			
<i>Thymus roegneri</i> K.Koch	1	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Trifolium hirtum</i> All.	r	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Veronica multifida</i> L.	+		+			+	+			
<i>Veronica capsellcarpa</i> Dubovik	+		+			+	+			
<i>Viola sieheana</i> W.Becker	+				+			+		
<i>Vicia bithynica</i> (L.) L.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Всего в наличии видов	63	2	10	25	16	10	26	18	6	1

Примечание к таблице. x* – в литературе данные отсутствуют.

Данное распределение свидетельствует о том, что эдафические характеристики экотопов в фитоценозах *Q. pubescens* соответствуют лесорастительным условиям – сугруд (С). По требовательности к водному режиму в экологическом спектре растений преобладают ксерофиты. Таким образом, по классификации лесорастительных условий, эдафотопы лесных массивов нижнего пояса Главной гряды Крымских гор относятся к сухим сугрудам (лесоводственный шифр – С₁), то есть характеризующийся относительно богатым плодородием и невысокой увлажненностью почвы.

Список экологического ряда растений-индикаторов скальнодубового фитоценоза приведен в таблице 3.

Таблица 3

Видовой состав травяного яруса фитоценоза *Quercus petraea*

Виды	Обилие	Растения характерные								
		для трофотопов				для гигротопов				
		А	В	С	Д	0	1	2	3	4
<i>Ajuga orientalis</i> L.	+	x*	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Arum elongatum</i> Steven	r				+			+		
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.	+			+	+		+	+	+	
<i>Carex divisa</i> Huds.	1				+			+		
<i>Carpinus orientalis</i> Mill.	+		+	+	+		+			
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	+		+	+			+	+		
<i>Geranium asphodeloides</i> Burm.f.	r				+		+			
<i>Genista albida</i> Willd.	+		+	+		+	+			
<i>Galium aparine</i> L.	+		+	+	+		+	+	+	
<i>Galium mollugo</i> L.	+		+	+	+		+	+		
<i>Dorycnium graecum</i> (L.) Ser.	r	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.	+		+	+	+	+	+			
<i>Pinus pallasiana</i> D. Don	+		+	+			+	+		
<i>Poa sterilis</i> M.Bieb.	1			+			+	+		
<i>Pilosella piloselloides</i> subsp. <i>magyarica</i> (Peter) S.Bräut. & Greuter	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lathyrus aureus</i> (Steven) D.Brandza	+				+		+			
<i>Lathyrus rotundifolius</i> Willd.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lathyrus laxiflorus</i> (Desf.) Kuntze	+			+	+		+	+		
<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.	+		+	+			+	+		
<i>Sorbus domestica</i> L.	+	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Trifolium medium</i> L.	+		+	+			+	+		
<i>Vicia loiseleurii</i> (M.Bieb.) Litv.	r	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Vicia cassubica</i> L.	+		+	+			+	+		
<i>Viola alba</i> subsp. <i>scotophylla</i> (Jord.) Nyman	+			+			+	+		
Всего в наличии видов	24	0	10	14	10	2	17	13	2	0

Примечание к таблице. x* – в литературе данные отсутствуют.

Как и для пушистодубовых формаций в фитоценозах *Q. petraea*, по отношению к плодородию почвы, большинство видов травяного яруса – типичные представители мезотрофов, следовательно, соответствует лесорастительным условиям – сугруд (С). По требовательности к водному режиму на участке также преобладают экологические группы растений-индикаторов – ксерофиты и мезофиты, то есть гигротоп участка – сухой (1), а эдафотоп – сухой сугруд (лесоводственный шифр – С₁).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нижнем поясе Главной гряды Крымских гор в фитоценозах *Quercus pubescens* в экологическом спектре растений травяного яруса в ряду гидроморф преобладают ксеромезофиты, в ряду светового режима – гелиофиты и сциогелиофиты.

В лесных сообществах *Q. petraea* по требовательности к режиму увлажненности наибольшую представленность имеют ксеромезофиты и мезофиты, по световому режиму – растения высокой пластичности, способные успешно развиваться как при полном освещении, так и в условиях затенения. По характеристике солевого состава почвы в фитоценозах *Q. pubescens* и *Q. petraea* в травяном ярусе преобладают гликофиты.

С использованием метода анализа экологических спектров растений-индикаторов выявлено, что наиболее распространенным типом лесорастительных условий дубовых формаций нижнего пояса Главной гряды Крымских гор является сухой сугруд, характеризующийся относительно высоким плодородием и низкой увлажненностью почвы.

Список литературы

- Воробьев Д. В. Методика лесотипологических исследований. – К.: Урожай, 1967. – 387 с.
ГОСТ 16128 – 70 «Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки». – М.: Издательство стандартов. – 1971. – 23 с.
Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС-ННЦ, 1996. – 2-е изд. – 126 с.
Ерусалимский В. И. Как сохранить дубравы? // Лесное хозяйство. – 2000. – № 5. – С. 13–15.
Изюмский П. П. Таксация тонкомерного леса. – М.: Лесная промышленность, 1972. – 88 с.
Лесная энциклопедия: В 2-х томах, Т. 2 / [Гл. ред. Воробьев Г. И.; Ред. кол.: Анучин Н. А., Атрохин В. Г., Виноградов В. Н. и др.] – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 631 с.
Методические рекомендации по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма. Сост. В. Н. Голубев, В. В. Корженевский. – ГНБС: Ялта, 1985. – 48 с.
Плугатарь Ю. В. Леса Крыма: монография. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 368 с.
Плугатарь Ю. В. Степень устойчивости дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd.) и дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) к условиям засухи и проблема обновления порослевых дубрав в Крыму // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – 2003. – Вып. 13. – С. 64–68.
Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. The Hague. – 1978. – P. 287–399.

Plugatar Yu. V., Koba V. P., Papelbu V. V., Sakhno T. M. Cenotic structure of oak plantations of the lower belt of the southern macroslope of the Main ridge of the Crimean mountains // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 30–37.

The comprehensive analysis of the status of oak plantations in the lower belt of the southern macroslope of the main ridge of the Crimean Mountains, the estimation of the flora ecomorph in relation to environment modes of growth, moisture, soil fertility and light regime were performed. It has been established, xeromesophytes dominate in the grass layer of *Quercus pubescens* phytocenosis in the ecological series of hydromorphs; shade tolerant and sun-loving plants prevail in the range of light regime. In *Q. petraea* phytocenosis xeromesophytes and mesophytes compose a large proportion for the factor of moisture; towards to light condition the plants show high tolerance to the light mode, are able to develop in full light and under shading. According to the characteristics of the salt composition of the soil glycohytes predominate in the phytocenoses of *Q. pubescens* and *Q. petraea* of the lower belt of the southern macroslope of the main ridge of the Crimean Mountains.

Key words: oak plantations; status; structure; ecomorphs; forest site type.

Поступила в редакцию 17.10.19

УДК 582.949.27(470)

Обзор видов рода *Thymus* (Lamiaceae) лесостепной и степной зон Европейской России

Васюков В. М.

Институт экологии Волжского бассейна РАН –
филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН
Тольятти, Россия
vvasjukov@yandex.ru

Для лесостепной и степной зон Европейской России (в пределах бассейнов Волги и Дона) приводится конспект 30 видов рода *Thymus* L. (Lamiaceae) с ключом для определения: sectio *Gonothymus* – *Th. chamaedrys*; sectio *Verticillati* – *Th. dimorphus*, *Th. marschallianus*, *Th. pseudopannonicus*, *Th. stepposus*, *Th. tscherhajevei*; sectio *Serpyllum* – *Th. pseudocretaceus*, *Th. serpyllum*, *Th. talijevii*, *Th. uralensis*; sectio *Kotschyani* – *Th. bashkiriensis*, *Th. binervulatus*, *Th. guberlinensis*, *Th. punctulosus*, *Th. spryginii*, *Th. zheguliensis*; sectio *Subbracteati* – *Th. calcareus*, *Th. ciminus* s. str., *Th. cosacorum*, *Th. cretaceus*, *Th. didukhii*, *Th. dubjanskyi*, *Th. eltonicus*, *Th. kelleri*, *Th. kirgisorum*, *Th. kondratjukii*, *Th. lanulosus*, *Th. pallasianus*; sectio *Margidromi* – *Th. × goginae*, *Th. × tzvelevii*. Обозначен неотип *Th. chamaedrys*.

Ключевые слова: Европейская Россия, лесостепная зона, степная зона, *Thymus*, Lamiaceae.

ВВЕДЕНИЕ

В России известно более 150 видов рода *Thymus* (Клоков, 1954, 1973; Меницкий, 1978, 1986; Пробатова, 1995; Доронькин, 1997; Васюков, 2014, 2016; Князев, 2015 и др.), некоторые из них требуют уточнения таксономического статуса.

Цель работы – критическая ревизия представителей рода *Thymus* на территории лесостепной и степной зон Европейской России (в пределах бассейнов Волги и Дона).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основой работы послужили гербарные коллекции, включая типовые (GMU, KW, LE, MHA, MOSP, MW, NNSU, PKM, PVB, SARAT, TK, UPSU, VOLG, VOR и др.) и полевые исследования автора (1994–2019 гг.).

Для видов дано распространение в пределах Европейской России в соответствии с районированием, принятым в издании «Флора европейской части СССР» (1974 и др.) и общее распространение (общ. расп.). Таксоны расположены, в основном, по системе рода *Thymus*, разработанной М. В. Клоковым (1954, 1973).

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов приняты по базе данных International Plant Names Index (<http://www.ipni.org/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Во флоре лесостепной и степной зон Европейской России (в пределах бассейнов Волги и Дона), по нашим данным, произрастает 30 видов рода *Thymus*; ниже приводим конспект и ключ для их определения.

Конспект рода *Thymus* L. лесостепной и степной зон Европейской России (в пределах бассейнов Волги и Дона)

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

Lectotypus (Britton et Brown, 1913, Ill. Fl. N. U.S. ed. 2, 3: 141): *Th. vulgaris* L.

Sectio *Goniothymus* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 293.

Lectotypus (Jalas, 1971, Bot. J. Linn. Soc. 64, 2: 207): *Th. pulegioides* L.

Series *Pulegioides* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 290.

1. ***Th. chamaedrys*** Fr. 1814, Nov. Fl. Suec.: 35. – *Th. pulegioides* L. subsp. *chamaedrys* (Fr.) Guşul. 1961, Fl. Reipubl. Popul. Roman. 8: 319; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 134. – *Th. pulegioides* auct. non L.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 201, р. р. – **Т. дубравный.**

Neotypus (V. Vasjukov, hic designatus): «Herb. E. Fries. Scan. orient. 1823» (UPS V-143665).

Европейская Россия: П. (Калининградская обл.); Ц. (Лад.-Ильм.; Верх.-Днепр.; Верх.-Волж.; Волж.-Кам.: кроме Урала; Волж.-Дон.: север), заносное в С. (Кар.-Мурм.; Дв.-Печ.). – На суходольных лугах, опушках и полянах лиственных и смешанных лесов. – Общ. расп.: подзона широколиственных и смешанных лесов Европы.

Примечание. Западноевропейский *Th. pulegioides* L. Sp. Pl.: 592. 1753, s. str., описанный с юга Франции, по протологу: «Habitat Monspelii», lectotypus (Ronniger, 1944, Deutsche Heilpflanze, 10, 5: 37): Herb. Linn. No. 38.5 (LINN) отсутствует в Восточной Европе (Князев, 2015); последнему виду синонимичен *Th. ovatus* Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8: 7 [lectotypus (Bartolucci et al. 2013, Taxon 62, 6: 1309): BM 000895889].

Описанный с Украины *Th. ucrainicus* (Klokov et Des.-Shost.) Klokov, 1954, Фл. СССР, 21: 486 [*Th. pulegioides* L. subsp. *ucrainicus* Klokov et Des.-Shost., 1932, Вісн. Київ. бот. саду: 82], по протологу: «Киевская обл., Фастов, лес, порубь, на подзолистом песке, Гродзинский», lectotypus (Nachychko, Gamulya et Sosnovsky, 2019, Phytotaxa, 409, 2: 77): «Ukraine. Shepetivka district: багато на рові на півд.[енний] зах.[ід] від с. Янушівки Анопільського р.[айону], 25 VII 1930, Н. Осадча» (CWU), по-видимому, конспецифичен *Th. chamaedrys*.

Sectio *Verticillati* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 297.

Holotypus: *Th. marschallianus* Willd.

Series *Callieriani* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 293.

2. ***Th. dimorphus*** Klokov et Des.-Shost. 1927, Тр. Сільск.-Госп. Ком. Укр. (Бот.), 1, 3: 122, р. р., excl. pl. caucas.; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 500, р. р.; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 18, р. р.; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 203, р. max. р., pro hybr.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 137, р. max. р., pro hybr. – **Т. двуформенный.**

Lectotypus (Крицька, 2014, Укр. бот. журн. 71, 3: 303): «Маріупіль. Степові схили над Кальчиком і плато перед зах. участком, 13 VI 1925, М. Клоков» (CWU).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: юг, басс. Дона); В. (Нижн.-Дон.: запад); Крым (северо-восток). – В каменистых степях. – Общ. расп.: степная зона Причерноморья от Днестра до предгорий Кавказа.

Примечание. Обоеполые и женские растения (гинодиэция) данного вида отличаются друг от друга во всех частях и более резко, чем у других видах рода.

Series *Heterophylli* (Lyka) Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 293.

3. ***Th. tschernjajevii*** Klokov et Des.-Shost. 1927, Тр. Сільск.-Госп. Ком. Укр. (Бот.), 1, 3: 118; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 506 («*czernjaevii*»); id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 19 («*czernjaevii*»); Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 203 («*tschernjajevii*»), р. max. р., pro hybr.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 138, р. max. р., pro hybr. Klokov et Des.-Shost. 1927, Тр. Сільск.-Госп. Ком. Укр. (Бот.), 1, 3: 118; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 506 («*czernjaevii*»); id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 19 («*czernjaevii*»); Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 203 («*tschernjajevii*»), р. max. р., pro hybr.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 138, р. max. р., pro hybr. – **Т. Черняева.**

Lectotypus (Крицька, 2014, Укр. бот. журн. 71, 3: 302): «На супесках за Даниловкою, Junio, a. 1829, В. Czerniaew» (KW).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: юг); В. (Нижн.-Волж.: запад). – В борах, на задернованных песках. – Общ. расп.: Приднепровская низменность, южная половина Среднерусской возвышенности.

Примечание. Нами поддерживается мнение М. В. Клокова (1973), что вертицилятные виды *Th. dimorphus* и *Th. tscherhjaevii* не являются гибридными образованиями.

Series *Marschalliani* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 293.

4. *Th. pseudopannonicus* Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 122. – *Th. marschallianus* Willd. var. *lavrenkoanus* auct. non (Klokov) Knjaz. 2015, Бот. журн. 100, 2: 136, р. р. – **Т. ложнопаннонский.**

Holotypus: «Башкирская АССР, хребет Ирэндик, горы Улугур-Тау, разнотравно-злаковая степь, М-15, 27 VI 1961, Н. П. Ромашина» (SVER).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: Белгородская обл., окр. Алексеевки) (l. с.); В. (Заволж.: Башкирия, юг; Оренбургская обл., басс. рек Самара, Б. и М. Кинель; Самарская обл., окр. пос. Камышла и г. Посвистнево). – В каменистых степях. – Общ. расп.: Южный Урал, Высокое Заволжье и юг Среднерусской возвышенности.

5. *Th. marschallianus* Willd. 1800, Sp. Pl. 3, 1: 141; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 511; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 20; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 202, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 136, р. max. р. – *Th. pannonicus* All. subsp. *marschallianus* (Willd.) Soó, 1972, Feddes Repert. 83, 3: 206. – **Т. Маршалла.**

Lectotypus (Braun, 1892, Oesterr. Bot. Zeitschr. 42: 337): «in Tauria» (B-W11029-02 0).

Европейская Россия: С. (редко, заносное); Ц. (Лад.-Ильм.: заносное; Верх.-Днепр.: юг; Верх.-Волж.: юг; Волж.-Кам.: юг; Волж.-Дон.); В. (Нижн.-Дон.; Заволж.); Крым (редко). – В луговых степях, на степных склонах, полянах и опушках степных дубрав. – Общ. расп.: лесостепная и степная зоны Восточной Европы и Западной Азии от Южного Буга до Иртыша.

Примечание. В зарубежных таксономических базах (напр.: Euro+Med Plantbase, Plants of the World online, The Plant List) восточноевропейско-западноазиатский субэректный *Th. marschallianus* необоснованно включается в синонимы среднеевропейского псевдорепентного *Th. pulegioides* L. subsp. *pannonicus* (All.) Kerguélen [*Th. pannonicus* All.]; таксоны не конспектичны и их объединение ошибочно.

6. *Th. stepposus* Klokov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УРСР, 9, 17: 194; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 512; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 20. – *Th. marschallianus* Willd. subsp. *stepposus* (Klokov et Des.-Shost.) Tzvelev, 1988, Фл. Хопер. заповед.: 94, comb. illeg. ≡ *Th. marschallianus* Willd. var. *stepposus* (Klokov et Des.-Shost.) Knjaz., comb. illeg. – *Th. marschallianus* auct. non Willd.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 202, р. р. – **Т. степной.**

Holotypus: «Уфимская губ., г. Мензелинск, Акташ-Урсаевский лес, 20 VI 1913, Лобик» (LE).

Европейская Россия: С. (Дв.-Печ.: окр. с. Богословский Череповец, заносное); Ц. (Волж.-Кам.: юго-восток; Волж.-Дон.: юго-восток); В. (Нижн.-Дон.: северо-восток; Заволж.; Нижн.-Волж.: север). – В каменистых степях. – Общ. расп.: степная зона юго-востока Европы и Казахстана.

Sectio *Serpyllum* (Mill.) Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 340. – Sect. *Euserpyllum* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 299, nom. illeg.

Holotypus: *Th. serpyllum* L.

Series *Praebajcalensis* Klokov, 1954, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 303.

? *Th. minusinensis* Serg. 1937, Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. 1936, 6–7: 5; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 124. – **Т. минусинский.**

Holotypus: «В Минусинской степи около озера Ши́ра на каменистом склоне гор. 7 VII 1915, Хворов» (ТК; iso – LE).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Кам.: юго-восток); В. (Заволж.: Южный Урал). – В каменистых степях, на скальных обнажениях р. Урал. – Общ. расп.: Южный Урал,

Северный Казахстан, Южная Сибирь (Князев, 2015). Вероятно нахождение на скальных обнажениях на Южном Урале в басс. р. Белой.

Series *Asiatici* Klokov, 1954, Фл. СССР, 21: 534.

7. ***Th. talijevii*** Klokov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УССР, 9, 17: 195; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 534; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 23; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 200, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 131, р. max. р. – **Т. Талиева**.

Lectotypus (Knyasev, 2015, Бот. журн. 100, 2: 131): «Prov. et distr. Orenburg, denudation ad fl. Netj, 1 VII 1915, Smirnov» (LE).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Кам.: Средний Урал, юг); В. (Заволж.: Южный Урал, Предуралье). – На каменистых склонах, осыпях и обнажениях в нижнем горном поясе. – Эндемик Среднего и Южного Урала.

Series *Euserpylla* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 294.

8. ***Th. serpyllum*** L. 1753, Sp. Pl. 2: 590; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 537, р. р. quoad pl. europ.; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 23; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 200, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 121, р. р. – **Т. ползучий**.

Lectotypus (Marhold et Mártonfi, 1998, Bot. J. Linn. Soc. 128, 3: 272): «Herb. Burser XII: 118» (UPS).

Европейская Россия: С. (Кар.-Мурм.; Дв.-Печ.); П. (Калининградская обл.); Ц. (Лад.-Ильм.; Верх.-Днепр.; Верх.-Волж.; Волж.-Кам.; Волж.-Дон., север и р-н Сызрани). – На боровых песках. – Общ. расп.: лесная зона Европы.

9. ***Th. pseudocretaceus*** Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 169. – *Th. calcareus* auct. non Klokov et Des.-Shost.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 197, р. min. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 127, р. min. р. – **Т. ложномеловой**.

Holotypus: «УССР, Сумская обл., район Глухова, склоны по Десне, мел, 1950, Д. Сакало» (KW).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: Воронежская обл., Кантемировский р-н, с. Смаглеевка; Хохольский р-н, окр. с. Костенки, Семилукский р-н, окр. с. Старая Ведуга, Нижнедевицкий р-н, окр. с. Новая Ольшанка, Петропавловский р-н, окр. с. Старая Меловая; Курская обл., окр. с. Стружень) (LE, VOR). – На обнажениях мела. – Общ. расп.: юг Среднерусской возвышенности (басс. рек Десна, Дон, Клевень, Верхний Оскол).

Series *Uralenses* Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 140.

10. ***Th. uralensis*** Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 144, s. str. – *Th. talijevi* auct. non Klokov et Des.-Shost.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 200, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 123. – **Т. уральский**.

Holotypus: «Средний Урал, около 58° с. ш., западный склон, государственный заповедник Висим, по р. Чусовой, близ д. Романовки, южный остепненный склон, рассеянно, 20 VII 1941, Н. Грюнер» (KW).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Кам.: восток); В. (Заволж.: Башкирия, Челябинская обл.). – На каменистых горных склонах в лесном и горностепном поясе. – Эндемик Среднего и Южного Урала.

Sectio *Kotschyanii* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 314.

Holotypus: *Th. kotschyanus* Boiss. et Hohen.

Series *Binervulati* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 295.

11. ***Th. binervulatus*** Klokov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УССР, 9, 17: 195; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 565; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 30; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 132. – *Th. talijevi* auct. non Klokov et Des.-Shost.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 200, р. р. – **Т. двужилковый**.

Holotypus: «Уфимская губ. и уезд, Симский завод, Жукова шишка, гора среди пруда, на скалах, 27 VI 1921, Липшиц» (LE).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Кам.: юго-восток). – Эндемик Южного Урала (горы по рекам Ай, Катав, Сим, Юрюзань).

Series *Suffruticosi* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 293.

12. ***Th. guberlinensis*** Iljin, 1920, Бот. мат. (Ленинград), 1, 5: 18; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 563; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 30; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 129. – **Т. губерлинский**.

Holotypus: «Орский у., Губерлинские горы, выходы скал у р. Губерли по пути д. Апсаламова – хут. Белошапкин, 10 VI 1917, М. М. Ильин» (LE).

Европейская Россия: В. (Заволж.: Оренбургская обл., северо-восток; Башкирия, юг; Челябинская обл., юго-запад). – На известняковых скалах. – Эндемик Южного Урала (гл. обр. Губерлинские горы).

Примечание. Вид приводится для Восточного Казахского мелкосопочника (сопка Бектау-Ата) (Клоков, 1973); по-видимому, указание относится к *Th. mugodzharcus* Klokov et Des.-Shost. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 1931, 30, 3–4: 537; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 561, р. р.; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 29. – *Th. guberlinensis* auct. non Iljin: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198, р. min. р. – эндемик Мудогжар, Западного и Восточного Казахского мелкосопочника (Клоков, 1954) и указан окр. пгт Озинки Саратовской обл. (l. c.) – бассейн р. Урал и для Оренбургской обл. (Князев, 2015).

Th. mugodzharcus отличается от *Th. guberlinensis* большей ксероморфностью и деревянистостью стволиков, малозаметным опушением на цветоносных побегах даже под соцветием и короткочерешковыми продолговато-эллиптические листьями, 5–10 мм дл. и 1.5–3 мм шир., с малозаметными точечными железками.

13. ***Th. punctulosus*** Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 132. – *Th. guberlinensis* auct. non Iljin, р. р.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198, in obs.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 130, р. max. р. – **Т. точечный**.

Holotypus: «Челябинская обл., окр. г. Кыштым, гора Егозинская, злаково-разнотравная горная степь, пл. № 5, 10 VI 1959, Н. П. Ромахина» (SVER).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Кам.: Средний Урал); В. (Заволж.: Южный Урал, Предуралье, север). – В каменистых степях, на красных мергелистых глинах, известняковых скалах. – Эндемик Среднего и Южного Урала.

14. ***Th. spryginii*** Vasjukov, 2012, Новости сист. высш. раст. 43: 144. – *Th. pilosus* Sprygin, 1986, Мат. познан. растит. Сред. Поволж. 11: 280, nom. illeg. – *Th. talijevii* Klokov et Des.-Shost. var. *spryginii* (Vasjukov) Knjaz. 2015, Бот. журн. 100, 2: 131. – **Т. Спрыгина**.

Holotypus: «Средне-Волжский край, Абдулинский р-н, с. Артамоновка, в 1 км от села, плато на вершине холма, в ассоциации с *Stipa sareptana*, 14 VII 1933, В. Иполитова» (LE).

Европейская Россия: В. (Заволж.: Оренбургская обл., северо-запад). – В каменистых степях. – Эндемик Высокого Заволжья.

15. ***Th. bashkiriensis*** Klokov et Des.-Shost. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР (1931), 30, 3–4: 533; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 562; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 29; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 129. – **Т. башкирский**.

Holotypus: «Геоботанические исследования в Стерлитамакском кантоне Башкирской республики, окр. с. Токус-Темир, обнажения песчаников на склонах гор, 12 VII 1928, С. Е. Кучеровская» (LE).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Кам.: юго-восток); В. (Заволж.: Высокое Заволжье, Южный Урал). – В каменистых степях, на красных мергелистых глинах. – Эндемик Высокого Заволжья и Южного Урала.

16. *Th. zheguliensis* Klokov et Des.-Shost. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР (1931), 30, 3–4: 547; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 561; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 30; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 129. – *Th. cimicinus* auct. non Blum ex Ledeb.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198, р. min. р. – **Т. жигулевский**.

Описан из Среднего Поволжья: «Zheguli etc.». Необходим правильный выбор лектотипа из синтипов (Turland et al., 2018), хранящихся в Гербарии Ботанического института РАН (LE).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: Жигулевские горы); В. (Заволж.: Сокольи горы в окр. Самары). – На обнажениях известняка. – Эндемик Жигулевской возвышенности. Гербарный экземпляр из окр. Хвалынска (LE), вероятно, с перепутанной этикеткой.

Sectio *Subbracteati* Klokov, 1954, Бот. мат. (Ленинград), 16: 315.

Holotypus: *Th. eupatoriensis* Klokov et Des.-Shost.

Series *Pseudocarnosuli* Klokov et Des.-Shost. 1936, Уч. зап. Харк. держ. унів. 6–7: 291.

17. *Th. didukhii* Ostapko, 1990, Укр. бот. журн. 47, 2: 92. – *Th. kondratjukii* Ostapko var. *didukhii* (Ostapko) Knyaz. 2015, Бот. журн. 100, 2: 139. – **Т. Диду́ха**.

Holotypus: «УРСР, Ворошиловградська обл., Міловський р-н, на південних схилах крейдяних відслонень на південь від с. Калмиківка, 1 VII 1987, Я. П. Дідух, В. М. Остапко» (KW).

Европейская Россия: В. (Нижн.-Дон.: Волгоградская обл., окр. ст. Сиротинская). – На обнажениях мела. – Эндемик Донецкого края и юга Среднерусской возвышенности.

18. *Th. kelleri* Т. Попов, 1931, Юб. сборн. Келлера: 8–9. – *Th. kozo-poljanskii* Golitsin ex Borisova, 1964, Фл. средн. полосы европ. части СССР, 5: 133, nom. nud. – *Th. tscherhjajevii* auct. non Klokov et Des.-Shost., р. min. р.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 203; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 138. – **Т. Келлера**.

Neotypus (Агафонов, Васюков, 2019, Бот. журн. 104: 786): «Заповедник Галичья гора Водопьяновск. р-на Воронежск. обл., ю.в. каменистый склон с остатками степной растительности, 29 VI 1938, С. В. Голицын» (LE; iso – PVB, VOR).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: Белгородская обл., окр. г. Грайворон; Воронежская обл., окр. г. Воронеж, г. Лиски, с. Подгорное; Липецкая обл., заповедник «Галичья гора»). – На каменистых склонах и задернованных песках. – Эндемик басс. Среднего Дона.

19. *Th. calcareus* Klokov et Des.-Shost. 1927, Тр. Сільск.-Госп. Ком. Укр. (Бот.), 1, 3: 129; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 575; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 32; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 197, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 127, р. р. – **Т. известковый**.

Neotypus (Крицька, 2014, Укр. бот. журн. 71, 3: 302): «Сталінська обл., Старобешівський р., с. Роздольне (колишня Стара Каракуба). Вапнякові відслонення, 1931, Ю. Клеопов» (KW).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: юг, нижнее течение притоков Дона – Битюг, Воргол, Тихая Сосна); В. (Нижн.-Дон.: правобережье Дона, нижнее течение Медведицы, по Донцу, Миусу). – На обнажениях известняка. – Общ. расп.: приазовско-донские степи, гл. обр. юг Среднерусской возвышенности, восток и юг Донецкого края, север Приазовской возвышенности.

20. *Th. kondratjukii* Ostapko, 1987, Укр. бот. журн. 44, 2: 47; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 139, р. р. – **Т. Кондратю́ка**.

Holotypus: «УРСР, Ворошиловградська обл., Міловський р-н, схили Кредяного яру поблизу заповідника «Стрільцівський степ», відслонення крейди, 20 VII 1974, В. М. Остапко» (KW).

Европейская Россия: В. (Нижн.-Дон.: Волгоградская обл., по Хопру; Ростовская обл.). – На обнажениях мела. – Эндемик Донецкого края и юга Среднерусской возвышенности.

21. *Th. cretaceus* Klokov et Des.-Shost. 1927, Тр. Сільск.-Госп. Ком. Укр. (Бот.), 1, 3: 127; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 576; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 32. – *Th. calcareus* auct. non

Klokov et Des.-Shost.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 197, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 127, р. р. – **Т. меловой**.

Holotypus: «№ 4016, distr. Isjum, Пришиб, мел, 25 VI 1914, S. Schirjajeff» (KW).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: юг, басс. Дона); В. (Нижн.-Дон.: северная половина, по рекам Голубой, Дону, Хопру, Иловле на север до Камышина). – На обнажениях мела. – Общ. расп.: приазовско-донские степи до Волги, гл. обр. юг Среднерусской и Приволжской возвышенности (басс. Дона), север Донецкого кряжа.

22. ***Th. dubjanskyi*** Klokov et Des.-Shost. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР (1931), 30, 3–4: 545; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 577; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 32; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 128, р. р. — *Th. cimicinus* auct. non Blum ex Ledeb.: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198, р. р. – **Т. Дубянского**.

Описан из Среднего Поволжья: «Ульяновская губ. и Саратовская до г. Вольска». Необходим правильный выбор лектотипа из синтипов (Turland et al., 2018), хранящихся в Гербарии Ботанического института РАН (LE).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: среднее течение Волги, Свияги и Суры – Респ. Мордовия, Самарская, Саратовская, Ульяновская обл.). – На обнажениях мела. – Эндемик Среднего Поволжья.

Series *Odoratissimi* Klokov, 1954, Фл. СССР, 21: 581.

23. ***Th. pallasianus*** Heinr. Braun, 1892, Oesterr. Bot. Zeitscher. 42: 337; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 558; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 34; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 194, р. max. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 125, р. max. р. – *Th. odoratissimus* M. Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3: 405, non Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8, n° 9. – *Th. brachyodon* Borbas, 1890, Math. Term. Közlem. 24: 98, monstros. – *Th. zygis* Pall. 1795, Nova Acta Acad. Scien. Imper. Petrop. 10: 313, nom. nud. – **Т. Палласа**.

Описан из низовьев Волги и окр. г. Николаева: «in siccissimis ad Wolgam inferiorem, praesertim in arena mobile fluminis vicina, nec non in arenosis ad Hypanin circa Nicolaef reperiuntur».

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: южная половина); В. (Нижн.-Дон.; Заволж.: юго-запад; Нижн.-Волж.: север). – По песчаным террасам рек, в песчаных степях. – Общ. расп.: степная зона Восточной Европы, от Южного Буга на западе до левобережья Волги на востоке, нижнего течения Кубани и Терека на юге.

Примечание. Н. Браун (1892), публикуя новое название *Th. pallasianus* Heinr. Braun вместо позднего омонима *Th. odoratissimus* M. Bieb. 1819, перечислил в качестве первоначального материала три образца из гербария Вильденова в папке “*Thymus marschallianus*” N 11.029 B-W: n°3, n°4 и n°5. По мнению Князева (Князев, 2015), образец n°5 (B-W11029-05 0) был бы наиболее “корректен” в качестве лектотипа *Th. pallasianus*. Мы считаем, что типификацию этого названия следует провести после тщательного поиска первоначального материала в других Гербариях.

Series *Eremitae* Klokov, 1954, Фл. СССР, 21: 585.

24. ***Th. lanulosus*** Klokov et Des.-Shost. 1936, Журн. Инст. бот. АН УССР, 9, 17: 195; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 585; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 34. – *Th. kirgisorum* auct. non Dubyansky: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 197, р. р. – *Th. eltonicus* Klokov et Des.-Shost. var. *lanulosus* (Klokov et Des.-Shost.) Knjaz. 2015, Бот. журн. 100, 2: 127, р. р. – **Т. шерстистый**.

Holotypus: «Уральская губ. и уезд, Чижинская вол., нижн. часть склона Сырта, 23 VI 1925, Шмидт» (LE).

Европейская Россия: В. (Нижн.-Дон.: окр. Волгограда; Заволж.: юг Общего Сырта; Нижн.-Волж.: север). – В сухих степях, на каменистых склонах. – Общ. расп.: юг степной зоны от Предволжья до Западного Казахстана (юг Приволжской возвышенности, юг Общего Сырта).

25. *Th. cimicinus* Blum ex Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 348; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198, р. min. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 128. – *Th. kirgisorum* Dubyansky var. *creticola* Klokov et Des.-Shost. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 1931, 30, 3–4: 541. – *Th. creticola* (Klokov et Des.-Shost.) Stankov, 1949, в Станков и Талиев, Опред. высш. раст. европ. части СССР: 522. – **Т. клоповый.**

Описан из Нижнего Поволжья: «пр. Astrachan. Dr. Eichenwald», вероятно, окр. г. Волгоград. Необходим правильный выбор лектотипа из синтипов (Turland et al., 2018), хранящихся в Гербарии Ботанического института РАН (LE).

Европейская Россия: В. (Нижн.-Дон., северо-восток: окр. г. Волгоград, с. Захаровка, хут. Щепкин, с. Каменный Брод, с. Чухонастовка, хут. Буров). – На обнажениях мела. – Общ. расп.: юг Приволжской возвышенности и Западный Казахстан (меловые обнажения в бассейне р. Эмба).

Примечание. Запись на этикетке типового образца неточна, поскольку в дельте Волги нет подходящих условий для петрофитных видов *Thymus* (Князев, 2015 и др.). Мы принимаем *Th. cimicinus* в понимании объема вида М.С. Князевым (l. c.).

26. *Th. cosacorum* Klokov, 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 111. – *Th. kirgisorum* auct. non Dubyansky: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 197, р. min. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 127, р. min. р. – **Т. казацкий.**

Holotypus: «Северо-Кавказский край, Сальский округ, Сальско-Донской водораздел, в 5–7 км к северо-западу от стан. Дубовской, по склону балки в злаково-разнотравной степи, 5 VII 1927, С. Г. Горшкова» (LE).

Европейская Россия: В. (Ниж.-Дон.: Сальско-Донской водораздел). – В степях. – Эндемик Нижнего Дона.

27. *Th. kirgisorum* Dubyansky, 1913, in O. et B. Fedtsch. Consp. Fl. Turkest. 5: 128; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 585, р. max. р.; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 35; Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 197, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 127, р. max. р. – **Т. киргизский.**

Lectotypus (Клоков, Шостенко, 1938, Уч. зап. Харківського держ. ун-ту.: 142): «Уральская обл., Темир. у. Возвышенности между р. Эмбой и балкой Астоу-Салды, на твердом песке близ водомоины, 18 VI 1904, В. Дубянский» (LE).

Европейская Россия: В. (Заволж.: юг; Нижн.-Волж.). – На глинистых, каменистых и песчано-каменистых склонах, в степях. – Общ. расп.: степная и север пустынной зоны Нижнего Поволжья и Западного Казахстана.

Примечание. Для южных отрогов Общего Сырта (Клоков, 1973) приводится близкий таксон – *Th. kasakstanicus* Klokov et Des.-Shost. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР (1931), 30, 3–4: 539; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 586, р. р.; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 35. Вид севера пустынной зоны Западного Казахстана: Мугоджарские горы, горы Улутау.

28. *Th. eltonicus* Klokov et Des.-Shost. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР (1931), 30, 3–4: 543; Клоков, 1954, Фл. СССР, 21: 587; id. 1973, Расообр. в роде *Thymus*: 35. – *Th. kirgisorum* auct. non Dubyansky: Меницкий, 1978, Фл. европ. части СССР, 3: 198, р. р.; Князев, 2015, Бот. журн. 100, 2: 127, р. р. – **Т. эльтонский.**

Lectotypus (Nachychko, Gamulya et Sosnovsky, 2019, Phytotaxa, 409, 2: 74): «Окр. Сарепты, Becker» (CWU).

Европейская Россия: В. (Нижн.-Дон.: окр. г. Волгоград; Заволж.: окр. г. Красный Кут; Нижн.-Дон.: гора Богдо, окр. оз. Баскунчак, Эльтон и др.). – На глинистой почве по склонам балок. – Общ. расп.: юг степной и север пустынной зоны между Нижней Волги и р. Эмбой.

Sectio *Margidromi* Knjasev, 2015, Бот. журн. 100, 2: 136.

Holotypus: *Th. oblongifolius* Opiz

29. *Th. × goginae* Vasjukov, 2016, Новости сист. высш. раст. 47: 108. – **Т. Гогиной.**

Holotypus: «На границе Московской и Тульской областей, долина р. Скниги между станцией Приокская и платформой 107 км, луга на левобережье р. Скниги, 15 VII 1980, Ю. Алексеев» (MW).

Европейская Россия: Ц. (Верх.-Волж.: юг; Верх.-Днепр.: юг; Волж.-Дон.: север). – На луговых склонах, лесных полянах и опушках. – Общ. расп.: юг лесной зоны Восточной Европы: бассейны верхних и средних течений рек Волги (включая бассейн реки Оки) и Днепра в пределах западной и центральной частей средней полосы Европейской России, восточной части Белоруссии и северной части Украины.

Примечание. *Th. × goginae* – гибридогенный вид, происходящий в результате интрогрессивной гибридизации в зоне контакта между разными филогенетическими линиями *Thymus*: лесного *Th. chamaedrys* [incl. *Th. ucrainicus*] и степного *Th. marschallianus*. Ранее в Европейской России *Th. × goginae* приводился под названием *Th. loevyanus* Opiz, 1825, Natural. no. 9: 105, «Lövyanus» (Гогина, 1990; Казакова, Майоров, 2014), описанного из Чехии [«Pragae. Lövy. Opiz Auth. Herb. no. 23», lectotypus (Jalas, 1971, Bot. J. Linn. Soc. 64: 260): «Pragae, Lövy» (PR type coll. 144030)].

Th. loevyanus достоверно неизвестен в России; ближайшие местонахождения – на западе Украины и в Молдове (Клоков, 1954, 1973; Князев, 2015). Многие исследователи (Pawłowski, 1967; Jalas, 1972; Князев, 2015 и др.) *Th. loevyanus* считают синоним *Th. glabrescens* Willd. 1811, Berlin. Baumz., ed. 2: 507. Последний вид описан с территории бот. сада в г. Берлине на основе материала из Венгрии («Wächst in Ungarn»), neotypus (P. Schmidt, 1973, Feddes Repert. 83: 667): «Hort. bot. Berol.» (HAL 14128).

30. *Th. × tzvelevii* Vasjukov, 2015, Новости сист. высш. раст. 46: 186. – Т. Цвелева.

Holotypus: «Саратовская обл., близ г. Вольска, степные склоны, 6 VII 1968, Ю. Меницкий» (LE; iso – PVB).

Европейская Россия: Ц. (Волж.-Дон.: юго-восток). – На обнажениях мела. – Эндемик юга Среднего и севера Нижнего Предволжья. – Гибридогенный вид, происходящий от гибридизации *Th. dubjanskyi* и *Th. marschallianus*.

Примечание. В культуре вероятно нахождение *Th. vulgaris* L. 1753, Sp. Pl. 2: 591. – Т. обыкновенного (sectio *Thymus*), происходящего с северо-запада Средиземноморья. Генеративные и вегетативные побеги прямостоячие или восходящие, 10–40 см выс., красноватые, равномерно коротко волосистые. Листья линейные до яйцевидно-ланцетных, 3.5–6.5(10) мм дл. и 1–3 мм шир., снизу паутинисто опушенные, с коротким черешком. Соцветие прерывистое; зубцы верхней губы чашечки без ресничек.

В роде *Thymus* широко распространен гибридогенез с образованием плодущих и расщепляющихся гибридов даже между видами разных секций, но обычно не приводящий к формированию устойчивых апогамных форм.

Ключ определения видов рода *Thymus* L. лесостепной и степной зон Европейской России (в пределах бассейнов Волги и Дона)

1. Генеративные побеги остро четырехгранные, коротко волосистые только по 4 (иногда 2) ребрам, восходящие или прямостоячие, 10–35 см выс. Стволики короткие, заканчивающиеся генеративным побегом. Листья яйцевидные или широко эллиптические, 7–20 мм дл. и 2.5–13 мм шир., с коротким черешком, с обеих сторон голые. Соцветие продолговато-головчатое или прерывистое из нескольких б. м. расставленных мутовок. Чашечка во время цветения 2.5–3.5 мм дл.; зубцы верхней губы по краям реснитчатые ...1. *Th. chamaedrys*.
- + Генеративные побеги цилиндрические или туповато четырехгранные, по всей поверхности б. м. волосистые ...2.
- ++ Генеративные побеги ясно четырехгранные, по всей поверхности коротко волосистые, 5–30 см выс. Стволики короткие, заканчивающиеся генеративным побегом. Листья овально-эллиптические, 16–18 мм дл. и 5–7 мм шир., с обеих сторон голые. Чашечка во время

- цветения 3–3.2 мм дл. Соцветие удлиненное, иногда прерывистое (секция *Margidromi*) ...29. *Th. × goginae*.
2. Соцветия во время цветения удлиненные, цилиндрические, обычно б. м. прерывистые, с несколькими раздвинутыми мутовками. Стебли под соцветием опушены длинными оттопыренными волосками. Зубцы верхней губы чашечки по краю реснитчатые (секция *Verticillati*) ...3.
- + Соцветия головчатые, редко на некоторых побегах с 1–2 обедненными дополнительными мутовками. Стебли под соцветием опушены вниз прижатыми короткими, реже оттопыренными недлинными волосками. Зубцы верхней губы чашечки по краю голые или б. м. реснитчатые ...7.
- ++ Соцветия во время цветения прерывистые, с 1–3 отодвинутыми нижними мутовками, 1.5–5 см дл. Стебли под соцветием опушены полуоттопыренными недлинными волосками. Стволики 2–10 см дл., заканчивающиеся генеративным побегом. Генеративные побеги 5–12 см выс. Листья линейно-продолговатые 5–15 мм дл., 1.5–3(4) мм шир., почти сидячие, с обеих сторон голые. Чашечка во время цветения 2–3.5 мм дл., зубцы верхней губы по краю реснитчатые (секция *Margidromi*) ... 30. *Th. × tzvelevii*.
3. Растения с ползучими, лежащими или косо восходящими вегетативными побегами. Все листья с хорошо развитым черешком, с обеих сторон голые. Чашечка во время цветения 3–5 мм дл. ... 4.
- + Растения с восходящими или почти прямостоячими вегетативными и генеративными побегами. Все листья сидячие, с обеих сторон голые или б. м. волосистые. Чашечка во время цветения 2.25–3.5 мм дл. ...5.
4. Нижние стеблевые листья резко отличные по форме от верхних, с длинным черешком, почти равным широко-эллиптической пластинке (гетерофиллия). Листья продолговато-эллиптические, 9–23 мм дл. и 2–5(6) мм шир. Генеративные побеги 6–22 см выс., до основания опушены длинными оттопыренными волосками. Чашечка во время цветения 3–3.5 мм дл. Растение песков ...3. *Th. tscherhajezii*.
- + Нижние стеблевые листья мало отличаются по форме от верхних, все листья с короткими черешками. Листья линейно-эллиптические, 9–28 мм дл. и 1–4(5) мм шир. Генеративные ветви 5–23 см выс., в нижней половине покрыты вниз отогнутыми волосками. Чашечка во время цветения (3)3.5–5 мм дл. ...2. *Th. dimorphus*.
5. Листья с обеих сторон густо длинно волосистые. Листья продолговато-эллиптические, 8–17 мм дл. и 1.5–6 мм шир. Генеративные побеги 5–15 см выс., до основания покрыты длинными оттопыренными волосками ...4. *Th. pseudopannonicus*.
- + Листья с обеих сторон голые ...6.
6. Листья продолговато-эллиптические, 12–30 мм дл. и 2.5–5(7.5) мм шир., с мелкими и слабо заметными точечными железками. Генеративные побеги 12–37 см выс. ...5. *Th. marschallianus*.
- + Листья почти линейные, 8–16 мм дл. и 1.2–2(2.5) мм шир., с более крупными и хорошо заметными точечными железками. Генеративные побеги 6–16 см выс. ...6. *Th. stepposus*.
- 7(2). Деревянистые стволики б. м. восходящие и сильно разветвленные (кустистые растения), заканчивающиеся генеративным (или реже вегетативным побегом – репентная раса *Th. zheguliensis*), без стелющихся вегетативных побегов. Генеративные и прямостоячие короткие вегетативные побеги отходят б. ч. от разветвлений стволиков (секция *Kotschyani*) ... 8.
- + Деревянистые стволики ползучие (растения не кустистые), заканчивающиеся стелющимся генеративным или вегетативным побегом. Генеративные побеги отходят непосредственно от стволиков ...13.
8. Листья широко эллиптические, с обеих сторон голые, 8–9 мм дл. и 3–5 мм шир.; жилкование псевдомаргинатное, боковые жилки в числе 2 пар, из них нижняя проходит почти по самому краю листовой пластинки и сливается с верхней парой, окаймляющей верхушку. Чашечка во время цветения 3.25–4 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с ресничками. Генеративные побеги до 8 см выс. Растение Южного Урала ... 11. *Th. binervulatus*.

- + Жилкование листьев камптодромное, обычное ... 9.
- 9. Листья с обеих сторон длинно волосистые и по краю выше середины реснитчатые, б. ч. эллиптические, 6–8.5 мм дл. и 3–4 мм шир. Генеративные побеги 5–12 см выс. Чашечка во время цветения 4–5 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с ресничками. Растение Высокого Заволжья... 14. *Th. spryginii*.
- + Листья с обеих сторон голые, редко рассеянно волосистые, по краю не выше середины реснитчатые. Зубцы верхней губы чашечки по краю с мелкими щетинками, без ресничек ...10.
- 10. Листья линейно-лопатчатые до продолговато-эллиптических, 5.5–7.5(9) мм дл. и около 1–2 мм шир. Чашечка во время цветения около 3.5 мм дл. Генеративные побеги 2–7 см выс. Растение Высокого Заволжья и Южного Урала ...15. *Th. bashkiriensis*.
- + Листья эллиптические до яйцевидных, 2–5 мм шир. Чашечка во время цветения 3.5–5 мм дл. ...11.
- 11. Генеративные побеги 10–15 см выс. Листья 7–15 мм дл. и 2.5–5 мм шир., с б. м. длинным черешком, тонкие. Соцветие рыхловатое; цветоножки немного короче или длиннее чашечки. Чашечка во время цветения 4–5 мм дл. Растение Жигулевской возвышенности ... 16. *Th. zheguliensis*.
- + Генеративные ветви до 10 см выс. Листья до 10 мм дл., кожистые. Соцветие плотное; цветоножки значительно короче чашечки...12.
- 12. Листья 6–10 мм дл. и 3–4 мм шир. Стволики более одревесневающие и толстые. Генеративные побеги 4–7 см выс. Чашечка во время цветения 3.5–4 мм дл. Растение Южного Урала ...12. *Th. guberlinensis*.
- + Листья 4.5–10 мм дл. и 2–5.3 мм шир. Генеративные побеги 2–10 см выс. Чашечка во время цветения 4–4.5 мм дл. Растение Среднего и Южного Урала ...13. *Th. punctulosus*.
- 13(7). Стволики заканчиваются вегетативным побегом, редко (*Th. minussinensis*) генеративным побегом, но тогда листья небольшие и узкие; боковые, отходящие от стволиков, стелющиеся вегетативные побеги не развиты. Листья б. ч. эллиптические, черешковые, на поверхности голые (секция *Serpyllum*) ...14.
- + Стволики заканчиваются генеративным побегом или реже вегетативным, стелющиеся вегетативные побеги боковые. Листья от линейных до продолговато-эллиптических, сидячие или черешковые, на поверхности голые или б. м. волосистые (секция *Subbracteati*) ...18.
- 14. Стволики заканчиваются приподнимающимся генеративным побегом. Листья б. ч. узко продолговато-эллиптические, 4–7 мм дл. и 0.75–1.75(2) мм шир. Чашечка во время цветения 3.5–4 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с немногочисленными короткими ресничками. Генеративные побеги 2–5 см выс. Растение Южного Урала ... *Th. minussinensis*.
- + Стволики заканчиваются приподнимающимся вегетативным лежачим побегом ...15.
- 15. Листья с коротким или малозаметным черешком, даже у нижних стеблевых не превышающим половину длины пластинки ...16.
- + Листья с хорошо развитым черешком, у нижних стеблевых превышающим половину длины или равным по длине пластинке. Зубцы верхней губы чашечки по краю с ресничками. Растения Урала ... 17.
- 16. Зубцы верхней губы чашечки по краю с ресничками, хотя бы немногочисленными. Чашечка во время цветения 3.5–4 мм дл. Листья обратноланцетные до эллиптических, 4–11 мм дл. и 1.5–3.5 мм шир. Генеративные побеги 2–13 см выс. Растение лесной зоны Европы ...8. *Th. serpyllum*.
- + Зубцы верхней губы чашечки по краю без ресничек. Чашечка во время цветения 3.5–4.5 мм дл. Листья продолговато-эллиптические до яйцевидных, 4.5–11 мм дл. и 1.2–4.5 мм шир. Генеративные побеги 2.5–9 см выс. Растение обнажений мела Среднерусской возвышенности ...9. *Th. pseudocretaceus*.

17. Листья б. ч. широко эллиптические, 6–15 мм дл. и 3–5 мм шир. Чашечка во время цветения 4.25–4.5 мм дл. Генеративные побеги 8–15 см выс. Растение Южного Урала и Предуралья ...7. *Th. talijevii*.
- + Листья более мелкие, продолговато-эллиптические, реже частью несколько яйцевидные, до 10 мм дл. и 3 мм шир. Чашечка во время цветения 4–4.5 мм дл. Генеративные побеги 2.5–10 см выс. Растение Среднего и Южного Урала ...10. *Th. uralensis*.
- 18(13). Листья узколинейно-лопатчатые, с наибольшей шириной у верхушки, 6–16 мм дл. и 0.5–2 мм шир., сидячие, по краю до середины и выше реснитчатые, на поверхности голые. Чашечка во время цветения 3.5–4 мм дл.; зубцы верхней губы по краю без ресничек. Генеративные побеги 5–20 см выс. Растение песков юго-востока Европы ...23. *Th. pallasianus*.
- + Листья продолговато-эллиптические до почти линейных, с наибольшей шириной около середины. Растения других местообитаний ...19.
19. Листья с обеих сторон волосистые. Чашечка во время цветения 3–3.5 мм дл.; зубцы верхней губы по краю с ресничками ...20.
- + Листья на поверхности голые ...22.
20. Листья 8–13 мм дл. и 1–2 мм шир., сидячие. Все растение беловатойлочное, густо волосистое. Венчик бледно-лиловый. Генеративные побеги 2–8 см выс. Растение сухих степей Нижней Волги ...24. *Th. lanulosus*.
- + Все растение менее густо волосистое. Листья с хорошо развитым черешком. Венчик розовый. Растения каменистых степей и обнажений мела бассейна Дона ...21.
21. Листья 5–7 мм дл. и 0.8–1.2 мм шир. Генеративные побеги 3–5 см выс. Бассейн Нижнего Дона ...17. *Th. didukhii*.
- + Листья 10–15(23) мм дл. и 0.5–2(4) мм шир. Генеративные побеги 5–10 см выс. Бассейн Среднего Дона ...18. *Th. kelleri*.
- 22(18). Зубцы верхней губы чашечки по краю с ресничками ...23.
- + Зубцы верхней губы чашечки по краю без ресничек (иногда с мелкими щетинками) ...24.
23. Листья 3–5(10) мм дл. и 1.2–2 мм шир., кожистые, с коротким черешком. Чашечка во время цветения 3–3.5 мм дл. Генеративные побеги (3)10–15 см выс. Растение обнажений мела Нижней Волги ...25. *Th. cimicinus*.
- + Листья 6–15 мм дл. и 1–2 мм шир., не кожистые, с хорошо развитым черешком (самые нижние с черешком равным длине пластинки). Чашечка во время цветения около 4 мм дл. Генеративные побеги 3–15 см выс. Растение обнажений мела бассейна Дона ...20. *Th. kondratjukii*.
24. Листья сидячие (на генеративных побегах) или почти сидячие (на вегетативных побегах) ...25.
- + Все листья с коротким, но хорошо развитым черешком ...27.
25. Листья 3.5–9 мм дл. и 1.2–2.2 мм шир., с хорошо заметными точечными железками и выдающимися снизу жилками. Чашечка во время цветения 4–5 мм дл. Генеративные побеги около 2–3 см выс. Растение степей Сальско-Донского водораздела ...26. *Th. cosacorum*.
- + Листья 8–18 мм дл., с мало заметными точечными железками и нерезко выдающимися снизу жилками. Чашечка во время цветения 3.5–4 мм дл. Растения сухих степей Западного Казахстана и Заволжья ...26.
26. Генеративные побеги 3–17 см выс. Стволики длинные. Листья 8–18 мм дл. и (1.5)2–3.5 мм шир., желтовато-зеленые ...27. *Th. kirgisorum*.
- + Генеративные побеги 4–7 см выс. Стволики довольно короткие. Листья 8–15 мм дл. и 1–2 мм шир., зеленые ...*Th. kasakstanicus*.
- 27(24). Листья 9–20 мм дл. и 2–5(6) мм шир. Чашечка во время цветения 4–4.5 мм дл. Генеративные побеги 6–15 см выс. ...28. *Th. eltonicus*.
- + Листья значительно мельче. Генеративные побеги до 12 см выс. ...28.

28. Листья 7–12 мм дл. и 2–3(4) мм шир., по краю в нижней половине реснитчатые. Чашечка 4–4.5 мм дл. Генеративные ветви 2.5–11 см выс. Растение обнажений мела бассейна Средней Волги ...22. *Th. dubjanskyi*.
 + Листья 1–2(2.5) мм шир., по краю только у основания реснитчатые. Чашечка 3.25–4 мм дл. ...29.
29. Листья продолговато-эллиптические или эллиптические, довольно мелкие, 5–10 мм дл. и 1–2(2.25) мм шир. с мелкими и слабо заметными точечными железками. Генеративные побеги 2–10 см выс. Растение обнажений мела бассейна Дона ...21. *Th. cretaceus*.
 + Листья продолговато- или ланцетно-эллиптические, 8–15 мм дл. и 1–2(2.5) мм шир. с более крупными и хорошо заметными точечными железками. Генеративные ветви 3–14 см выс. Растение обнажений известняка бассейна Дона и Приазовья ...19. *Th. calcareus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в лесостепной и степной зон Европейской России (в пределах бассейнов Волги и Дона) произрастает 30 видов рода *Thymus* L. (Lamiaceae): sectio *Goniorthymus* – *Th. chamaedrys*; sectio *Verticillati* – *Th. dimorphus*, *Th. marschallianus*, *Th. pseudopannonicus*, *Th. stepposus*, *Th. tscherhajevii*; sectio *Serpyllum* – *Th. pseudocretaceus*, *Th. serpyllum*, *Th. taliievii*, *Th. uralensis*; sectio *Kotschyani* – *Th. bashkiriensis*, *Th. binervulatus*, *Th. guberlinensis*, *Th. punctulosus*, *Th. spryginii*, *Th. zheguliensis*; sectio *Subbracteati* – *Th. calcareus*, *Th. ciminus* s. str., *Th. cosacorum*, *Th. cretaceus*, *Th. didukhii*, *Th. dubjanskyi*, *Th. eltonicus*, *Th. kelleri*, *Th. kirgisorum*, *Th. kondratjukii*, *Th. lanulosus*, *Th. pallasianus*; sectio *Margidromi* – *Th. goginae*, *Th. tzvelevii*.

Благодарности. Автор благодарен и искренне признателен Н. Н. Цвелеву, В. А. Агафонову, Ю. Г. Гамуле, М. С. Князеву, В. М. Остапко, В. А. Начичко, С. В. Саксонову, И. В. Соколовой, А. П. Сухорукову, И. В. Татанову за ценные консультации и А. В. Ене, С. П. Иванову за рецензирование статьи.

Список литературы

- Агафонов В. А., Васюков В. М. О роде *Thymus* L. (Lamiaceae) во флоре бассейна Среднего Дона // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 5. – С. 781–791.
- Васюков В. М. О крымских тимьянах (*Thymus* L., Lamiaceae) // Новости систематики высших растений. – 2014. – Т. 45. – С. 110–121.
- Васюков В. М. Конспект рода *Thymus* (Lamiaceae) севера Сибири // Ботанический журнал. – 2016. – Т. 101, № 10. – С. 1240–1253.
- Гогина Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. – М.: Наука, 1990. – 208 с.
- Доронькин В. М. Род Тимьян, Богородская трава – *Thymus* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1997. – Т. 11. – С. 205–220.
- Казакова М. В., Майоров С. Р. *Thymus* L. – Тимьян, Чабрец // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2014. – С. 426–427.
- Клоков М. В. Расообразование в роде тимьянов – *Thymus* L. на территории Советского Союза. – Киев: Наукова думка, 1973. – 190 с.
- Клоков М. В. Род Тимьян – *Thymus* L. // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – С. 470–590.
- Клоков М. В., Десятова-Шостенко Н. А. Чебрецы Европейской части СССР // Учені записки Харківського державного університету. 1938. – № 14. – С. 107–154.
- Князев М. С. Обзор видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Восточной Европе и на Урале // Ботанический журнал. – 2015. – Т. 100, № 2. – С. 114–141.
- Крицька Л. І. Типіфікація видів судинних рослин, описаних із України: родина Lamiaceae (рід *Thymus*) // Український ботанічний журнал. – 2014. – Т. 71, № 3. – С. 301–307.
- Меницкий Ю. Л. Обзор видов рода *Thymus* L. (Lamiaceae) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. – 1986. – Т. 23. – С. 117–142.
- Меницкий Ю. Л. Род Тимьян – *Thymus* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. – Т. 3. – С. 191–204.
- Пробатова Н. С. Род Тимьян, Чабрец, Богородская трава – *Thymus* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Т. 7. – СПб., 1995. – С. 354–368.
- Флора европейской части СССР / [Отв. ред. Ан. А. Федоров]. – Л.: Наука, Лен. отд., 1974. – Т. 1. – 404 с.

- Bartolucci F., Peruzzi L., Passalacqua N. Taxonomic notes and typification of names within the genus *Thymus* L. (Lamiaceae) // *Taxon*. – 2013. – Vol. 62. – P. 1308–1314.
- Braun H. Ueber einige kritische Pflanzen der Flora von Niederösterreich // *Österreichische Botanische Zeitschrift*. – 1892. – Vol. 42. – P. 334–338.
- Britton N. L., Brown H. A. An illustrated flora of the Northern United States, Canada and British possessions from Newfoundland to the parallel of the southern boundary of Virginia, and from the Atlantic Ocean westward to the 102 meridian. – New York, 1913. – 637 p.
- Jalas J. *Thymus* L. // *Flora Europaea*. Vol. 3. – Cambridge University Press, 1972. – P. 172–182.
- Marhold K., Mártonfi P. Typification of the name *Thymus serpyllum* L. (Lamiaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 1998. – Vol. 128. – P. 271–276.
- Nachychko V. O., Gamulya Yu. G., Sosnovsky Ye. V. Typification of four names in *Thymus* (Lamiaceae) based on material from the Herbarium of V. N. Karazin Kharkiv National University (CWU) // *Phytotaxa*. – 2019. – Vol. 409, N 2. – P. 71–82.
- Pawłowski B. 1967. *Thymus* L. // *Flora Polska*. – Vol. 11. – P. 167–210.
- Ronniger K. Bestimmungstabelle für die *Thymus*-Arten des Deutsches Reiches // *Deutsche Heilpflanze*. – 1944. – Vol. 10, N 5 [Heilpflanzen-Schriftenreihe 18]. P. 1–24.
- Schmidt P. Übersicht über die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Thymus* L. // *Feddes Repertorium*. – 1973. – Vol. 83, N 9–10. – P. 663–671.
- Turland N. J., Wiersema J. H., Barrie F. R., Greuter W., Hawksworth D. L., Herendeen P. S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T. W., McNeill J., Monro A. M., Prado J., Price M. J., Smith G. F. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. [Regnum Vegetabile 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, 2018. – 254 p.

Vasjukov V. M. A review of the genus *Thymus* (Lamiaceae) of forest-steppe and steppe zones of European Russia // *Ekosistemy*. 2019. Iss. 20. P. 38–51.

For the forest-steppe and steppe zones of European Russia (within the basins of the Volga and the Don), author gives a synopsis of the 30 species of the genus *Thymus* L. (Lamiaceae) and the key to those taxa: sectio *Goniothymus* – *Th. chamaedrys*; sectio *Verticillati* – *Th. dimorphus*, *Th. marschallianus*, *Th. pseudopannonicus*, *Th. stepposus*, *Th. tscherhajevevii*; sectio *Serpyllum* – *Th. pseudocretaceus*, *Th. serpyllum*, *Th. talijevii*, *Th. uralensis*; sectio *Kotschyani* – *Th. bashkiriensis*, *Th. binervulatus*, *Th. guberlinensis*, *Th. punctulosus*, *Th. spryginii*, *Th. zheguliensis*; sectio *Subbracteati* – *Th. calcareus*, *Th. cimicinus* s. str., *Th. cosacorum*, *Th. cretaceus*, *Th. didukhii*, *Th. dubjanskyi*, *Th. eltonicus*, *Th. kelleri*, *Th. kirgisorum*, *Th. kondratjukii*, *Th. lanulosus*, *Th. pallasianus*; sectio *Margidromi* – *Th. × goginae*, *Th. × tzvelevii*. The neotype of *Th. chamaedrys* is designated.

Key words: *Thymus*, Lamiaceae. European Russia, forest-steppe zone, steppe zone.

Поступила в редакцию 01.07.2019

УДК 581.524.12

Влияние *Juncus soranthus* Schrenk на численность и жизненность *Salicornia perennans* Willd. в галофитных сообществах Северо-Западного Крыма

Котов С. Ф.

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

В сообществах галофитов, в Северо-Западном Крыму, изучали влияние *Juncus soranthus* на *Salicornia perennans* на ленточных трансектах, ориентированных по основным сторонам света. Трансекты были поделены на учетные площадки размером 5×5 см. При подсчете числа особей *S. perennans* на учетных площадках отмечено увеличение численности особей *S. perennans* по мере удаленности площадок от *J. soranthus*. Анализ эмпирических линий регрессии численности *S. perennans* по градиенту удаленности показал, что увеличение численности *S. perennans* происходит вплоть до расстояния в 30–40 см от *J. soranthus*. С увеличением расстояния от *J. soranthus* улучшается жизненность *S. perennans*: отмечается достоверный рост средней высоты растений ($P < 0,05$) вплоть до расстояния в 30–40 см от *J. soranthus*, количество боковых побегов *S. perennans* также увеличивается (с 0–1 на расстоянии в 5 см от *J. soranthus*, до 4–5 на расстоянии в 30–40 см). Общий тренд в изменении показателей численности и жизненности *S. perennans* с расстоянием от *J. soranthus* не зависит от ориентации трансект по сторонам света. Анализ динамики показателей численности и жизненности предполагает наличие межвидовой конкуренции в исследованных сообществах. *J. soranthus* путем конкурентного воздействия снижает численность и показатели жизненности *S. perennans* в пределах зоны изъятия ресурса (фитогенного поля). Зона изъятия ресурса *J. soranthus* носит концентрический характер с радиусом в 30–40 см. В силу особенностей архитектуры надземных побегов *J. soranthus* и *S. perennans* следует предположить наличие в сообществе межвидовой конкуренции за элементы подземного питания. Корневая система *J. soranthus* охватывает пространство радиусом 12–14 см от центра растения. Большие, по сравнению с распространением корневой системы *J. soranthus*, размеры зоны изъятия ресурса объясняются утратой мелких корней при раскопке корневой системы *J. soranthus* и предположительным увеличением площади сосущих корней за счет микоризы.

Ключевые слова: галофиты, конкуренция, *Juncus soranthus*, *Salicornia perennans*.

ВВЕДЕНИЕ

Основные характеристики сообществ засоленных земель определяются комплексом абиотических факторов. Биотические факторы, среди них такие, как конкуренция за ресурсы среды, благоприятствование и ряд других, также оказывают существенное влияние на структуру галофитных фитоценозов. В связи с этим исследования взаимодействий между растениями, по-прежнему, являются актуальными (Lee, Kim, 2018). Значимость таких исследований подчеркивается постоянным ростом площадей засоленных земель, вследствие нерационального ведения хозяйства на орошаемых угодьях с одной стороны и все возрастающими масштабами использования галофитов для удовлетворения потребностей человечества, с другой стороны (Gunning, 2016).

Целью нашей работы являлась оценка влияния многолетнего галофита *Juncus soranthus* Schrenk на обилие и жизненность однолетника *Salicornia perennans* Willd.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с июня по ноябрь 2014 года, охватывая весь вегетационный период растений, начиная со стадии проростков и заканчивая стадией плодоношения и частичным отмиранием особей *S. perennans*. Материал был собран на участке солончаковой растительности, в районе станции Прибрежное, вблизи соленого озера Сасык-Сиваш. (Северо-Западный Крым).

Почвы рыхлые, песчаные, слабо гумусированные, с хлоридным типом засоления: содержание Cl^- колеблется в пределах 0,51 %–1,82%, SO_4^{2-} – 0,06–0,26 %. Материал отбирали в сообществах *Salicornietum purum*. Общее проективное покрытие составило 60 %. В сообществе доминирует *S. perennans* с проективным покрытием около 50 %, с небольшим обилием встречаются *J. soranthus* (проективное покрытие 5 %), *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.Bieb., *Limonium gmelinii* (Willd.) O.Kuntze (проективное покрытие по 3 %).

В данном сообществе изучали влияние многолетнего растения *J. soranthus* на однолетнее *S. perennans*; многолетник рассматривался как действующий вид – ДВ, а однолетник как подчиненный – ПВ (Уранов, 1955).

Для исследований был выбран участок растительности максимально выровненный по рельефу с отсутствием прямого антропогенного воздействия (выпас скота, рекреация и т. д.). На участке случайным методом (Василевич, 1969) были отобраны особи *J. soranthus*. От каждого из отобранных растений, в радиальном направлении, с ориентировкой по сторонам света, закладывали ленточные трансекты (длина трансекты 70 см, ширина 5 см); трансекты делили на площадки с шагом деления 5 см. На площадках учитывали численность *S. perennans* и измеряли параметры жизненности ПВ (высоту и количество боковых ветвей). Ранее нами было установлено, что у однолетних галофитов высота тесно коррелирует с воздушно-сухой массой, параметром, который наиболее адекватно отражает жизненность растения (Котов, 2010). Учет показателей жизненности проводили с периодичностью один раз в две недели в течение вегетационного сезона. Одновременно, в начале вегетации *S. perennans*, были заложены контрольные площадки на удалении 2–3 м от *J. soranthus*, на которых также проводили измерения указанных выше параметров ПВ. В конце периода вегетации, методом полной раскопки и отмытки подземных частей растений, была исследована корневая система *J. soranthus* (Рожков и др., 2008).

Количественные данные обрабатывали с использованием стандартных методов математической статистики (Урбах, 1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основной формой взаимодействий между растениями в сообществах является конкуренция за ресурсы среды. Как правило, конкуренция ассиметрична, то есть растение большее по размерам и лучше развитое поглощает ресурсов среды непропорционально больше по сравнению с растением меньших размеров (Stoll, Weiner, 2000). В соответствии с этим А. А. Уранов (1955) в системе взаимодействующих растений выделял действующий вид (ДВ) и подчиненный вид (ПВ). Действующий вид, в процессе своей жизнедеятельности изменяет условия среды в границах определенного пространства – фитогенного поля, зоны изъятия ресурса и тому подобное, оказывая тем самым, угнетающее влияние на подчиненный вид. В парах многолетнее растение-однолетник, исходя из габитуса жизненной формы растений, за действующий вид обычно принимается многолетник (Котов, 2014).

В данном исследовании изучалось одностороннее влияние многолетника на однолетник, так как взаимодействия между особями растений в сообществах осуществляются преимущественно по вертикали (Василевич, 1983), и растения более крупных по размерам жизненных форм в большей мере преобразуют условия среды обитания.

J. soranthus – многолетнее растение с коротко-ползучим и дернистым корневищем, высотой 30–50 см, с листьями при основании стеблей. Нижние влагалища светло-бурые, чешуевидные. Листья тонко заостренные, желобчатые, 2–2,5 мм шириной, достигающие по длине соцветие. Соцветие щитковидно-зонтиковидное, с немногочисленными веточками разной длины. Цветки 3–4 мм длиной, скучены по 2–4 на концах и в разветвлениях веточек. Коробочка 3,7–4 мм длиной, обратнойцевидная, рыжеватая, блестящая. Семена яйцевидные, 0,5–0,6 мм длиной. В Крыму встречается на солонцеватых местах (Флора Европейской..., 1976; Ольшанский, 2009). В пределах исследуемого участка образует небольшие дернины.

S. perennans травянистое однолетнее растение, высотой 10–35 см с голым, прямостоячим, членистым стеблем. От стебля супротивно отходят членистые ветви; листья редуцированы.

Растение часто краснеющее. Соцветия представлены сочными цилиндрическими колосками, которые сидят на концах стеблей и ветвей. Цветки погружены в ткань стебля, обоеполые, сидят по три. Околоцветник в виде ромбического цветка с отверстием, из которого выступают тычинки и рыльца. Завязь одногнездная. Плоды коротковолосистые, яйцевидные, вертикальные (Флора Восточной..., 1996).

Многочисленными исследованиями было показано, что в пределах фитогенного поля растения изменяется численность, жизненность, продуктивность других растений. Нами, в работах по взаимодействию многолетних и однолетних растений в солончаковых сообществах Крыма, были подтверждены эти результаты (Котов, Иванова, 1998; Котов, 2014). Однако, для разных характеристик обилия вида и для разных растений, а также для разных почвенно-растительных условий показатели интенсивности взаимодействий разнятся.

Анализ эмпирических линий регрессии численности *S. perennans* по градиенту удаленности от особей *J. soranthus* показал, что по мере удаления площадок от ДВ численность ПВ возрастает от одной-двух до десяти особей на площадке. Наименьшее количество особей *S. perennans* зарегистрировано на отрезке транsekты в 5–10 см. Увеличение численности *S. perennans* на учетных площадках прекращается с удалением их от *J. soranthus* на расстояние 30–40 см, в этой точке кривые выходят на плато и далее слабо флюктуируют. Общий ход кривой сходен для всех трансект вне зависимости от направления по сторонам света. При этом, на трансектах, ориентированных на юг, произрастает большее количество особей *S. perennans* как на отдельных площадках, так и по всей трансекте в целом.

В ответ на конкурентные воздействия растения реагируют снижением параметров своей жизненности. Параметры жизненности являются более «чувствительными» по сравнению с численностью, так как конкурентное давление не всегда приводит к гибели особи, но отрицательно отражается на ее жизненности.

Лучшим показателем, отражающим жизненность растений, является их воздушно-сухая масса. Однако, в ряде случаев, бывает трудно проследить динамику этого параметра, так как оценка воздушно-сухой массы сопряжена с удалением из почвы и прекращением жизни растения. Поэтому, зачастую используются параметры жизненности тесно коррелирующие с воздушно-сухой массой. Мы использовали в качестве параметра для оценки жизненности *S. perennans* высоту надземной части растений. Это оправдано с той точки зрения, что в силу своей архитектоники особи *S. perennans* не конкурируют за свет.

В таблице 1 отражена динамика высоты растений *S. perennans* на отрезках транsekты в течение вегетационного сезона 2014 года. Принимая во внимание разницу в численности ПВ на трансекте, ориентированной на юг, в таблице 1 приведены средние высоты растений на отрезках транsekты с ориентацией на восток; каждый отрезок объединял по две площадки.

Таблица 1

Высота растений *Salicornia perennans* в зависимости от удаленности от *Juncus soranthus*

Дата отбора проб	Расстояние от ДВ (см)					Контроль
	0–10	10–20	20–30	30–40	40–50	
29.07.14	2,5±0,1	5,2±0,3	4,3±0,3	5,2±0,3	8,6±0,7	10,4±0,2
12.08.14	5,0±0,1	10,0±0,2	8,4±0,4	10,0±0,3	13,7±0,3 ^{NS}	13,8±0,4
26.08.14	8,7±0,2	12,9±0,3	13,9±0,3	16,3±0,3	17,2±0,5 ^{NS}	18,4±0,4
09.09.14	10,2±0,2	13,4±0,3	14,5±0,4	16,6±0,3	17,5±0,4 ^{NS}	18,5±0,2
23.09.14	10,5±0,4	13,6±0,5	14,8±0,5	16,9±0,3	18,4±0,4 ^{NS}	18,8±0,3
07.10.14	10,7±0,4	13,3±0,4	15,1±0,5	17,1±0,3	18,0±0,4 ^{NS}	18,3±0,3
21.10.14	6,0±0,3	13,2±0,5	15,2±0,5	17,3±0,3	18,3±0,4 ^{NS}	18,4±0,3
04.11.14	6,2±0,3	13,4±0,4	15,2±0,5	17,4±0,3	18,3±0,3 ^{NS}	18,4±0,3

Примечание к таблице. NS – разница между средними в контроле и опыте недостоверна ($P \geq 0,05$).

Как видно из таблицы 1, в течение вегетационного сезона высота растений увеличивается. Существенное увеличение высоты ПВ наблюдается до конца августа. К этому времени заканчивается процесс накопления ассимилятов, ростовые процессы, характерные для первой фазы жизненного цикла однолетников, прекращаются и растения вступают во вторую фазу своего жизненного цикла, в которой накопленные ранее ассимиляты расходуются на процессы цветения и образования семян и плодов.

Данные по динамике высоты *S. perennans* показывают наличие тренда в увеличении этого показателя с удалением от действующего вида (табл. 1). Установлена статистически достоверная положительная связь ($P < 0,05$) высоты растений *S. perennans* с удаленностью площадок от *J. soranthus*; коэффициенты корреляции варьируют в диапазоне от $0,69 \pm 0,16$ до $0,89 \pm 0,09$. Разница между средними высоты *S. perennans* на учетных площадках и в контроле перестает быть статистически достоверной ($P < 0,05$) на расстоянии 40–50 см от центра ДВ. Это отмечено для всех трансект.

Жизненность *S. perennans* характеризует также такой параметр, как наличие и количество ветвей на стебле. Боковые побеги увеличивают площади фотосинтетической поверхности солероса, что положительно сказывается на его жизненности. Соответственно этому выделяют формы роста *S. perennans*, которые являются плотно-зависимой характеристикой – степень обветвленности возрастает со снижением конкурентного давления (Котов, 1999). Наблюдается явный тренд в сторону увеличения количества боковых побегов у растений *S. perennans* с удаленностью площадок трансект от центра *J. soranthus*. Количество боковых побегов увеличивается с 0–1 на расстоянии в 5 см от ДВ до 4–5 на расстоянии в 30–40 см.

В сообществах галофитов превалирует корневая конкуренция за ресурсы среды (Schwinning, Weiner, 1998). Методом раскопок установлено, что корневые системы и *J. soranthus* и *S. perennans* находятся в одном почвенном горизонте. Корневая система *S. perennans* проникает вглубь почвы на 4–5 см, а основная масса корней *J. soranthus* находится на глубине от 2 до 7–8 см. Корневая система *J. soranthus* мочковатого типа и по периметру охватывает пространство радиусом 12–14 см от центра растения; корневая система *S. perennans* стержневого типа и не имеет ярко выраженных боковых корней. Вместе с тем, следует предположить, что зона изъятия ресурса у *J. soranthus* превышает вышеозначенное пространство, так как при раскопках корневой системы растения не учтена масса мелких корней, и зона изъятия ресурса может быть увеличена за счет микоризы, которая присуща многим галофитным растениям (Schwinning, Weiner, 1998). Ориентируясь на изменение показателя жизненности вида-фитометра (*S. perennans*), можно считать, что конкурентное воздействие *J. soranthus* на *S. perennans* распространяется на расстояние в 30–40 см от центра *J. soranthus* (табл. 1) и зона изъятия ресурса (фитогенное поле) *J. soranthus* носит концентрический характер.

ВЫВОДЫ

1. В сообществах галофитов многолетнее растение *Juncus soranthus*, путем конкурентного воздействия, снижает численность и жизненность (высоту и количество боковых побегов) однолетника *Salicornia perennans*.

2. Конкурентное воздействие многолетника распространяется на расстояние в 30–40 см от *J. soranthus*.

3. Зона изъятия ресурса (фитогенное поле) *J. soranthus* носит концентрический характер.

Благодарности. Автор признателен А. О. Бадисовой за помощь в сборе полевого материала.

Список литературы

- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
- Котов С. Ф. Конкурентные взаимодействия и аллометрия в ценопопуляциях *Salicornia europaea* L. // Украинський ботанічний журнал. – 1999. – Т. 56, № 4. – С. 369–373.
- Котов С. Ф. Влияние плотности ценопопуляции на жизненность, рост и размерную структуру *Halimione pedunculata* // Экосистемы, их охрана и оптимизация. – 2010. – Вып. 3. – С. 88–96.
- Котов С. Ф. Влияние многолетника *Halocnemum strobilaceum* на численность, жизненность и ростовые процессы однолетнего галофита *Salicornia perennans* // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 52–56.
- Котов С. Ф., Иванова С. Н. Оценка конкурентного воздействия многолетнего вида на однолетник в полинно-петросимониевых сообществах Крыма // Ученые записки Симферопольского государственного университета. – 1998. – № 5 (44). – С. 13–17.
- Ольшанський І. Г. Географічний аналіз *Juncaceae* Juss. флори України // Український ботанічний журнал – 2009. – Т. 66, № 4. – С. 554–565.
- Рожков В. А., Кузнецова И. В., Рахматуллоев Х. Р. Методы изучения корневых систем растений в поле и лаборатории. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2008. – 51 с.
- Уранов А. А. Количественное выражение межвидовых отношений в растительном ценозе // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. – 1955. – Т. 60, вып. 3. – С. 165–198.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. – М.: Наука, 1964. – 415 с.
- Флора Европейской части СССР. Т. 2 / [Отв. ред. А. А. Федоров]. – Л.: Наука, 1976. – 236 с.
- Флора Восточной Европы. Т. 9 / [Ред. Н. Н. Цвелев]. – СПб.: Мир и семья-95, 1996. – 456 с.
- Gunning D. Cultivating *Salicornia europaea* (Marsh Samphire) / BIM. – 2016. – 92 p. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.bim.ie/media/bim/content/news,and,events/BIM,Cultivating,,Salicornia,europaea,-,Marsh,Samphire.pdf>. Дата обращения 01.06.18.
- Lee J.-S., Kim J.-W. Dynamics of zonal halophyte communities in salt marshes in the world // Journal of Marine and Island Cultures. – 2018. – N 7 (1). – P. 84–106.
- Schwinning S., Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // Oecologia – 1998. – Vol. 113. – P. 447–455.
- Stoll P., Weiner J. A neighborhood view of interactions among individual plants // The geometry of ecological interactions: Simplifying spatial complexity. – Cambridge University Press, 2000. – P. 11–27.

Kotov S. F. Influence of *Juncus soranthus* Schrenk on density and vitality of *Salicornia perennans* Willd. in halophytic plant communities in the northwest Crimea // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 52–56.

In the halophytic communities in the north-west Crimea the influence of *Juncus soranthus* on *Salicornia perennans* was studied with the help of belt transects oriented to the main cardinal directions. The belt transects were divided into discount areas measuring 5 to 5 cm. While counting the number of specimens of *S. perennans* on the discount areas, it was observed that the population of *S. perennans* rose as the distance between the discount areas and *J. soranthus* increased. The analysis on the empirical regression lines of *S. perennans* population upon the gradient of distance showed that the increase in population occurs at the distance of up to 30–40 cm away from *J. soranthus*. As the distance away from *J. soranthus* increases, the vitality of *S. perennans* improves: positive growth of average plant height ($P < 0.05$) was observed occurring at the distance of up to 30–40 cm away from *J. soranthus*; number of lateral buds of *S. perennans* increases as well (from 0–1 at a distance of 5 cm away from *J. soranthus*, up to 4–5 at the distance of 30–40 cm). A general tendency of the increase in density and vitality of *S. perennans* with the growing distance away from *J. soranthus* doesn't depend on the orientation of belt transects according to the cardinal directions. The analysis on the dynamics of density and vitality criteria suggests interspecies competition in the studied communities. *J. soranthus* decreases the density and vitality of *S. perennans* by means of its competitiveness in the resource withdrawal area. The *J. soranthus* resource withdrawal area is of a concentric nature with the radius of 30–40 cm. Due to the peculiarities in the architectonics of aboveground sprouts of *J. soranthus* and *S. perennans* the interspecies competition for the elements of the ground water inflow is suggested. The root system of *J. soranthus* occupies the radius span of 12–14 cm from the plant core. The bigger resource withdrawal areas in comparison to the *J. soranthus* root system expansion can be explained by the loss of smaller roots while excavation of the *J. soranthus* root system and by implicit increase of area of absorbing roots as a result of rhizobium.

Key words: halophytes, competition, *Juncus soranthus*, *Salicornia perennans*.

Поступила в редакцию 07.10.19

УДК 630.575:504.065(470.324)

Пределы изменчивости цитогенетических показателей сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в районе проведения разработок медно-никелевых месторождений в Воронежской области

Игнатова И. В., Калаев В. Н., Епринцев С. А., Калаева Е. А.

Воронежский государственный университет
Воронеж, Россия
Dr_Huixs@mail.ru

С 2012 года в Новохоперском районе Воронежской области проводится разработка медно-никелевого месторождения в непосредственной близости от Хоперского государственного природного заповедника. Целью работы явилась оценка цитогенетических характеристик насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории Хоперского заповедника до начала геологоразведочных работ, сравнение полученных данных с аналогичными показателями сосны обыкновенной и других районов Воронежской области для проведения в перспективе мониторинговых исследований в условиях активной разработки медно-никелевого месторождения. Установлены митотическая активность, уровень и спектр патологий митоза, доля клеток на стадии про-, мета-, ана-, телофазы митоза, среднее число ядрышек в ядре, доля клеток с разным числом ядрышек, частота встречаемости клеток с микроядрами у семенного потомства деревьев сосны обыкновенной. По итогам 3-х лет наблюдений определены значения цитогенетических показателей сосны обыкновенной и пределы их варьирования, рекомендуемые в качестве контрольных при проведении цитогенетического мониторинга в зоне разработок: митотический индекс – $5,3 \pm 0,2$ % (4,9–5,7 %); уровень нарушений митоза – $1,6 \pm 0,2$ % (1,2–2,0 %); доля клеток на стадии профазы – $34,2 \pm 1,4$ % (31,5–36,9 %); метафазы – $37,4 \pm 1,3$ % (34,8–40,0 %); ана-телофазы – $26,9 \pm 0,9$ % (25,1–28,7 %). Для спектра патологий митоза характерными нарушениями являются отставание хромосом в анафазе и метакинезе, мосты в анафазе-телофазе, агрегация в профазе и метафазе, зарегистрирован единичный случай кольцевой метафазы. Величины митотического индекса и уровня патологических митозов не выходили за пределы значений, установленных для сосны обыкновенной, произрастающей в экологически чистых районах Воронежской области, что свидетельствует о благоприятной экологической ситуации в Хоперском заповеднике и на прилегающих территориях в 2005–2007 годах.

Ключевые слова: Новохоперский район, медно-никелевые разработки, сосна обыкновенная, цитогенетический мониторинг.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время для определения негативного воздействия поллютантов на живые организмы и оценки генотоксического действия факторов окружающей среды активно проводится цитогенетический мониторинг (Ладнова и др., 2017; Maluszynska, Juchimiuk, 2005; Firbas, Amon, 2014; Olorunfemi et al., 2015). Объектами таких исследований часто выступают древесные растения (Буторина и др., 2000, Муратова и др., 2006; Iqbal et al., 2019), которые являются многолетними, наиболее чувствительными компонентами лесной растительности (Епринцев и др., 2017). Достаточно широко в подобных исследованиях используются хвойные виды (Корешков и др., 2013; Седельникова, 2014; Васильев и др., 2015; Can et al., 2016), особенно сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). По результатам многочисленных исследований она показала себя чувствительным и надежным объектом для выявления цитогенетических эффектов, вызываемых действием загрязнителей среды (Егоркина, Валетова, 2004; Гераськин и др., 2005; Калашник, 2008; Chudzińska et al., 2015).

В Новохоперском районе Воронежской области с 2012 года проводились геологоразведочные работы в зоне медно-никелевого рудного месторождения в непосредственной близости от Хоперского государственного природного заповедника. Строительство горнодобывающего предприятия в Новохопёрском районе может начаться уже

в 2021 году. Согласно полученной компанией лицензии, срок ввода месторождения в разработку – июль 2026 года. Именно тогда в Воронежской области может начаться добыча никеля. Но необходимо иметь в виду, что эти даты можно изменять внутри общего срока действия лицензии – до 2037 года. С экономической точки зрения проект является целесообразным, однако не установлено влияние последствий геологоразведочных работ и промышленной разработки месторождения на состояние окружающей среды (Поросенков, Рогозина, 2014). Добыча и переработка полезных ископаемых приводят к образованию специфического сернокислого техногенного ландшафта, загрязнению атмосферы, почвы, поверхностных и подземных вод, накоплению твердых и жидких отходов (Абдрахманов, Ахметов, 2006). Чтобы оценить масштабы изменений, вызванных техногенным вмешательством в природную среду, необходимо проанализировать состояние биоты до начала активных антропогенных воздействий на нее.

Ранее были выполнены цитогенетические исследования дуба черешчатого (Калаев, 2009; Попова, 2014), березы повислой (Карпова, 2011), лиственницы сибирской (Мазурова, 2008), сосны обыкновенной (Ермолаева, 2006) в Воронежской области и выявлен широкий спектр изменчивости цитогенетических показателей, обеспечивающий адаптацию данных видов к варьирующим условиям окружающей среды на клеточном и субклеточном уровнях.

Целью нашей работы явилась оценка цитогенетических характеристик насаждений сосны обыкновенной на территории Хоперского государственного природного заповедника до начала геологоразведочных работ, сравнение полученных данных с результатами исследования аналогичных показателей сосны обыкновенной из других районов Воронежской области для проведения в перспективе мониторинговых исследований в условиях активной разработки медно-никелевого месторождения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Хоперском государственном природном заповеднике (Новохоперский район) и на прилегающей к нему территории (Песковский лесхоз Поворинского района) в течение трех лет (2005–2007 гг.) (рис. 1). Хоперский государственный природный заповедник – научно-исследовательское учреждение, на территории которого не ведется хозяйственная деятельность, его природные объекты служат эталонными. Заповедник расположен на юго-востоке Воронежской области на границе степной и лесостепной географических зон (Сергеева и др., 2012). Территории Новохоперского и Поворинского районов относятся к зоне пониженной напряженности эколого-хозяйственного баланса. На данных территориях велик удельный вес рекреационных земель и сенокосных угодий, которые повышают природно-экологический потенциал, и отмечается повышенная лесистость (Минников, 2013).

Для изучения цитогенетических характеристик семенного потомства сосны обыкновенной готовили постоянные давленные препараты (1 препарат – 1 проросток) апикальной меристемы по ранее описанной методике (Буторина и др., 2000). Семена проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостате при температуре 22 °С. Проростки с корешками, достигшими 0,5–1,0 см, фиксировали в спиртово-уксусной смеси (3:1). Фиксацию проводили в 9 часов утра, когда у сосны обыкновенной наблюдается пик митотической активности. В качестве красителя использовали ацетогематоксилин. Постоянно-давленные препараты готовили путем заключения материала в каплю смеси Гойера. Просмотр препаратов проводили на микроскопе LABOVAL-4 (Carl Zeiss, Jena) при увеличении 40×2,5×10.

Было проанализировано 25 (2005 г.), 18 (2006 г.) и 45 (2007 г.) препаратов проростков семян деревьев, произрастающих в Песковском лесхозе; 27 (2005 г.), 25 (2006 г.) и 45 (2007 г.) препаратов проростков семян деревьев, произрастающих в Хоперском государственном природном заповеднике.

При анализе препаратов учитывали следующие цитогенетические показатели: митотическую активность (процентное отношение числа делящихся клеток к общему числу

подсчитанных клеток), процентное соотношение количества клеток по стадиям митоза, долю патологических митозов среди общего числа делящихся клеток (%), спектр аномалий деления, частоту встречаемости клеток с микроядрами (процентное отношение числа клеток с микроядрами к общему числу интерфазных клеток), долю клеток с разным числом ядрышек в ядре, среднее число ядрышек на клетку (отношение суммы всех ядрышек к общему числу проанализированных ядрышкосодержащих клеток). Патологии митоза классифицировали по Алову (1965).

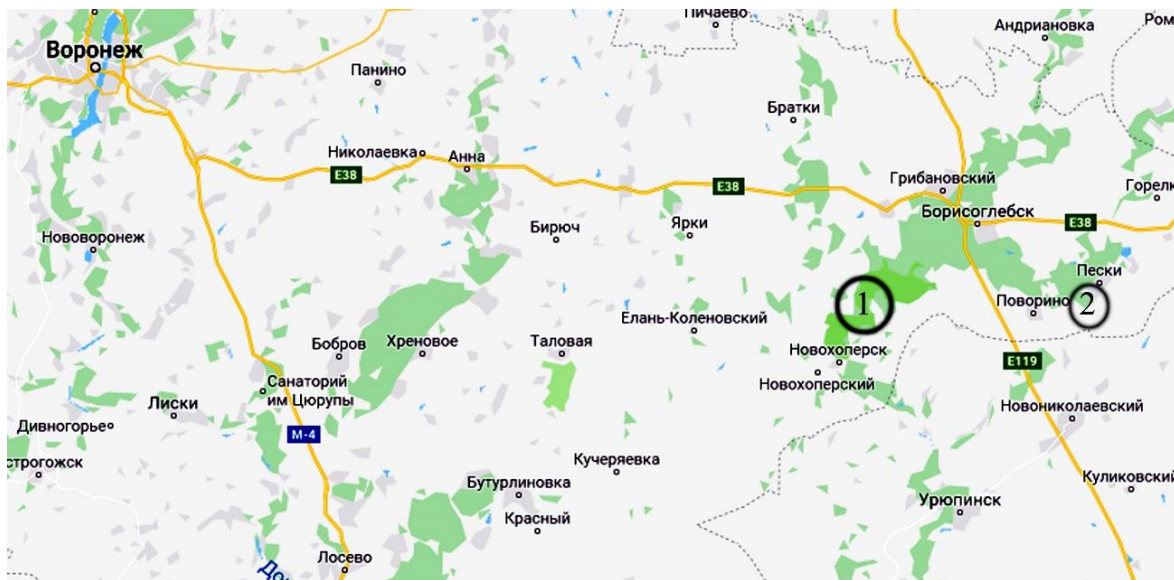


Рис. 1. Места расположения опытных площадей на территории Воронежской области
1 – Хоперский государственный природный заповедник; 2 – Песковский лесхоз.
Карта по <https://www.google.com/maps/@51.217493,41.2509182,8.25z>

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием пакета статистических программ Stadia7.0 Professional (InCo, Россия). Процедура группировки данных и их обработка изложены в нашей работе (Калаева, 2016). При анализе использовали t-критерий Стьюдента для сравнения выборок по митотической и ядрышковой активности. Сравнение выборок по частотам встречаемости и спектрам патологий митоза проводили с использованием непараметрических критериев: W-критерия Вилкоксона и X-критерия рангов Ван дер Вардена, так как данные признаки не подчиняются закону нормального распределения. Пределы варьирования признаков устанавливали по результатам расчета 95 % доверительного интервала. Для определения силы влияния фактора группы применяли однофакторный параметрический дисперсионный анализ по Снедекору и однофакторный непараметрический дисперсионный анализ по Крускалу–Уоллису. Для выявления влияния фактора года и местоположения использовали двухфакторный параметрический дисперсионный анализ по Снедекору. Сила влияния факторов выражена в процентах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено влияние фактора года на все показатели пролиферации и совместное влияние года исследований и местоположения – на долю клеток на стадиях мета-, ана- и телофазы митоза (табл. 1).

Митотический индекс (MI) у семенного потомства деревьев сосны обыкновенной в 2005 году на исследованных территориях варьировал от 6,3 до 8,1 % в заповеднике и от 6,0 до 7,0 % в лесхозе. В 2006 году уровень митотической активности в Хоперском государственном природном заповеднике изменялся от 4,2 до 5,2 %, в Песковском лесхозе –

от 4,5 до 6,3 %. Величина митотического индекса в 2007 году колебалась в заповеднике от 3,9 до 4,9 %, в лесхозе – от 4,2 до 5,0 %. Средние значения исследуемого показателя в 2005–2007 годах представлены на рисунке 2.

По показателю митотической активности между исследованными территориями в период с 2005 по 2007 год не выявлено достоверных различий. Наблюдалось снижение митотического индекса у семенного потомства деревьев сосны обыкновенной на обследованных территориях в 2006 и 2007 году по сравнению с 2005 годом, что можно объяснить варьированием погодных условий.

Таблица 1

Влияние года исследования и местоположения на цитогенетические показатели семенного потомства деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Хоперском государственном природном заповеднике и в Песковском лесхозе

Цитогенетические показатели, %	Сила влияния фактора	
	Год	Год + местоположение
Митотический индекс	2,5***	-
Уровень патологий митоза	3,2*	-
Доля клеток на стадии профазы митоза	3,1***	-
Доля клеток на стадии метафазы митоза	1,6***	3,2**
Доля клеток на стадии анафазы-телофазы митоза	2,9***	3,2*

Примечание к таблице: * – влияние фактора достоверно ($P < 0,05$); ** – влияние фактора достоверно ($P < 0,01$); *** – влияние фактора достоверно ($P < 0,001$).

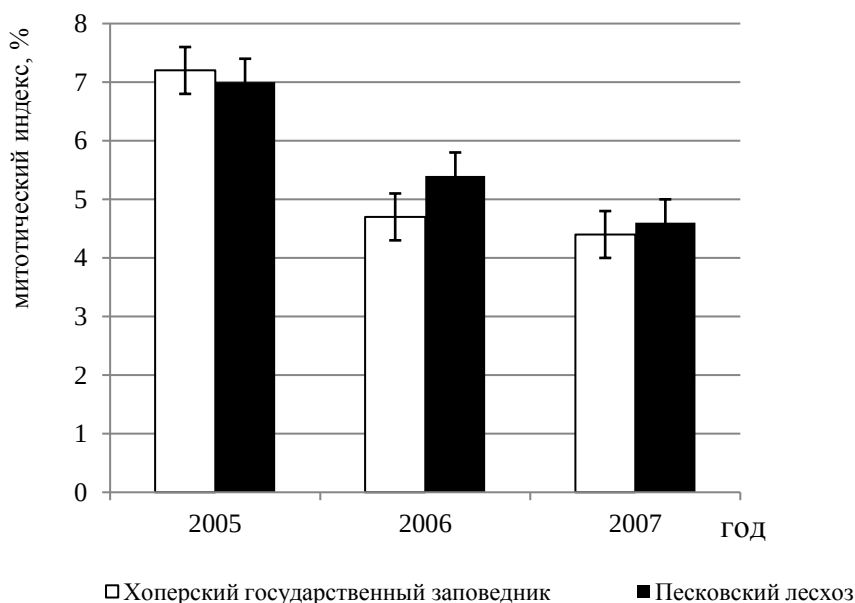


Рис. 2. Митотическая активность в клетках апикальной меристемы корней проростков семян деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Хоперском государственном природном заповеднике и Песковском лесхозе в 2005–2007 годах

Данные представлены в формате «среднее арифметическое $\pm$ стандартное отклонение».

Ранее разными авторами были определены значения митотического индекса для сосны, произрастающей в условиях Усманского бора: $7,3 \pm 1,2$ % (Гришаева, 2004); от $7,0 \pm 0,09$ % до $7,7 \pm 0,19$ % в зависимости от лесничества (Буторина и др., 2007); от $5,7 \pm 0,1$ % до $8,5 \pm 0,2$ % в зависимости от типа сбора (Буторина и др., 2001; Дорошев, 2004). Была исследована сосна обыкновенная на южной границе своего ареала в Хреновском бору на территории с рекреационной нагрузкой (Морозовская роща, $MI = 6,1 \pm 0,35$ %), в искусственно созданных

насаждениях (район возле Хреновского лесхозтехникума, $MI=6,5\pm0,18\%$) и на территории с благоприятными почвенными условиями (258 кв. Вислинского лесничества, $MI=7,5\pm0,13\%$) (Буторина и др., 2007). Исследования проводились и в городе Воронеж: в защитных насаждениях сосны в Северном районе (район областной клинической больницы № 1, $MI=6,7\pm0,14\%$; район остановки «15-й квартал», $MI=5,4\pm0,12\%$); в с. Подгорное ($MI=5,8\pm0,16\%$) (Черкашина, 2007); на условно экологически безопасной территории (пос. Боровое, $MI=7,6\pm0,1$ и $7,8\pm0,1\%$); в насаждениях, сформированных под влиянием антропогенных стрессоров (Юго-Западный район, $MI=4,9\pm0,4\%$ и $11,1\pm0,6\%$) и в районе промышленного загрязнения (Левобережный район, MI от $5,5\pm0,2\%$ до $5,9\pm0,1\%$ (в зависимости от улицы и года исследования)) (Дорошев, 2004); в районе Нововоронежской АЭС ($MI=8,1\pm3,5\%$) (Буторина и др., 2001). На основании анализа вышеперечисленных работ можно сделать вывод, что пределы изменчивости митотического индекса для сосны обыкновенной на территории Воронежской области составили от $4,9\pm0,4\%$ до $11,1\pm0,6\%$ в условиях сильной антропогенной нагрузки и от $6,0\%$ до $8,7\%$ на условно «чистой» территории в Усманском бору.

В наших исследованиях величины митотического индекса в 2005 году не выходили за рамки значений, установленных для сосны обыкновенной, произрастающей в оптимальных условиях (в Усманском бору). Снижение значений митотического индекса в последующие годы (2006–2007 гг.) может быть обусловлено воздействием неблагоприятных погодных условий.

Размах изменчивости по показателю «уровень нарушений митоза» в 2005 году составил $1,3\text{--}2,9\%$ в заповеднике и $1,0\text{--}2,6\%$ в лесхозе; в 2006 году для лесхоза был от $0,5$ до $2,5\%$, для заповедника – от $1,2$ до $3,0\%$; в 2007 году колебался в заповеднике от $0,5$ до $1,7\%$, в лесхозе – от $0,7\%$ до $1,5\%$. Средние уровни патологических митозов за три года исследований представлены на рисунке 3. Установленные нами значения были сходны с результатами других авторов. Так, уровень патологий митоза для сосны, произрастающей в оптимальных условиях Усманского бора, составлял $3,4\pm0,6\%$ (Гришаева, 2004); от $0,7\pm0,14$ до $2,1\pm0,19\%$ в разных лесничествах на территории Усманского бора (Буторина и др., 2007); $2,2\pm0,5\%$ (групповой сбор), $10,0\pm0,5\%$ (производственный сбор) (Буторина и др., 2001; Дорошев, 2004). Доля нарушений у семенного потомства деревьев сосны обыкновенной на границе ее ареала составила $0,5\pm0,15\%$ (территория с рекреационной нагрузкой); $0,3\pm0,2\%$ (территория с благоприятными почвенными условиями); $2,6\pm0,12\%$ (территория с антропогенной нагрузкой) (Буторина и др., 2007). В городе Воронеж в зависимости от района проведения исследований доля патологических митозов колебалась от $2,8\pm0,1\%$ (с. Боровое, Железнодорожный район) (Дорошев, 2004) до $13,7\pm0,21\%$ (вблизи трассы М4 Дон, Северный район) (Черкашина, 2007).

Уровень патологий митоза, установленный для сосны обыкновенной, произрастающей в районе Хоперского государственного природного заповедника, не превышал значений этого показателя в Усманском и Хреновском борах, где антропогенная и рекреационная нагрузка минимальна по сравнению с таковой в черте города.

Спектр патологических митозов в популяциях сосны обыкновенной, произрастающих на исследуемых территориях, за три года исследований представлен на рисунке 4.

Типичными нарушениями митоза, которые отмечали, Гришаева (2004), Дорошев (2004), Черкашина (2007) у семенного потомства сосны обыкновенной в Воронежской области, являются отставание хромосом в анафазе и метакинезе, мосты в анафазе-телофазе (рис. 5). В наших исследованиях наряду с описанными ранее типами нарушений встречались агглютинации в профазе и метафазе и был зарегистрирован единичный случай полой метафазы (рис. 5).

Преобладание в спектре патологических митозов мостов и отставаний хромосом в анафазе во все годы исследований могло быть следствием спонтанного мутационного процесса в результате флуктуации погодных факторов или действия вторичных метаболитов, образующихся в ходе нормальных обменных процессов в организме, которые в большинстве

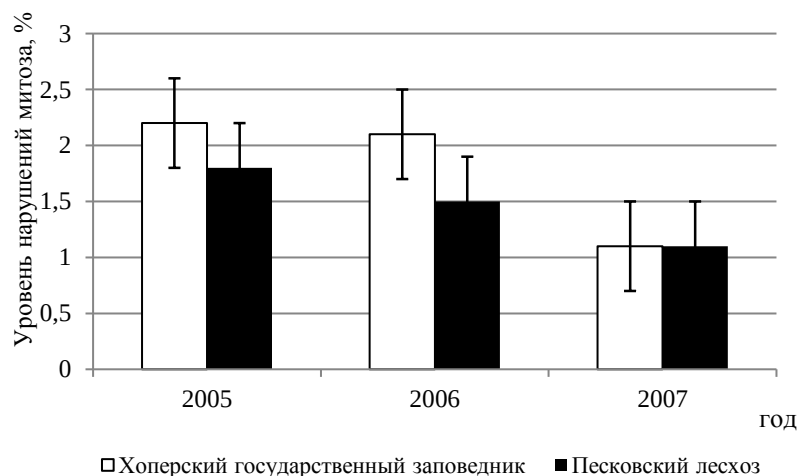


Рис. 3. Доля патологий митоза в клетках апикальной меристемы корней проростков семян деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Хоперском государственном природном заповеднике и Песковском лесхозе в 2005–2007 годах
Данные представлены в формате «среднее арифметическое $\pm$ стандартное отклонение».

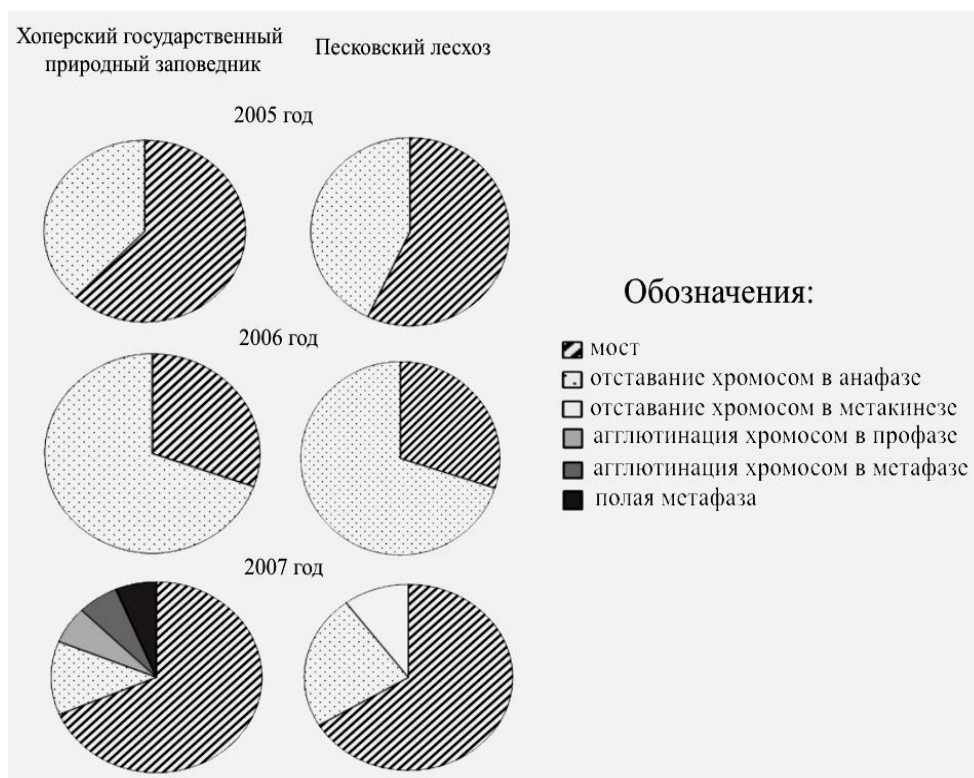


Рис. 4. Спектр патологических митозов в клетках апикальной меристемы корней проростков семян деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Хоперском государственном природном заповеднике и Песковском лесхозе в 2005–2007 годах
Данные представлены в формате «доля патологий конкретного типа от общего количества нарушений, %».

случаев исправляются репарационными системами клетки. По мнению Алова (1965), эти нарушения связаны с повреждением хромосом и веретена деления. Мосты относятся к патологиям митоза, связанным с нарушениями синтеза и разрывами молекулы ДНК. Отставание хромосом может быть результатом аномалии центромерного участка или нарушения функции сократительных белков ахроматинового веретена (Алов, 1972). Агглютинация хромосом была ранее отмечена некоторыми исследователями (Butorina, Evstratov, 1996; Калашник, Шафикова, 1998) у деревьев сосны обыкновенной, испытывающих техногенную или радиационную нагрузку. Данное нарушение является летальным для клеток и приводит к угнетению и гибели растения.

Микроядра, появляющиеся вследствие отставаний хромосом в митозе и протекания многополюсных митозов, а, следовательно, отражающие нарушения генетического аппарата в клетках, были обнаружены в единичных случаях в апикальной меристеме проростков семенного потомства деревьев сосны обыкновенной с территории заповедника ($0,004 \pm 0,001$ % в 2005 и 2006 гг. и $0,007 \pm 0,007$ % в 2007 г.). Их присутствие в клетках свидетельствует о недостаточной работе систем репарации.



Рис. 5. Нарушения митоза, обнаруженные в клетках апикальной меристемы корней проростков семян деревьев сосны обыкновенной в Воронежской области

Частота встречаемости клеток с микроядрами у семенного потомства сосны обыкновенной в Воронежской области, по данным ряда авторов, не превышает 1 % у деревьев, произрастающих в условиях с различной степенью антропогенной нагрузки (Гришаева, 2004; Дорошев, 2004; Черкашина, 2007; Буторина и др., 2007).

Выявлено влияние фактора года и местоположения, а также совокупное влияние указанных факторов на частоту встречаемости клеток с разным количеством ядрышек в ядре (табл. 2).

В 2005 году в интерфазных клетках семенного потомства деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Хоперском государственном природном заповеднике и Песковском лесхозе, встречалось от 1 до 8 ядрышек в ядре. В Хоперском заповеднике преобладали клетки с 3–5 ядрышками в ядре, в Песковском лесхозе – с 1–3. В 2006 году были обнаружены клетки с 9 ядрышками в ядре ($3,7 \pm 1,1$ % в заповеднике и $2,6 \pm 1,0$ % в лесхозе). В Хоперском

государственном природном заповеднике и Песковском лесхозе в данный год исследований преобладали клетки 3–5 ядрышками в ядре. Различий между выборками по количеству клеток с n ядрышками в ядре не выявлено. В 2007 году в Песковском лесхозе происходило увеличение доли многоядрышковых клеток по сравнению с заповедником, были выявлены клетки с 10 ядрышками ($0,03 \pm 0,03$ %). В Хоперском государственном природном заповеднике преобладали клетки с 2–4, в лесхозе – с 2–5 ядрышками в ядре.

Увеличение числа ядрышек в ядре свидетельствует об усилении функциональной активности, которая, по мнению некоторых авторов, наблюдается при стрессовых воздействиях различного рода (Дуброва, 1986; Бондарь и др., 1987; Коршиков и др., 2013; Калашник, 2015).

Таблица 2

Влияние места произрастания и года исследования на цитогенетические показатели семенного потомства деревьев сосны обыкновенной из Хоперского государственного природного заповедника и Песковского лесхоза

Количество ядрышек в ядре	Сила влияния фактора (%)		
	Год	Местоположение	Год + местоположение
$n = 1$	4,0***	4,3***	3,5***
$n = 2$	3,6***	4,6*	4,2***
$n = 3$	4,0***	–	4,5**
$n = 4$	4,6*	4,6**	4,3***
$n = 5$	4,5**	4,6**	4,2***
$n = 6$	3,7***	4,6**	4,1***
$n = 7$	3,1***	4,4***	4,3***
$n = 8$	1,8***	–	–
$n = 9$	1,6***	–	–
Среднее число ядрышек на клетку	0,8***	4,5***	3,5***

Примечание к таблице: * – влияние фактора достоверно ($P < 0,05$); ** – влияние фактора достоверно ($P < 0,01$); *** – влияние фактора достоверно ($P < 0,001$).

По данным других авторов, в клетках апикальной меристемы проростков семян сосны обыкновенной в Воронежской области чаще всего встречалось 3–6 ядрышек (Буторина, Мозгалина, 2004; Гришаева, 2004; Дорошев, 2004; Черкашина, 2007; Буторина и др., 2007), в Тернопольской области – 4–7 (Коршиков и др., 2013). В нашем исследовании во все годы преобладали клетки с 2–5 ядрышками в ядре, что соответствует 1–2 парам хромосом с функционирующими ядрышковыми организаторами. Низкое число ядрышек в интерфазных клетках проростков семян сосны обыкновенной свидетельствует об угнетении процессов биосинтеза белков в клетке. По мнению ряда авторов (Дуброва, 1986; Бондарь и др., 1987; Седельникова и др., 2000), активация ядрышковых организаторов является ответом древесных растений на стрессовые условия произрастания, которые в данном случае могут быть обусловлены незначительным антропогенным загрязнением, обусловленным жизнедеятельностью человека в районе пос. Пески (Песковский лесхоз). Увеличение числа клеток с максимальным количеством ядрышек у проростков семян сосны обыкновенной указывает на увеличение активности рибосомальных цистронов, что является реакцией на стресс.

В 2007 году у семенного потомства сосны обыкновенной из Хоперского государственного природного заповедника было обнаружено остаточное ядрышко на стадии анафазы. Его присутствие свидетельствует об увеличении активности рибосомальных цистронов, чаще всего связанное с повышенной стрессовой нагрузкой (Буторина, 1989).

Остаточные ядрышки на стадии метафазы, анафазы, телофазы и интерфазы митоза ранее были зафиксированы у сосны обыкновенной, произрастающей в районе Нововоронежской АЭС (Буторина и др., 2001; Сенькевич, 2007).

В таблице 3 представлены значения цитогенетических показателей семенного потомства деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в Хоперском государственном природном заповеднике вблизи района разработки медно-никелевых месторождений.

Таблица 3

Значение цитогенетических показателей семенного потомства сосны обыкновенной, используемые в качестве контроля при проведении цитогенетического мониторинга

Показатель	Значение	95 % доверительный интервал
Митотический индекс, %	$5,3 \pm 0,2$	[4,9–5,7]
Уровень нарушений митоза, %	$1,6 \pm 0,2$	[1,2–2,0]
Доля клеток на стадии профазы митоза, %	$34,2 \pm 1,4$	[31,5–36,9]
Доля клеток на стадии метафазы митоза, %	$37,4 \pm 1,3$	[34,8–40,0]
Доля клеток на стадии ана-телофазы митоза, %	$26,9 \pm 0,9$	[25,1–28,7]
Среднее число ядрышек на клетку	$3,8 \pm 0,1$	[3,6–4,0]
Уровень клеток с микроядрами, %	$0,005 \pm 0,003$	[0–0,01]

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По итогам трехлетних наблюдений (2005–2007 гг.) были определены значения цитогенетических показателей и пределы их варьирования у сосны обыкновенной, произрастающей в районе Хоперского государственного природного заповедника и на прилегающих территориях. Характерными для спектра патологий митоза нарушениями можно считать отставание хромосом в анафазе и метакинезе, мосты в анафазе-телофазе, агглютинацию в профазе и метафазе митоза. Также был зарегистрирован единичный случай полой метафазы.

Сравнительный анализ цитогенетических характеристик сосны обыкновенной, произрастающей в районе Хоперского заповедника и в других районах Воронежской области и города Воронежа, позволил установить, что величины митотического индекса и уровня патологических митозов не выходили за пределы значений, характерных для сосны обыкновенной на экологически чистых территориях. Это свидетельствует о благоприятной экологической ситуации в обследованном районе в 2005–2007 годах.

Полученные нами показатели могут быть рекомендованы в качестве контрольных при проведении цитогенетического мониторинга в зоне активных разработок медно-никелевого рудного месторождения.

Исследование выполнено в рамках и при поддержке гранта РФФИ № 19-05-00660_А «Разработка модели оптимизации социально-экологических условий для населения крупных городов».

Список литературы

- Абдрахманов Р. Ф. Влияние техногенеза на поверхностные и подземные воды Башкирского Зауралья и их охрана от загрязнения и истощения // Геологический сборник. – 2006. – № 6. – С. 266–269.
- Алов И. А. Патология митоза (формы патологии, классификация, количественная характеристика) // Вестник АМН СССР. – 1965. – № 11. – С. 58–66.
- Алов И. А. Цитофизиология и патология митоза. – М.: Медицина, 1972. – 264 с.
- Бондарь Л. М., Частоколенко Л. В., Баранова В. А. Популяционный анализ активности ядрышкового организатора у растений *Vicia cracca* L. // Генетика. – 1987. – Т. 23, № 2. – С. 317–324.
- Буторина А. К. Цитогенетическая оценка деревьев дуба черешчатого разных селекционных категорий //

Генетика. – 1989. – Т. 25, № 2. – С. 301–309.

Буторина А. К., Калаев В. Н., Миронов А. Н. и др. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной // Экология. – 2001. – Т. 32, № 3. – С. 216–220.

Буторина А. К., Калаев В. Н., Вострикова Т. В., Мягкова О. Е. Цитогенетическая характеристика семенного потомства некоторых видов древесных растений в условиях антропогенного загрязнения г. Воронежа // Цитология. – 2000. – Т. 42, № 2. – С. 196–200.

Буторина А. К., Мозгалина И. Г. Особенности цитогенетических показателей сосны меловой и сосны обыкновенной // Экология. – 2004. – № 3. – С. 185–189.

Буторина А. К., Черкашина О. Н., Ермолаева О. В. и др. Цитогенетический мониторинг аутохтонных лесов Усманского и Хреновского боров // Известия РАН. Серия биология. – 2007. – № 4. – С. 508–512.

Васильев Д. В., Кузьменков А. Г., Дикарева Н. С., Гераськин С. А. Влияние хронического облучения и погодных условий на популяции сосны обыкновенной Брянской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2015. – № 41. – С. 105–109.

Гераськин С. А., Васильев Д. В., Дикарев В. Г. и др. Оценка методами биоиндикации техногенного воздействия на популяции *Pinus sylvestris* L. в районе предприятия по хранению радиоактивных отходов // Экология. – 2005. – № 4. – С. 275–285.

Гришаева И. Г. Цитогенетика сосны меловой (в связи с вопросами экологии и таксономии): автореф. дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2004. – 23 с.

Дорошев С. А. Влияние антропогенных стрессоров на изменчивость цитогенетических показателей у сосны обыкновенной: автореф. дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2004. – 23 с.

Дуброва Н. А. Изучение дифференциальной активности ядрышковых организаторов хромосом у дикорастущих растений сем. Ranunculaceae // Цитология и генетика. – 1986. – № 4. – С. 302–303.

Егоркина Г. И., Валетова А. Е. Цитогенетическое изучение сосны обыкновенной в городских лесах г. Бийска // Ползуновский вестник. – 2004. – № 2. – С. 110–115.

Епринцев С. А., Клевцова М. А., Калаев В. Н., Шекоян С. В. Мониторинг состояния биотехносферы урбанизированных территорий (на примере города Воронежа) как фактора экологической безопасности населения // Вестник ВГУ, серия: География. Геоэкология. – 2017. – № 1. – С. 126–132.

Ермолаева О. В. Цитогенетическая оценка состояния насаждений сосны обыкновенной Цнинского, Усманского боров и некоторых урбоэкосистем (на примере г. Воронежа): автореф. дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2009. – 23 с.

Калаев В. Н. Цитогенетические реакции лиственных древесных растений на стрессовые условия и перспективы их использования для оценки генотоксичности окружающей среды: дис. ... на соиск. учен. степени докт. биол. наук : спец. 03.02.07 Генетика, 03.02.08 Экология. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2009. – 414 с.

Калаева Е. А., Артюхов В. Г., Калаев В. Н. Теоретические основы и практическое применение математической статистики в биологических исследованиях и образовании. – Воронеж : Издательский дом ВГУ, 2016. – 282 с.

Калашник Н. А. Полиморфизм нуклеоларных районов хромосом у сосны обыкновенной в различных экологических условиях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17, № 6-1. – С. 209–214.

Калашник Н. А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные насаждения // Экология. – 2008. – № 4. – С. 276–286.

Калашник Н. А., Шафикова Л. М. Биоиндикация в лесных экосистемах и городах, подвергшихся промышленному загрязнению. Цитогенетический метод биоиндикации // Биоценологическая характеристика хвойных лесов и мониторинг лесных экосистем Башкортостана. – Уфа: Гилем, 1998. – С. 255–260.

Карпова С. С. Влияние антропогенного загрязнения на цитогенетический полиморфизм семенного потомства березы повислой (*Betula pendula* Roth) в естественных и искусственных древостоях: дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.02.07 Генетика, 03.02.08 Экология. – Воронеж, 2011. – 149 с.

Корешков И. И., Ткачева Ю. А., Лаптева Е. В. Цитогенетические изменения у семян сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) насаждений техногенно загрязненных и нарушенных территорий // Промышленная ботаника. – 2013. – № 13. – С. 143–152.

Коршиков И. И., Ткачева Ю. А., Лаптева Е. В., Мильчевская Я. Г. Ядерно-ядрышковый полиморфизм в краевых популяциях четырех видов хвойных // Фактори експериментальної еволюції організмів. – 2013. – Т. 12. – С. 50–54.

Ладнова Г. Г., Федотова И. Э., Курочницкая М. Г., Силютин В. В. Цитогенетические изменения в клетках апикальной меристемы зеленых насаждений города в зависимости от уровня антропогенной нагрузки // Юг России: экология, развитие. – 2017. – Т. 12, № 3. – С. 146–152.

Мазурова И. Э. Цитогенетика лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в условиях интродукции и антропогенного стресса: дис. ... на соиск. учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.15 Генетика, 03.00.16 Экология. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2008. – 142 с.

Минников И. В., Куролап С. А. Оценка эколого-хозяйственного баланса территории Воронежской области // Вестник ВГУ, серия: География. Геоэкология. – 2013. – № 1. – С. 129–136.

Муратова Е. Н., Корнилова М. Г., Пименов А. В. и др. Цитогенетические эффекты влияния горно-химического комбината на клетки элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx) // Вестник КрасГАУ. – 2006. – Вып. 14. – С. 159–163.

Попова А. А. Цитогенетический и морфологический полиморфизм дуба черешчатого семенного потомства деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях антропогенного загрязнения (на примере г. Воронеж): дисс. ... на соиск. учён. степени канд. биол. наук : спец. 03.02.07 Генетика, 03.02.08 Экология. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2014. – 142 с.

Поросенков Ю. В., Рогозина Р. Е. Проблемы эколого-экономического анализа возможности разработки медно-никелевых руд в Новохоперском районе Воронежской области // Вестник ВГУ, серия: География. Геоэкология. – 2014. – № 4. – С. 12–17.

Седельникова Т. С. Цитогенетический мониторинг хвойных как индикатор уровня экстремальности экосистем // Промышленная ботаника. – 2014. – Вып. 14. – С. 54–60.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири // Сибирский ботанический журнал. – 2000. – Т. 2, № 1. – С. 73–80.

Сенькевич Е. В. Цитогенетика сосны обыкновенной и берёзы повислой в районе Нововоронежской АЭС в связи с вопросами оценки загрязнения окружающей среды: дисс. ... на соиск. учён. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.16 Экология. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2007. – 193 с.

Сергеева И. В., Пономарева А. Л., Мохонько Ю. М., Ведутенко А. И. Оценка экологического состояния водных экосистем Хоперского природного государственного заповедника с помощью методов биоиндикации // Человек и природа: грани гармонии и углы соприкосновения. – 2012. – № 1. – С. 89–94.

Черкашина О. Н. Цитогенетический мониторинг насаждений сосны обыкновенной в условиях Хреновского и Усманского боров: автореф. дис. ... на соиск. учён. степени канд. биол. наук. – Воронеж: Воронежский государственный университет, 2007. – 23 с.

Butorina A. K., Evstratov N. The first detected case of amitosis in pine // Forest Genetics. – 1996. – Vol. 3, N 3. – P. 137–139.

Can A. A., Isik G., Yucel E. The effects of copper (CuCl_2) on mitotic cell division of Lebanon cedar (*Cedrus libani*) // Fresenius Environ Bull. – 2016. – Vol. 25. – N 1. – P. 4324–4326.

Chudzińska E., Wojnicka-Półtorak A., Prus-Głowacki W., Celin'ski K., B. Diatta J., Drobek L. Adaptation mechanisms of *Pinus sylvestris* L. in industrial areas // Heavy Metal Contamination of Soils. – Springer, Cham, 2015. – P. 195–213.

Firbas P., Amon T. Chromosome damage studies in the onion plant *Allium cepa* L. // Caryologia – 2014. – Vol. 67, N 1. – P. 25–35.

Google карты [Электронный ресурс]. – 2019. – Режим доступа: <https://www.google.com/maps/@51.217493,41.2509182,8.25z>. – Заголовок с экрана.

Iqbal M., Abbas M., Nisar J., Nazir A., Qamar A. Z. Bioassays based on higher plants as excellent dosimeters for ecotoxicity monitoring: A review // Chemistry International. – 2019. – Vol. 5, N 1. – P. 1–80.

Maluszynska J., Juchimiuk J. Plant genotoxicity: a molecular cytogenetic approach in plant bioassays // Arh Hig Rada Toksikol. – 2005. – Vol. 56. – P. 177–184.

Olorunfemi D.I., Olomukoro J.O., Anani O.A. Toxicity Evaluation and Cytogenetic Screening of Process Water Using a Plant Bioassay // Nigerian Journal of Basic and Applied Science. – 2015. – Vol. 23, N 1. – P. 31–37.

Ignatova I. V., Kalaev V. N., Eprintsev S. A., Kalaeva E. A. The limits of variability of cytogenetic parameters of Scots pine in the area of development of copper-nickel deposits in Voronezh region // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 57–67.

Since 2012 a copper-nickel field has been worked out in the Novokhopersk district of the Voronezh region in the direct nearness of the Khopersk State Nature Reservation. The aim of the work was the evaluation of the cytogenetic characteristics of pine trees on the territory of the Khopersk Reservation before the starting of geological exploration, to compare the obtained data with the results of the similar indicators study of Scots pine from other areas of the Voronezh region for the realization of long-term monitoring studies in the conditions of active working out of the copper-nickel field. The mitotic activity, the level and spectrum of mitosis pathologies, the proportion of cells at the pro-, meta-, ana- and telophase of mitosis, the average number of nucleoli in the nucleus, the proportion of cells with different numbers of nucleoli and the frequency of occurrence of cells with micronuclei in the seed progeny of Scots pine trees have been calculated. According to the results of 3 years of observations, the values of cytogenetic indicators and the limits of their variation were recommended as controls when realising cytogenetic monitoring in the copper-nickel mining zone: mitotic index – 5.3 ± 0.2 % (4.9–5.7 %); the level of disorders of mitosis – 1.6 ± 0.2 % (1.2–2.0 %); the proportion of cells at the prophase stage is 34.2 ± 1.4 % (31.5–36.9 %); metaphases – 37.4 ± 1.3 % (34.8–40.0 %); ana- and telophase – 26.9 ± 0.9 % (25.1–28.7 %). In the spectrum of mitosis pathologies, there were lagging chromosomes in anaphase and metakinesis, bridges in anaphase-telophase, agglutination in prophase and metaphase, and a single case of ring metaphase. The dispersions of mitotic index and level of pathological mitoses did not exceed the limits for pine, growing in ecologically clean areas of Voronezh region, which indicates a favorable environmental situation in the surveyed territory.

Key words: Novokhopersky district, copper-nickel developments, Scotch pine, cytogenetic monitoring.

Поступила в редакцию 04.04.19

УДК 598.1:591.53 (477.75)

Структура популяций и особенности морфологии *Geranium tuberosum* – вида, внесенного в Красную книгу Республики Крым

Вахрушева Л. П., Рязанцева Н. В.

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

Приводится геоботаническая характеристика фитоценозов Керченского полуострова, в которых произрастает *Geranium tuberosum* L. Анализируются особенности морфологии надземной и подземной сфер вида, дается характеристика ценопопуляций *G. tuberosum* с точки зрения реализации пространственной структуры, способов самоподдержания численности в различных фитоценоотических условиях. *G. tuberosum* на Керченском полуострове фитоценотически приурочена к демутационно-залежным сообществам (асс. *Geranietum artemisieto-festucosum*) и фитоценозам луговых степей (асс. *Geranietum dactyleto-festucosum*), достигая в обоих значимости доминанта. Хорошо адаптировалась к урбанизированным экотопам. Вид имеет два типа изменений подземных побегов: подземные столоны и клубни; в надземной части – прикорневую розетку не формирует, основные листья развиваются из глазков клубней. В демутационно-залежном сообществе (№ 1) популяция преимущественно клоновая, с общей численностью рамет 1112 шт., но с незначительной возможностью семенного размножения (на 100 м² – 17 виргинильных, три имматурных и две ювенильных особи, при 23,4±2,1 генеративных растений на 1 м²). Пространственная структура герани клубненой в этом сообществе – контактная. В фитоценозе луговой степи *G. tuberosum* образует клоновую популяцию, состоящую из рамет, последовательно появляющихся из многолетних клубней, возникающих на столонах. Пространственное размещение особей в степном сообществе – случайное.

Ключевые слова: *Geranium tuberosum* L., фитоценоз, популяция, столоны, клубни, морфологические признаки.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия катастрофически усилилось комплексное воздействие разнообразных негативных факторов на природные фитоценозы и слагающие их популяции видов. Это приводит к заметному изменению структуры популяций, сокращению численности видов, а иногда и к полному исчезновению некоторых таксонов. Особенно критично такой факт сказывается на состоянии популяций растений, которые уже внесены в Красные книги, как федерального, так и регионального уровней. Даже незначительные деструктивные процессы, проявляющиеся в природных сообществах под влиянием выпаса, сбора растений на букеты, изъятия их с последующей продажей или для пересадки на окультуренные территории вносят существенные изменения в структуру их популяций. Особенно заметно эти процессы отражаются на видах, имеющих высокие декоративные качества. Продолжая наши исследования, посвященные выяснению современного состояния популяций редких и охраняемых видов Крыма (Вахрушева, Абдулганиева, 2013, 2015), в настоящем сообщении остановимся на изучении высоко декоративного вида семейства Geraniaceae – *Geranium tuberosum* L.

G. tuberosum охраняется Красной книгой Республики Крым (2015), однако недостаточно изучен с точки зрения биоморфологических особенностей и современного состояния ценопопуляций на полуострове.

Цель работы – изучить биоморфологические признаки и состояние ценопопуляций *G. tuberosum* в различных ценоотических условиях Керченского полуострова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучаемый вид *G. tuberosum* является многолетним столоноклубневым травянистым поликарпиком высотой 15–20 (редко до 40) см. Встречается в настоящих, пустынных и луговых степях Средиземноморья, Малой Азии, Большого Кавказа, юга России и Украины. Эфемероид, геофит, гелиофит, ксеромезофит (Голубев, 1996). Встречается единично, изредка (Определитель высших растений Крыма, 1972), но может достигать значения субдоминанта и доминанта (Керченский полуостров) благодаря вегетативному размножению (Вахрушева, 2015).

Изучение фитоценозов (степного и демутиационно-залежного), в составе которых были найдены популяции *G. tuberosum* заметной численности, осуществлялось по стандартным методам (Шенников, 1964; Работнов, 1983). Изученный демутиационно-залежный фитоценоз (№ 1) находится в 3 км к западу от города Керчи Ленинского района Республики Крым. Он занимает площадь около 1,5 га. С трех сторон участок ограничивают посевы сельскохозяйственных культур, с восточной стороны он граничит с проезжей дорогой. Луговая степь (№ 2) находится на пологом южном склоне горы Плоской, которая располагается в 2 км к северу от с. Золотое Ленинского района Республики Крым. Он занимает площадь около 240 м².

Выявление особенностей морфологии *G. tuberosum* проводились на основе учета качественно-количественных признаков по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Серебряков, 1954; Уранов, 1975; Злобин, 2009). Учитывались: количество листьев, их длина и ширина, количество долей листа и количество зубчиков на долях листа; детально исследовали особенности морфологии подземных видоизменений побегов: подземных столонов и клубней, их форму и количество. Пространственная структура популяций *Geranium tuberosum* изучалась методом «ближайшего соседа». Полученные данные анализировались по показателю неравномерности Кларка-Эванса (Харитонов, 2005):

$$R = \frac{\bar{rA}}{\bar{rE}}$$

где $\bar{rA}$ – среднее расстояние до ближайшего соседа, $\bar{rE}$ – среднее расстояние до ближайшего соседа, ожидаемое при случайном распределении объектов.

Все морфометрические параметры вида исследовались в соответствии с правилами биологической этики: особи изымались за пределами основной площади произрастания данной популяции, форма и размеры клубней измерялись у ограниченного числа растений, преимущественно произрастающих у обочины дороги и на наиболее вытаптываемых участках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Геоботаническая характеристика фитоценозов. В течение нескольких десятилетий территория демутиационно-залежного участка (№ 1) использовалась для посевов сельскохозяйственных растений. В последние 7 лет участок существует как залежь, и на нем начался процесс восстановления степной растительности. Но демутация идет медленно, поскольку выпас домашних животных, продолжающийся здесь все годы формирования залежи, одновременно способствует развитию признаков дигрессии. Флористический состав демутиационно-залежного фитоценоза складывается из 29 видов, из которых 68,9 % – рудеральные виды и только 31,1 % – настоящие степанты. По числу видов преобладают три семейства: отмечено 7 видов из семейства Poaceae; 5 видов из семейства Asteraceae; 3 вида из семейства Fabaceae. На изученном участке общее проективное покрытие травостоя составило 50 %. Наибольшее проективное покрытие было отмечено для *G. tuberosum* (12 %), *Festuca rupicola*

Heuff. (10 %) и *Artemisia taurica* Willd (18 %), что составляет в сумме 40 %, и эта величина определяет суммарное покрытие доминантов травостоя. Следовательно, 10 % проективного покрытия приходится на оставшиеся 26 видов данного сообщества. Доминанты показали и максимальную встречаемость, по значению коэффициента встречаемости были отнесены к I классу. Большая часть видов, слагающих демулационно-залежный фитоценоз, относится к V классу (8 видов), меньшее количество (7 видов) – к III классу, в IV класс вошли 6 видов и во II – 3 вида. Следуя доминантной концепции классификации, фитоценоз участка № 1 относим к ассоциации *Artemisietum geranieto-festucosum*.

В данной ценопопуляции было найдено 1112 рамет *G. tuberosum*. Среднее расстояние между особями $37,6 \pm 2,9$ см. В расположении особей *G. tuberosum* в пределах демулационно-залежного фитоценоза достаточно четко прослеживается контагиозность: локусы содержат от 5–10 до 42–45 растений на 1 м^2 , расстояния между локусами составляют 0,6–1,5 м. Визуально заметная неравномерность в распределении особей подтвердилась и проведенными расчетами: коэффициент Кларка-Эванса оказался достоверно больше единицы и равен 34,4, то есть растения данной ценопопуляции при распределении по площади фитоценоза формируют группы-скопления.

Степное сообщество (№ 2) слагается 65 видами. По числу видов преобладание принадлежит тем же семействам: 10 видов из семейства *Рoaceae*; 9 видов семейства *Asteraceae*; 7 видов семейства *Fabaceae*. Из других компонентов фитоценоза, представляющих природоохранный и аттрактивный интерес, отметим *Astragalus henningii* (Steven) Boriss, *Verbascum phoeniceum* L., *Iris pumila* L., *Centaurea orientalis* L., *Bellevaia sarmatica* (Georgi) Woronow, *Tulipa gesneriana* L., *Ornithogallum gussonei* Ten., *Stipa brauneri* (Pacz.) Klok. (Вахрушева, 2015).

Проективное покрытие травостоя в степном фитоценозе составляет 100 %, из них покрытие *Geranium tuberosum* – 60 % при 100-процентной встречаемости этого вида. В литературе отмечается, что *G. tuberosum* L. в сообществах Керченского полуострова произрастает, как правило, в виде единичных экземпляров или имеет встречаемость не выше IV класса. Проективное покрытие *Festuca rupicola* Heuff. и *Dactylis glomerata* L. 22 и 21 %, соответственно. Заметным является и участие *Ornithogallum ponticum* Zahari и *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. – по 10 % каждого. Виды, показавшие максимальные величины проективного покрытия, характеризуются максимальной встречаемостью, поэтому они вошли в I класс встречаемости. Но, как и в демулационно-залежном сообществе, большая часть их относится к V классу (33 вида), значительно меньшее количество (12 видов) – к IV классу, в III класс вошли 10 видов, а II – содержит 7 видов. Таким образом, сообщество на участке № 2 принадлежит к ассоциации *Geranietum dactyleto-festucosum*.

Для изучения пространственного распределения особей *G. tuberosum* в сообществе луговой степи было произведено 97 измерений расстояний между «ближайшими соседями» на пробной площади 100 м^2 . Среднее расстояние между растениями составляет $19,3 \pm 1,7$ см. Коэффициент Кларка-Эванса оказался 0,87 и по критерию Стьюдента при уровне значимости $p=0,05$ он недостоверно отличается от 1, поэтому распределение растений в луговой степи – случайное: есть локусы-скопления и одиночно встречающиеся растения, находящиеся друг от друга на расстояниях 5–15 см до 35–40 см.

Биоморфологическая характеристика *G. tuberosum*. У герани клубненосной, находящейся в генеративной фазе онтогенеза, в надземной части, рядом с генеративным побегом, как правило, располагаются два (редко до 4) хорошо развитых 5–7 пальчатосложных листа. Такая структура взаимного расположения побега и листьев создает впечатление полурозеточной формы растения, что и было отмечено В. Н. Голубевым в характеристике структуры надземных побегов этого вида (Голубев, 1996). Детальное изучение особенностей расположения листьев относительно генеративного побега, позволило установить, что розетка у этого вида не формируется, а выходящие при основании побега листья развиваются из почек клубня (глазков), причем из разных почек, находящихся друг от друга на расстоянии (1–2 см). У растения отсутствует система укороченных и сближенных узлов при основании надземного побега, как это должно быть в классическом случае формирования розетки. Из

рисунка 1а видно, что «розеточные» листья, в реальности, располагаются рядом с генеративным побегом и выходят из разных почек (глазков) подземного клубня (иногда из разных клубней). Такая структура растения не может быть отнесены к полурозеточной, так как розетка, в понимании этого термина в классической морфологии, отсутствует.

Выше на стебле, у основания соцветия формируются супротивно или мутовчато листья с меньшим числом листочков, нежели у листьев, развивающихся из глазков. Они отличаются заметной вариабельностью формы: с тремя-пятью листочками или простые перисто-надрезанные или перисто-рассеченные, черешковые; эти листья могут быть и почти сидячими. Вариабельность их формы не показала необходимых закономерностей, которые позволили бы использовать этот признак для дифференциации растений генеративного возраста.

Для подземной сферы *G. tuberosum* характерны два типа видоизменений побегов: подземные столоны и клубни, то есть утолщенные части подземных побегов. У молодых растений (ювенильных и имматурных) столоны нитевидные белые хрупкие и легко обламывающиеся при выкапывании, что затрудняет их обнаружение. В развитии клубней прослеживаются следующие закономерности: молодой клубень возникает на столоне уже в ювенильном возрасте, он обычно белого цвета и в первый год покрыт эпидермой. В этом возрастном состоянии клубни округлые, в свежем виде, чаще всего, белые (реже – оранжеватые) блестящие, диаметром около 2–3 мм (рис. 1b).



Рис. 1. *Geranium tuberosum*: взрослое генеративное растение (a), растение в фазе ювенильного (b) и молодого имматурного (c) возраста

Изменение цвета клубней обычно происходит к 2-му или 3-ему году, когда растение переходит в имматурное возрастное состояние. Ко второму году отходящий от него подземный стolon утолщается до 1–2 мм в диаметре, становится коричневым, снаружи развивается перидерма (на поверхности клубня и stolона 2-го года), от него начинает формирование клубень 2-го года, более крупный, оранжевый или светло-коричневый (рис. 1c).

По такой же схеме происходит формирование 3-го и 4-го клубней. При этом имеет место постепенное усыхание клубней предыдущего года и формирование более крупных клубней текущего года, то есть эти клубни – многолетние. Постепенно преобразовываясь, существуют 2–4 года. Столоны, на которых они развиваются, начиная с имматурного возраста, постепенно одревесневают.

У молодых генеративных особей, как и у прегенеративных растений, имеется 1 клубень оранжевого цвета (рис. 2a). У зрелых генеративных особей развиваются 2 клубня: оранжевый и темно-коричневый (рис. 2b). Изредка встречались генеративные растения (зрелого генеративного возраста), имеющие по 4 клубня (рис. 2c).

Глубина погружения клубней колеблется от 3,5 см до 15 см, что зависит от плотности грунта и возраста раметы. Вследствие наличия двух видоизменений подземной побеговой системы (столоны и клубни), основной способ поддержания популяций – вегетативное размножение, поэтому *G. tuberosum* чаще всего формирует клонный тип популяций.

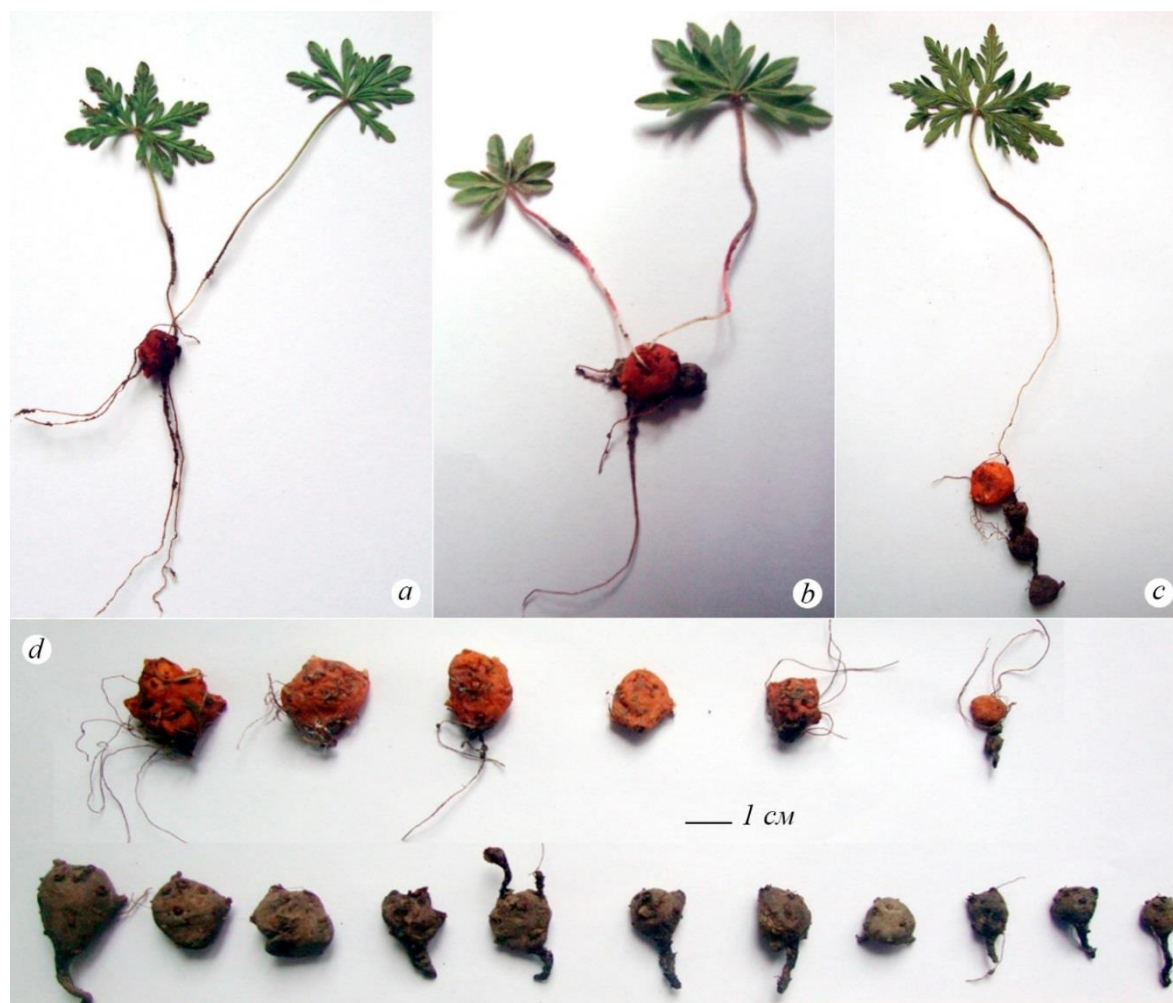


Рис. 2. Генеративные растения *Geranium tuberosum* с 1 (a), 2 (b) и 4 (c) клубнями и форма клубней (d)

У взрослых вегетативных (виргинильных) и молодых генеративных растений клубни разной формы и размеров: яйцевидные, почти прямоугольные или треугольные, темно-оранжевые или коричневые, соединены тончайшими подземными столонами, молодые – белого цвета, с возрастом – темно-оранжевые, коричневатые (рис. 2d – верхний ряд). У взрослых генеративных растений столоны преимущественно коричневые и одревесневшие,

до 2 см в диаметре. В изученных популяциях у *G. tuberosum* были найдены клубни, заметно варьирующие по форме от округлой, треугольно-удлиненной, шаровидно-квадратной и единично – до многоугольной (рис. 2d – нижний ряд).

Клубни герани клубненой существенно варьировали не только по форме, цвету и количеству, но также существенно отличались по объему: 0,32 см³ до 2,86 см³, а количество «глазков» изменялось от 6 до 10 шт. Связь между объемом клубней и числом глазков на них обнаружена не была.

В лабораторном эксперименте при выращивании взрослого клубня на перлите динамика развития *G. tuberosum*, установленная в природных условиях, получила подтверждение. Из основания столона прошлого года, покрытого перидермой, начинает развиваться почка, хорошо заметная на рисунке 3.



Рис. 3. Зачаток надземного побега, развивающийся из почки клубня (a) и появление молодого листа из почки базальной части многолетнего клубня (b)

Кроме того, из другого глазка этого же клубня одновременно формируется подземный стolon, который в течение эксперимента достиг длины 3 см. Он виден в нижней части фото на рисунке 3b.

Помимо подробного изучения морфологии видоизмененных подземных побегов *G. tuberosum* и динамики развития клубней, была также сделана попытка нахождения у герани клубненой возрастных критериев для выделения возрастных состояний. В пределах степного фитоценоза все растения этого вида возникли вследствие исключительно вегетативного размножения. Здесь не представилось возможным дифференцировать различия особей герани по возрасту, а, следовательно, вся ценопопуляция в изученном фитоценозе луговой степи (№ 2) – клоновая.

В демутационно-залежном сообществе величина проективного покрытия травостоя ниже на 50 %, чем в луговой степи. Здесь, на свободных от растений участках почвы, где практически отсутствует конкуренция со стороны других видов, были найдены растения прегенеративного возраста. В частности, два растения в ювенильной фазе. Они отличались наличием всего одного листа с 3 листочками, имеющими цельный край, длина каждого из них от 2 до 7 мм, ширина – 2 мм; клубень в этом возрастном состоянии имеет диаметр также 2 мм (рис. 1b). Три особи принадлежали к имматурным растениям. В этом возрасте у *G. tuberosum* один лист с 5 цельнокрайными листочками: три центральных длиной от 7 до 10 мм, шириной 2 мм; каждый из боковых листочков рассечен на две почти равные части и напоминают

латинскую букву V (рис. 1с). В этом же сообществе было обнаружено 17 виргинильных растений. Однако число листочков в сложном листе и у виргинильных и у генеративных растений *G. tuberosum* в основном 5, но по мере роста растения их общее количество может увеличиваться до 7–9 листочков на одном листе. Количество зубцов на листочках пальчатосложного листа колеблется от 3 зубцов до 15 и больше, что имеет место как у виргинильных (рис. 3а), так и у генеративных растений (рис. 3б).

Несмотря на невозможность установить закономерности по степени рассечения листочков, в целом листья генеративных растений имеют большую глубину рассечения листочков (почти всегда до центральной жилки), по сравнению с листьями виргинильных особей (рис. 3 а и б).



Рис. 3. Виргинильное (а) и генеративное (б) растение *Geranium tuberosum* (листья из глазков клубня)

Проанализировав морфологические признаки листьев герани, отметим, что у многих видов именно эти признаки лежат в основе разделения особей на возрастные состояния, однако проведенный нами количественный подсчет зубцов на листочках и числа листочков не позволил выявить каких-либо закономерностей для растений *G. tuberosum*. Учитывая, что особи семенного происхождения (генеты) полностью отсутствуют в степном сообществе и крайне малочисленны в демулационно-залежном, а способ самоподдержания у популяций этого вида в обоих ценологических условиях – исключительно или преимущественно вегетативное размножение, соотношение растений различных возрастных состояний для успеха существования данной популяции почти не имеет практического значения.

Таким образом, из полученных данных о проективном покрытии, значении коэффициента встречаемости и способности к самоподдержанию вегетативным и, частично, семенным способом можно сделать вывод, что условия Керченского полуострова благоприятны для развития охраняемого вида *G. tuberosum*, однако для его эффективного сбережения необходима охрана всех пригодных экотопов. Важно при этом учесть, что вид успешно освоил урбанизированные территории: газоны, клумбы, огороды, придавая им особую декоративность, что также важно учитывать для сохранения вида, охраняемого Красной книгой РК.

ВЫВОДЫ

1. *Geranium tuberosum* на Керченском полуострове фитоценологически приурочена к демулационно-залежным сообществам (асс. *Geranietum artemisiето-festucosum*) и фитоценозам

луговых степей (асс. *Geranietum dactyleto-festucosum*), достигая в обоих значимости доминанта. Хорошо адаптировалась к урбанизированным экотопам.

2. *G. tuberosum* имеет два типа изменений подземных побегов: подземные столоны и клубни; в надземной части – прикорневую розетку не формирует, основные листья развиваются из глазков клубней.

3. В демулационно-залежном сообществе (№ 1) популяция преимущественно клоновая, с общей численностью рамет 1112 шт., но с незначительной возможностью семенного размножения (на 100 м² – 17 виргинильных, три имматурных и две ювенильных особи, при 23,4±2,1 генеративных растений на 1 м²). Пространственная структура *G. tuberosum* в этом сообществе – контагиозная.

4. В фитоценозе луговой степи *G. tuberosum* образует клоновую популяцию, состоящую из рамет, последовательно появляющихся из многолетних клубней, возникающих на столонах. Пространственное размещение особей в степном сообществе – случайное.

Список литературы

Вахрушева Л. П., Абдулганиева Э. Ф. Пространственная структура и ценотическая приуроченность *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. в предгорном Крыму // Материалы VII Международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе (Симферополь, 24–26 октября 2013 г.)». – Симферополь, 2013. – 426 с.

Вахрушева Л. П., Абдулганиева Э. Ф. Морфологические признаки возрастных состояний и онтогенез *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского, сер. «Биология, химия». – 2015. – Т. 1 (67), № 2. – С. 27–35.

Вахрушева Л. П. Флоро-ценотическое разнообразие степных фитоценозов юга Керченского полуострова /Международный степной форум РГО и VII Международный симпозиум «Степи Северной Евразии» Россия., 26–31 мая 2015. – Оренбург: Печатный дом «Димур», 2015. – С. 220–222.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: ГНБС, 1996. – 86 с.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 266 с.

Красная книга Республики Крым / [Ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. Симферополь: ИТ АРИАЛ, 2015. – 478 с.

Определитель высших растений Крыма / [Под общей ред. Н. И. Рубцова] – Л.: Наука, 1972. – 550 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл моголетних травянистых растений в луговых ценозах. // Труды БИН АН СССР. – Сер. 3, Геоботаника, 1950. М.: АН СССР. – Вып. 6. – С. 7–204.

Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.

Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. // Ученые записки Московского городского педагогического института им. Потемкина. – 1954. – С. 37.

Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – №. 2. – С. 7–34.

Харитонов С. П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии. // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. – Сер. Биология, 2005. – № 1. – С. 213–221.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. – Ленинград: ЛГУ, 1964. – 447 с.

Vakhrusheva L. P., Ryazantseva N. V. Population structure and peculiarities of morphology *Geranium tuberosum* – species of Red Book of the Republic of Crimea // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 68–75.

The phytocoenological characteristics of the Kerch Peninsula phytocoenoses in which *Geranium tuberosum* L. grows are given. Morphology peculiarities of the species vegetation organs (stolons, tubers and leaves) identified. The characteristic of the *G. tuberosum* coenopopulations about spatial structure, methods of self-sustaining numbers in various phytocoenotic conditions is analyzed. *G. tuberosum* on the Kerch Peninsula is phytocoenotically confined to demutatio-digressions communities (ass. *Geranietum artemisiesto-festucosum*) and phytocoenoses of meadow steppes (ass. *Geranietum dactyleto-festucosum*), reaching dominant role in both. It is well adapted to urbanized ecotopes. *G. tuberosum* has two types of changes in underground shoots: underground stolons and tubers; in the aerial part, it does not form a rosette, the main leaves develop from the tubers gemma. In the demutatio-digressions community (N 1), the population is predominantly clonal, with a limited seed propagation. The spatial structure of individuals in the meadow steppe community is random, in the demutatio-digressions community is gregis.

Key words: *Geranium tuberosum* L., phytocoenoses, coenopopulations, stolons, tubers, morphological peculiarities.

Поступила в редакцию 09.06.19

УДК 582.594.4:574.3(292.471)

Современное состояние ценопопуляции *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Крыму

Фатерыга В. В.

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

Единственный известный современный локалитет *Cypripedium calceolus* L. в Крыму находится в окрестностях села Соколиное. Вид произрастает вдоль небольшого ручья на лесной прогалине с участием *Fagus sylvatica* L. и *Pinus sylvestris* L. Всего в составе сообщества в пределах ценопопуляции *C. calceolus* выявлено 32 вида сосудистых растений, из которых 2 вида относятся к древесному ярусу, 5 – к кустарниковому и 24 – к травяному. Численность ценопопуляции *C. calceolus* на сегодняшний день составляет 52 экземпляра: 4 ювенильных (7,7 %), 19 имматурных (36,5 %), 22 взрослых вегетативных (42,3 %) и 7 генеративных (13,5 %). Изученная ценопопуляция является нормальной полночленной с левосторонним типом онтогенетического спектра (с преобладанием взрослых вегетативных и имматурных растений), что характерно для ценопопуляций этого вида, произрастающих на границе ареала. В будущих исследованиях необходимо установить, происходит ли в крымской популяции опыление и семенное возобновление.

Ключевые слова: редкие виды, венерин башмачок настоящий, ценопопуляционная структура, фитоценотическая характеристика, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

В Крыму по последним данным произрастает 45 видов семейства орхидных (Фатерыга, 2019). Все они являются охраняемыми растениями и включены в Красную книгу Республики Крым (2016) и Красную книгу города Севастополя (2018). Более половины крымских видов орхидей (24) занесены также в Красную книгу Российской Федерации (2008) и шесть видов – в Приложение I Бернской конвенции (Appendix I – Strictly..., 2002). Однако для многих видов орхидей только этих мер недостаточно для обеспечения их полноценной охраны в Крыму. Прежде всего, это касается наиболее редких видов, имеющих статус находящихся под угрозой исчезновения. К ним относятся четыре вида: *Anacamptis laxiflora* subsp. *elegans* (Heuff.) Kuropatkin & Efimov, *Ophrys apifera* Huds., *Cypripedium calceolus* L. и *Epipogium aphyllum* Sw. (Красная книга..., 2016). Среди них особое внимание заслуживает *C. calceolus*. Известно, что это первая орхидея, взятая под охрану в мире (Блинова, 2003).

Cypripedium calceolus (венерин башмачок настоящий) – это бореальный евразийский вид, который произрастает в Европе (кроме крайнего юга и севера), на юге Сибири и Дальнего Востока, в Монголии, Северном Китае, Корее, Японии, на Сахалине (Аверьянов, 1999). Это многолетнее растение с ползучим корневищем. Стебель округлый, 20–60 см высотой, на вершине немного загнут. Листорасположение спиральное. Листьев 3–5, от эллиптических до широколанцетных. Они представлены тремя формациями: низовые (чешуевидные влагалищные), срединные и верхушечные (прицветники или брактей). Соцветие обычно состоит из одного, реже двух очень крупных цветков. Листочки околоцветника от эллиптических до ланцетных, нижние наружные – сросшиеся между собой, остальные – свободные, коричневые; губа мешковидно вздутая, напоминает вид башмачка, от желто-зеленой до ярко-желтой. Завязь не скрученная (Денисова, Вахрамеева, 1978; Блинова, 2003; Красная книга..., 2016; Kreutz et al., 2018).

Цветет *C. calceolus* в Крыму в середине мая – середине июня (Kreutz et al., 2018). Цветки перекрестноопыляющиеся, безнектарные. Опыление осуществляется мелкими пчелами из рода *Andrena*, мелкими жуками и мухами, которых привлекает запах цветков. Уровень посещения цветков довольно низкий. Соответственно, уровень опыления и плодоношения

тоже низкий и составляет в среднем 15 %, но часто может быть равен нулю (Claessens, Kleunen, 2011). Плод – коробочка, длиной 2,5–4,5 см, по форме напоминающая огурец, содержащая несколько тысяч семян. Семенное размножение у *C. calceolus* слабое, и для прорастания семян необходимо присутствие определенных грибов. От прорастания семени до первого цветения, по оценкам разных авторов, проходит 15–20 лет (Денисова, Вахрамеева, 1978; Татаренко, 1996; Блинова, 2003). Размножение может происходить и вегетативным способом (в некоторых районах это основной способ размножения) за счет боковых спящих почек (Денисова, Вахрамеева, 1978).

Согласно литературным данным (Вульф, 1930; Kreutz et al., 2018) еще в начале прошлого века в Крыму было известно около 10–15 мест произрастания *C. calceolus*, приуроченных к западной части Крымских гор. Данный вид приурочен к тенистым буковым и буково-грабовым лесам, предпочитая произрастать вблизи небольших ручьев на высоте от 500 до 1100 м (Kreutz et al., 2018).

В настоящее время установлено лишь единственное место произрастания *C. calceolus* на горе Бойка (окр. с. Соколиное), которое впервые было выявлено в 2009 году П. Е. Евсеенковым (личное сообщение). Особые опасения вызывает нахождение его вблизи туристического маршрута (Kreutz et al., 2018). В связи с этим большой интерес представляет оценка современного состояния единственной известной в настоящее время ценопопуляции *C. calceolus* в Крыму, что и является целью данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2019 году в окрестностях села Соколиное (гора Бойка) на высоте 1000 м над уровнем моря. При описании сообщества в пределах ценопопуляции *C. calceolus* глазомерным способом определяли общее проективное покрытие травостоя (в процентах). Обилие и проективного покрытия каждого вида оценивали по 7-балльной шкале Ж. Браун-Бланке (Миркин, Розенберг, 1983). Для определения общей численности и возрастной структуры использовали метод сплошного пересчета особей. Учет проводили в период начала цветения *C. calceolus* – в конце мая. За счетную единицу принимали «условную особь» – парциальный побег.

Онтогенетические состояния определяли на основании диагностических ключей, разработанных для этого вида рядом авторов (Татаренко, 1996; Блинова, 2003; Железная, 2008; Фардеева и др., 2010; Марков, Тихомирова, 2016). В онтогенезе *C. calceolus* выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), взрослое вегетативное (*v*) и генеративное (*g*) растения (рис. 1). Краткое описание каждого онтогенетического состояния приводится ниже.

Ювенильное растение (*j*). Высота надземной части побега – 2–6 см. Листьев срединной формации 1 (реже 2), длиной 2 см, шириной 0,5 см. Жилок 3.

Имматурное растение (*im*). Высота надземной части побега – 4–15 см. Листьев срединной формации 2–3, длиной 5–7 см, шириной 2–4 см. Жилок 10–20.

Взрослое вегетативное растение (*v*). Высота надземной части побега – 15–30 см. Листьев срединной формации 2–3, длиной 8–10 см, шириной 4–6 см. Жилок 20–30. К этой группе относили как виргинильные растения, так и временно нецветущие генеративные.

Генеративное растение (*g*). Высота надземной части побега – 20–40 см. Побег заканчивается одним (реже двумя) цветками. Листьев срединной формации 3–4, длиной 10–17 см, шириной 5–10 см. Жилок 30–40.

Проростки, субсеньные и сеньные растения не выделяли, поскольку первые являются трудноразличимой от ювенильных растений группой (Блинова, 2003), а последние две группы относятся к постгенеративному периоду, который в онтогенезе орхидных выражен слабо или отсутствует (Хапугин и др., 2014).

Структуру ценопопуляции *C. calceolus* изучали, используя классические методики (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Названия растений приведены, преимущественно, согласно чеклисту А. В. Ены (2012).

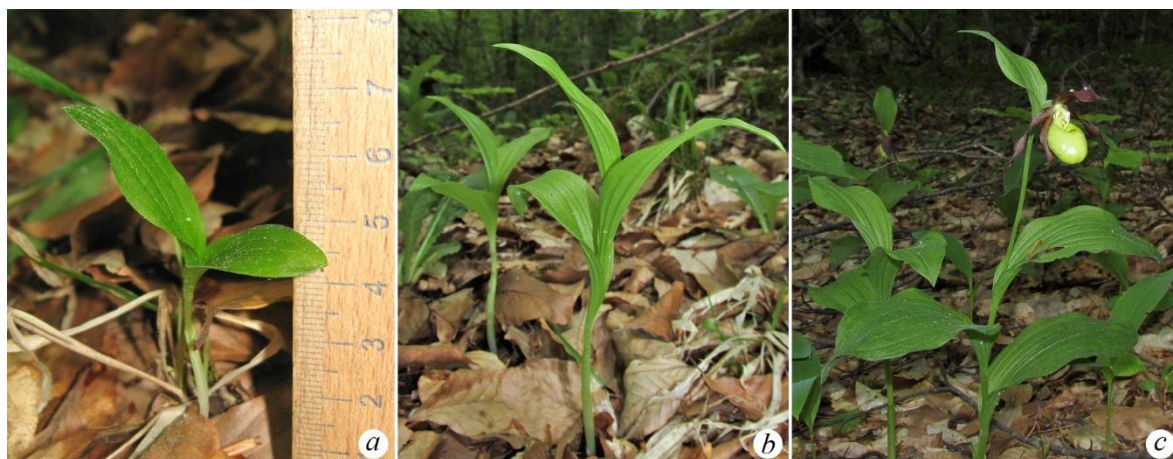


Рис. 1. *Cypripedium calceolus* L. в окрестностях села Соколиное в Крыму

a – имматурное растение; *b* – взрослые вегетативные растения; *c* – генеративное (справа) и взрослое вегетативное растения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемая ценопопуляция *C. calceolus* произрастала вдоль небольшого ручья на лесной прогалине среди букового леса с общим проективным покрытием травостоя около 30 % и участием 32 видов сосудистых растений (табл. 1). Рядом с ней пролегал туристическая тропа. В состав древостоя входили *Fagus sylvatica* L. (Fagaceae) и *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae). Кустарниковый ярус формировали *Euonymus latifolia* (L.) Mill. (Celastraceae), *Crataegus* sp., *Malus sylvestris* (L.) Mill., *Rosa* sp., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz и *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae). Остальные 24 вида сосудистых растений (табл. 1) входили в состав травяного яруса. Кроме *C. calceolus*, здесь отмечено еще 4 вида из семейства Orchidaceae: *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Corallorhiza trifida* Châtel., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. и *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh.

Таблица 1

Видовой состав и обилие (в баллах) сосудистых растений в месте произрастания *Cypripedium calceolus* L. в окрестностях села Соколиное

Таксон	Обилие	Таксон	Обилие
<i>Fagus sylvatica</i> L.	1	<i>Lathyrus laxiflorus</i> (Desf.) O. Kuntze	+
<i>Pinus sylvestris</i> L.	г	<i>Piptatherum virescens</i> (Trin.) Boiss.	+
<i>Crataegus</i> sp.	г	<i>Primula vulgaris</i> Huds.	+
<i>Euonymus latifolia</i> (L.) Mill.	г	<i>Sanicula europea</i> L.	+
<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill.	г	<i>Trifolium</i> sp.	+
<i>Rosa</i> sp.	г	<i>Viola sieheana</i> W. Beck	+
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	г	<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.	г
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	г	<i>Corallorhiza trifida</i> Châtel.	г
<i>Convallaria majalis</i> L.	1	<i>Galanthus plicatus</i> M. Bieb.	г
<i>Salvia glutinosa</i> L.	1	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	г
<i>Solidago virgaurea</i> L.	1	<i>Hedera helix</i> L.	г
<i>Alchemilla</i> sp.	+	<i>Neottia ovata</i> (L.) Bluff & Fingerh.	г
<i>Carex digitata</i> L.	+	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	г
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	+	<i>Plantago media</i> L.	г
<i>Euphorbia tauricola</i> Prokh.	+	<i>Platanthera chlorantha</i> (Cust.) Rchb.	г
<i>Galium mollugo</i> L.	+	<i>Taraxacum</i> sp.	г

Ценопопуляция *C. calceolus* занимала небольшую площадь (около 300 м²) и включала два локальных участка, находящихся на некотором отдалении друг от друга. При этом часть ценопопуляции произрастала среди сомкнутого древостоя, а другая, бóльшая ее часть была приурочена к окнам в пологе древостоя с незначительным затенением от кустарникового яруса.

Общая численность ценопопуляции *C. calceolus* составила 52 особи. Из них ювенильное состояние (*j*) отмечали у 4 особей, имматурное (*im*) – у 19, взрослое вегетативное состояние (*v*) – у 22 и генеративное (*g*) – у 7 растений. Среди взрослых вегетативных растений у 4 особей отмечено наличие 4 срединных листьев, что, по мнению некоторых авторов (Фардеева и др., 2010; Марков, Тихомирова, 2016), относит их к временно нецветущим генеративным растениям. Последние, вне всякого сомнения, представляют собой потенциально генеративные особи, которые по каким-то причинам пропускают цветение в этом году.

Наличие ювенильных и имматурных растений в исследуемой ценопопуляции косвенно свидетельствует о протекании семенного возобновления. Тем не менее, по данному вопросу имеются противоречивые сведения. Так, большинство исследователей (Татаренко, 1996; Фардеева и др., 2010; Марков, Тихомирова, 2016; Горнова и др., 2018) утверждают, что ювенильные и имматурные растения имеют только семенную природу, и их наличие прямым образом говорит о семенном возобновлении в ценопопуляции. Однако существует альтернативное мнение (Железная, 2008), автор которого утверждает, что особенностью онтогенеза *C. calceolus* является наличие ювенильных, имматурных и виргинильных растений разного происхождения, в том числе, образующихся в результате вегетативного размножения генеративных растений. Развиваются они в неблагоприятных условиях освещенности и почвенного увлажнения, а также при повреждениях растений роющими животными. Идентифицировать то или иное происхождение прегенеративного растения *C. calceolus* возможно только при анализе строения подземных органов, что в условиях Крыма является недопустимым, поскольку этот вид здесь находится под угрозой исчезновения. Для того чтобы установить потенциальную возможность семенного возобновления в крымской популяции, следует выяснить, как минимум, происходит ли в ней завязывание плодов.

В целом ценопопуляцию *C. calceolus* можно охарактеризовать как нормальную полночленную с левосторонним возрастным спектром, в котором преобладают взрослые вегетативные (42,3 %) и имматурные (36,5 %) растения. Доля ювенильных и генеративных растений была незначительна и составила 7,7 % и 13,5 %, соответственно. Имеются сведения, что такой тип онтогенетического спектра со значительным числом имматурных и абсолютным доминированием взрослых вегетативных растений характерен для ценопопуляций, находящихся на границе распространения вида (Блинова, 2003). Для подобных спектров характерно постоянное господство только одной, негенеративной группы, незначительное участие генеративной группы, ответственной за семенное возобновление, и, как следствие, очень низкий процент ювенильных растений. По мнению И. В. Блиновой (2003), для *C. calceolus* в центральной части ареала при благоприятных условиях характерен пропорциональный базовый спектр, при котором прегенеративная и генеративная группы стремятся к эквивалентному участию. Однако анализ литературных данных показал, что большинство исследованных ценопопуляций в центральной части ареала имеют однотипный и относительно стабильный правосторонний онтогенетический спектр с преобладанием виргинильных и генеративных групп особей (Железная, Евстигнеев, 2005; Железная, 2008; Фардеева и др., 2010; Хапугин и др., 2014; Марков, Тихомирова, 2016; Горнова и др., 2018), что в целом характерно для корневищных видов со сложным онтогенезом и неполным омоложением (Татаренко, 1996; Фардеева и др., 2010). Таким образом, утверждение о стремлении к эквивалентному участию всех групп, по-видимому, сильно преувеличено, поскольку в большинстве случаев доля ювенильных и имматурных растений очень незначительна или даже стремится к нулю. По мнению И. В. Татаренко (1996), базовый спектр *C. calceolus* имеет следующее соотношение возрастных групп: 0 : 8 : 44 : 48 (*j* : *im* : *v* : *g*), что подтверждается также рядом авторов (Железная, Евстигнеев, 2005;

Железная, 2008; Фардеева и др., 2010; Хапугин и др., 2014; Марков, Тихомирова, 2016; Горнова и др., 2018).

Для ценопопуляций *C. calceolus*, произрастающих в антропогенно преобразованных биотопах, характерен, как правило, левосторонний онтогенетический спектр с преобладанием вегетативных и имматурных растений (Железная, 2008; Попугаева, Османова, 2016). Подобный возрастной спектр, как уже было отмечено выше, характерен и для ценопопуляций этого вида, произрастающих на северной границе ареала (Блинова, 2003; Дровнина, Юровская, 2017; Пучнина, 2017). Существует мнение, что базовый спектр, характерный для *C. calceolus* в центре ареала, изменяется на его северной границе по причине лимитирующих факторов (низких температур и дефицита специфических опылителей) (Блинова, 2003). Исследуемая нами ценопопуляция *C. calceolus* в Крыму произрастает на южной границе ареала и вероятно тоже подвергается воздействию лимитирующих факторов (возможно, недостаток опылителей, засуха), что делает ее спектр сходным с другими популяциями вида, произрастающими на северной границе ареала.

Стоит отметить, что численность исследуемой ценопопуляции подвержена изменчивости. По наблюдениям А. В. Фатерыги (личное сообщение) в 2012 году число генеративных растений составило 12 экземпляров, а в 2014 – 18 (прегенеративные растения им учтены не были). Таким образом, в 2019 году, по сравнению с предыдущими годами наблюдений, было выявлено самое низкое число генеративных растений.

В работе М. В. Горновой с соавторами (2018) установлено, что минимальная численность самовозобновляющейся ценопопуляции *C. calceolus* должна составлять не менее 24 растений, а минимальная площадь – не менее 4 м². Таким образом, несмотря на относительно низкую численность, ценопопуляция *C. calceolus* в окрестностях села Соколиное в настоящее время способна к самовоспроизведению и находится в относительно стабильном устойчивом состоянии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходим дальнейший мониторинг численности и структуры популяции *C. calceolus* в единственном известном месте произрастания этого вида в Крыму. Кроме того, в будущих исследованиях очень важно установить, происходит ли опыление цветков и завязывание плодов, а также выявить круг опылителей крымской популяции. Также необходимо продолжить поиск новых современных мест произрастания *C. calceolus* в Крыму.

Благодарности. Автор признательна С. А. Свиринову (Севастополь) и А. В. Фатерыге (Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН, Феодосия) за помощь в сборе материала.

Исследования выполнены в рамках темы государственного задания (№ АААА-А19-119012490044-3).

Список литературы

- Аверьянов Л. В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // *Turczaninowia*. – 1999. – Т. 2, № 2. – С. 5–40.
- Блинова И. В. Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в разных частях ареала вида // *Ботанический журнал*. – 2003. – Т. 88, № 6. – С. 36–47.
- Вульф Е. В. Флора Крыма. – Л.: Издание Никитского ботанического сада, 1930. – Т. 1, вып. 3. – 126 с.
- Горнова М. В., Евстигнеев О. И., Горнов А. В., Ручинская Е. В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в Брянской области // *Бюллетень Брянского отделения РБО*. – 2018. – № 4. – С. 19–29.
- Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // *Биологическая флора Московской области* / [Под. ред. Т. А. Работнова]. – М.: Изд-во Московского университета, 1978. – Вып. 4. – С. 62–70.

Дровнина С. И., Юровская Л. И. Особенности ценопопуляции *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) на севере озера Коломенское в Каргопольском секторе Кенозерского национального парка // Мордовский заповедник. – 2017. – № 13. – С. 16–18.

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

Железная Е. Л. Особенности популяционной биологии некоторых видов орхидных в разных типах фитоценозов (на примере Московской и Брянской областей): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2008. – 20 с.

Железная Е. Л., Евстигнеев О. И. Состояние популяций башмачка настоящего в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. – Трубчевск: Кириллица, 2005. – Т. 1. – С. 104–109.

Красная книга города Севастополя. – Калининград; Севастополь: РОСТ-ДООАФК, 2018. – 432 с.

Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [Ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Издание второе. – Симферополь: Ариал, 2016. – 480 с.

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

Марков М. В., Тихомирова Е. Д. 2016 Оценка состояния популяции редкой уязвимой орхидеи башмачка настоящего в Старицком районе Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. «География и геоэкология». – 2016. – № 2. – С. 176–192.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 134 с.

Попугаева Т. А., Османова Г. О. Онтогенетическая структура ценопопуляций башмачка настоящего *Cypripedium calceolus* (L.) в окрестностях деревни Коркатово // Альманах мировой науки. – 2016. – № 2–1. – С. 23–24.

Пучнина Л. В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2017. – Т. 2, suppl. 1. – С. 125–150.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. – М.: Аргус, 1996. – 207 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Красильникова О. В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Сер. «Естественные науки». – 2010. – Т. 152, № 3. – С. 159–173.

Фатерыга А. В. 2019. Новый чеклист орхидных (Orchidaceae) флоры Крыма // Экосистемы. – 2019. – Вып. 17. – С. 38–43.

Хапугин А. А., Семчук А. А., Силаева Т. Б., Чугунов Г. Г. Сравнительная характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Monocotyledones) в республике Мордовия // Поволжский экологический журнал. – 2014. – № 3. – С. 403–410.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / [Ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова]. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / [Ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова]. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

Appendix I – Strictly protected flora species // Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats (Bern, 19.IX.1979) [Электронный ресурс]. – 2002. Режим доступа: <http://rm.coe.int/1680304354/> (дата обращения 12.01.2019).

Claessens J., Kleynen J. The flower of the European orchid. Form and function. – Voerendaal & Stein: Jean Claessens & Jacques Kleynen, 2011. – 440 p.

Kreutz C. A. J., Fateriga A. V., Ivanov S. P. Orchids of the Crimea. – Sint Geertruid: Kreutz Publishers, 2018. – 576 p.

Fateriga V. V. Modern state of the coenopopulation of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the Crimea // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 76–81.

The only known modern locality of *Cypripedium calceolus* L. in the Crimea is situated in the vicinity of Sokolinoye. The species is growing along a small stream on a forest gap with participation of *Fagus sylvatica* L. and *Pinus sylvestris* L. A total of 32 vascular plant species were revealed in the community within the limits of the coenopopulation of *C. calceolus*; 2 of them belong to the tree layer, 5 ones to the bush layer, and 24 ones to the grass layer. The coenopopulation size of *C. calceolus* currently amounts 52 specimens: 4 juvenile ones (7.7 %), 19 immature (36.5 %), 22 mature vegetative (42.3 %), and 7 generative plants (13.5 %). Studied coenopopulation is normal full component, with left-hand type of ontogenetic spectrum (with predomination of mature vegetative and immature plants). Such a type of the ontogenetic spectrum is peculiar to coenopopulations of the species at the edge of its distributional range. It is necessary to establish in further research whether pollination and seed reproduction occur in the Crimean population.

Key words: rare species, Lady's Slipper Orchid, coenopopulation structure, phytocoenotic characteristic, Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 30.09.19

УДК: 591.524.11(262.5)

Макрозообентос косы Тузла (Керченский пролив) в летний период 2013 года

Терентьев А. С., Сёмик А. М.

Отдел «Керченский» Азово-Черноморского филиала
Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии
Керчь, Республика Крым, Россия
iskander65@bk.ru

Проведена оценка состояния зообентоса до строительства Керченского мостоперехода, часть которого проходит по косе Тузла. В работе проанализированы данные по составу и структуре зообентоса, полученные до начала строительства (июль 2013 г.) вдоль северного и южного берега косы на глубинах от 1 до 3 м. Всего обнаружено 30 видов донных животных, наибольшим видовым богатством отличались ракообразные и двусторчатые моллюски, 37 и 27 % видового богатства бентоса соответственно. Плотность видов изменялась от 5 до 16 вид/м² (в среднем 10,0±1,7 вид/м²), численность – от 7472 до 169425 экз./м² (в среднем 52000±22000 экз./м²), биомасса – от 7 до 182 г/м², в (среднем 101±28 г/м²). Основная доля видового богатства приходилась на характерные и редкие виды. Показано, что доля редких видов в численности и биомассе зообентоса незначительна, при этом основной вклад численности приходился на руководящие виды, а биомассы – на характерные. Видовое богатство зообентоса вдвое выше вдоль северного берега косы, чем южного, также как плотность видов и численность (в 1,6–2,2 и 2–4 раза соответственно). Акари обнаружены только у северной части западной оконечности косы, их численность достигала 8182 экз./м², биомасса – 0,038 г/м². Отмечено снижение плотности видов и численности зообентоса от западной к восточной оконечности косы вдоль обоих берегов.

Ключевые слова: Керченский пролив, зообентос, структура биоценоза, численность, биомасса, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Песчаная коса Тузла расположена в средней части Керченского пролива и окружена заиленными песчанисто-ракушевыми грунтами. По данным В. Л. Болдырева (1958) коса сложена преимущественно из аккумулярованных наносов, образовавшихся в результате размывания Таманского берега в районе мыса Железный Рог и южной части дна Керченского пролива. Это геологическая система, находящаяся в сложном динамическом равновесии аккумулярования и размывания, полностью зависящая от природного баланса наносов, которые легко могут быть нарушены строительством гидротехнических сооружений. В частности, строительство берегозащитной дамбы на Таманском полуострове, по мнению А. А. Пасынкова, повлияло на это равновесие (Пасынков, 2005), а по утверждению Е. М. Головкиной и М. В. Набоженко привело к кардинальному изменению рельефа дна и состава донных отложений, исчезновению уникальных псаммофильных (*Donax-Moerella*) и пелофильных (*Chamelea-Spisula*) морских сообществ из восточной половины Керченского пролива и заменой их на обедненные эвригалинные сообщества с доминированием *Cerastoderma glaucum* (Головкина, Набоженко, 2012). С 2015 года идет строительство Керченского моста, соединяющего Таманский с Крымским полуостровом, часть которого проходит по косе. В связи с этим цель работы заключалась в выявлении особенностей состава и структуры зообентоса в прибрежной зоне косы Тузла до начала строительства моста с тем, чтобы при дальнейших исследованиях можно было оценить влияние строительных работ на донные сообщества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы лаборатории гидробиологии Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, собранные в прибрежной

зоне вдоль северного и южного берегов косы Тузла в июле 2013 года. Пробы отбирали ручной драгой с мешком из мельничного газа № 49 на площади от 0,016 до 108 м² на глубинах от 1 до 3 м, на удалении от берега со стороны Азовского моря до 100 м, а со стороны Черного моря – до 200 м. Всего было выполнено 7 станций (рис. 1).

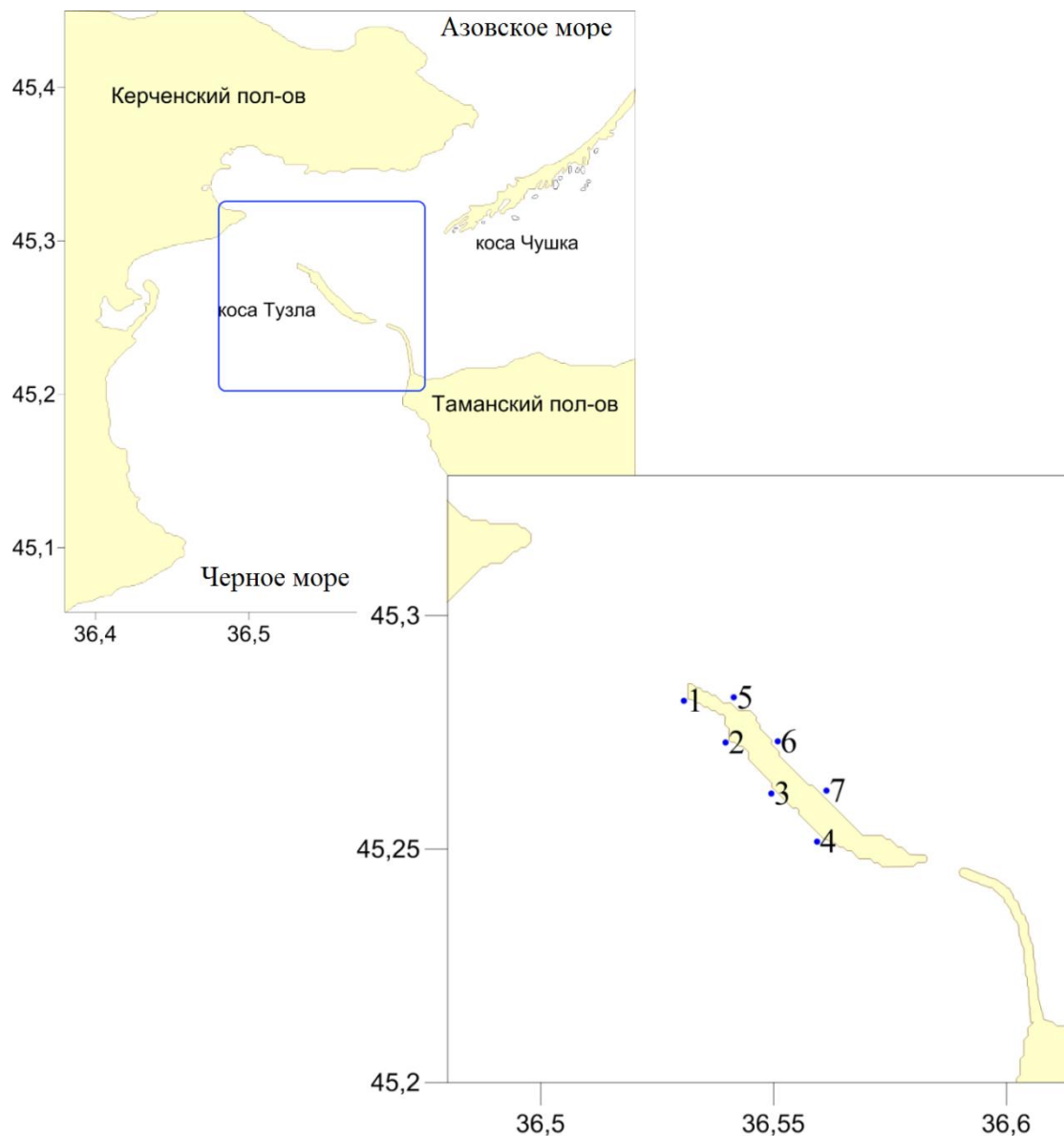


Рис. 1. Схема гидробиологических станций в районе косы Тузла (Керченский пролив, июль 2013 г.)

Сбор материала осуществляли по общепринятым методикам (Жадин, 1960). На каждой станции оценивали количество видов, их численность и биомассу. Списки видов приведены по Определителю фауны Черного и Азовского морей (1968, 1969, 1972), с уточнениями по номенклатурным изменениям (Pitombo, 2004; WoRMS, 2019).

Встречаемость (С) рассчитывали по формуле $C=100p/P$, где p – число проб, содержащих данный вид, P – общее количество проб. В зависимости от значения C выделяли следующие категории видов: руководящие более 50 % – характерные, 25–50 % – добавочные, менее 25 % – редкие (Броцкая, Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939; Bodenheimer, 1955; Balogh, 1958).

Поскольку выявление количества видов (видового богатства) недостаточно для описания видового разнообразия (Hurlbert, 1971; Песенко, 1982), для оценки выравненности видового состава использовали индекс полидоминантности Симпсона

$$S_{\alpha} = \frac{N(N-1)}{\sum_i n_i(n_i-1)},$$

где n_i – численность i -го вида, N – общая численность (по Песенко, 1982).

Помимо этого применяли индекс выравненности Пиелу (1966), основанный на индексе разнообразия Шеннона–Уивера (Shannon, 1949),

$$e = \frac{\hat{H}}{\log S},$$

где $\hat{H}$ – индекс разнообразия Шеннона–Уивера, S – количество видов.

В качестве меры сходства между донными биоценозами разных участков использовали индексы 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 оценивали с помощью дисперсионного анализа (Любищев, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зообентос прибрежной зоны косы Тузла включает 30 видов. Наибольшим разнообразием отличались ракообразные, на долю которых приходилось 37 % видового богатства (рис. 2).

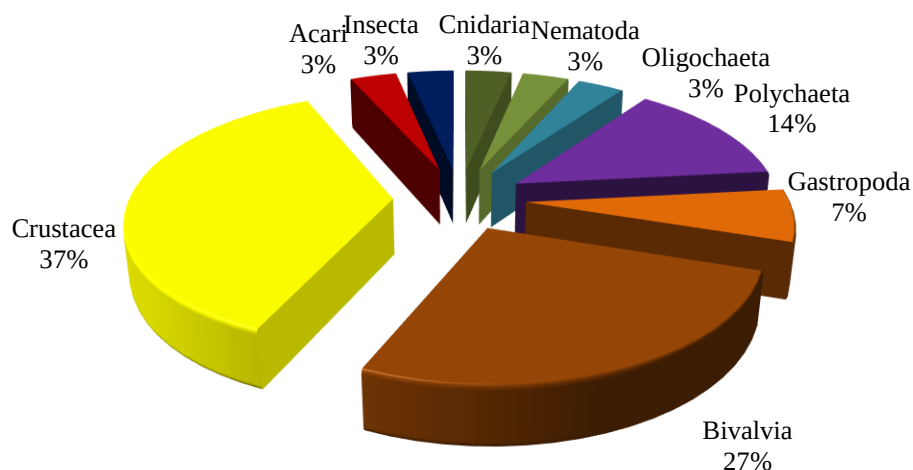


Рис. 2. Таксономический состав зообентоса в прибрежной акватории у косы Тузла (июль 2013 г.)

Они были представлены 11 видами, из них к амфиподам относятся *Ampelisca diadema* (Costa, 1853), *Corophium* sp., *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) и *Melita palmata* (Montagu, 1804). Равноногие ракообразные представлены *Idotea balthica* (Pallas, 1772) и *Sphaeroma serratum* (Fabricius, 1787). Из усконогих ракообразных обнаружен *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), а из десятиногих рак-отшельник – *Diogenes pugilator* (Roux, 1829). Кроме того, встречались кумовые ракообразные, мизиды и остракоды. Из других групп членистоногих отмечены личинки хирономид и морские клещи. На втором месте по видовому богатству находились двустворчатые моллюски, представленные 8 видами: *Abra nitida milachewichi* Nevesskaja, 1963, *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789), *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758), *Gibbomodiolia adriatica* (Lamarck, 1819), *Lentidium mediterraneum* (O. G. Costa, 1830), *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) и *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. Из брюхоногих моллюсков встречались *Rissoa lilacina* Récluz, 1843 и *Rissoa venusta* Philippi, 1844. Среди полихет встречались *Alitta succinea* (Leuckart, 1847), *Glycera tridactyla* Schmarda, 1861, *Mysta picta* (Quatrefages, 1866) и *Protodorvillea kefersteini* (McIntosh, 1869), из кишечнополостных отмечена *Actinia equina* (Linnaeus, 1758). Также встречались олигохеты и нематоды.

Наиболее часто встречались *D. pugilator*, *Am. diadema*, *Id. balthica* и *M. lineatus*. Нематоды встречались повсеместно (рис. 3).

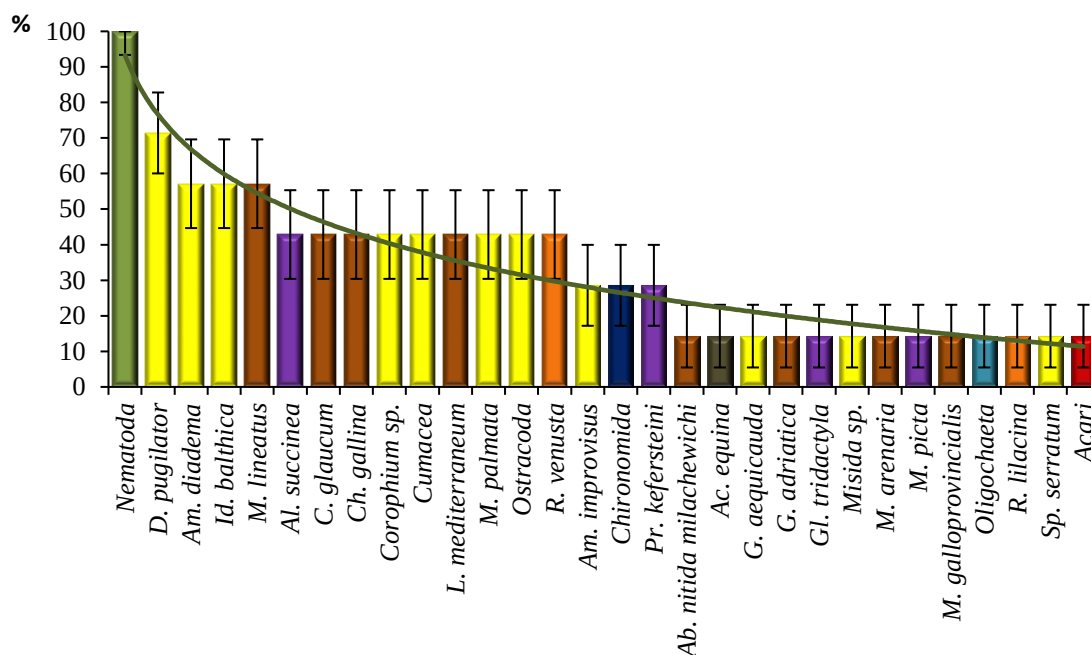


Рис. 3. Встречаемость различных видов зообентоса в прибрежной акватории у косы Тузла (июль 2013 г.)

К добавочным видам отнесены *Al. succinea*, *C. glaucum*, *Ch. gallina*, *Corophium* sp., *L. mediterraneum*, *M. palmata* и *R. venusta*, а также кумовые и ракушковые раки. В эту группу также включены *Am. improvisus*, *P. kefersteini* и личинки хирономид (табл. 1).

Среди руководящих видов по численности доминировали нематоды, а по биомассе – *D. pugilator*. Среди характерных видов наибольшей численностью отличались личинки хирономид и остракоды, по биомассе преобладали *C. glaucum* и *Ch. gallina*. Среди редких видов наиболее многочисленными были олигохеты. Клещи встречались редко, но в местах своего поселения они достигали очень высокой численности. Для того, чтобы не исказить общую картину распределения зообентоса, целесообразно их рассмотреть отдельно.

Таблица 1

Средняя численность и биомасса зообентоса в прибрежной акватории
у косы Тузла (июль 2013 г.)

Вид	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²
Руководящие		
<i>Ampelisca diadema</i>	160,0±150,0	0,280±0,250
<i>Diogenes pugilator</i>	57,0±31,0	20,000±14,000
<i>Idotea balthica</i>	14,6±6,1	0,119±0,077
<i>Mytilaster lineatus</i>	84,0±46,0	8,400±4,500
Nematoda	45000,0±22000,0	0,013±0,007
Сумма	45000,0±22000,0	29,000±13,000
Характерные		
<i>Alitta succinea</i>	260,0±230,0	0,490±0,330
<i>Amphibalanus improvisus</i>	450,0±200,0	0,410±0,290
<i>Cerastoderma glaucum</i>	7,8±4,6	37,000±24,000
<i>Chamelea gallina</i>	42,0±34,0	16,000±14,000
<i>Corophium</i> sp.	22,0±16,0	0,025±0,014
Cumacea	6,6±4,2	0,008±0,005
Chironomidae	2800,0±1200,0	0,013±0,006
<i>Lentidium mediterraneum</i>	34,0±18,0	3,000±1,700
<i>Melita palmata</i>	220,0±200,0	0,059±0,049
Ostracoda	1300,0±1200,0	0,002±0,001
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	320,0±140,0	0,290±0,130
<i>Rissoa venusta</i>	8,1±4,1	0,142±0,078
Сумма	5400,0±1800,0	57,000±24,000
Редкие		
<i>Abra nitida milachewichi</i>	26,0±11,0	0,074±0,033
<i>Actinia equina</i>	13,0±5,7	1,030±0,450
<i>Gammarus aequicauda</i>	1,3±0,6	0,012±0,005
<i>Gibbomodiolia adriatica</i>	2,7±1,2	0,007±0,003
<i>Glycera tridactyla</i>	1,3±0,6	0,004±0,002
Mysidacea g. sp.	13,0±5,7	0,008±0,004
<i>Mya arenaria</i>	8,9±3,9	5,700±2,500
<i>Mysta picta</i>	7,1±3,1	0,056±0,024
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	1,3±0,6	7,600±3,300
Oligochaeta	480,0±210,0	0,022±0,009
<i>Rissoa lilacina</i>	6,6±2,9	0,111±0,049
<i>Sphaeroma serratum</i>	1,3±0,6	0,003±0,001
Сумма	570,0±510,0	15,200±9,000
Общая сумма	51000,0±22000,0	101,000±28,000
Acari	1170,0±520,0	0,005±0,002
Общая сумма	52000,0±22000,0	101,000±28,000

На долю постоянных видов руководящих 17% видового богатства зообентоса, 86 % численности и 29 % биомассы (рис. 4), характерных видов – 40 % видового богатства, 11 % численности и 56 % биомассы, а редких видов всего 3 % численности и 15 % биомассы зообентоса. Роль редких видов в численности и биомассе невелика, однако они играют очень большую роль в видовом богатстве, их доля составляла 43 % общего видового богатства зообентоса.

Различные таксономические группы существенно отличались по вкладу в общую численность и биомассу зообентоса (табл. 2).

По численности в основном доминировали нематоды, а по биомассе – двустворчатые моллюски. На долю нематод приходилось от 48 до 99 % численности зообентоса и только от 0,004 до 0,035 % его биомассы. На долю двустворчатых моллюсков – от 16 до 99 % биомассы

и только от 0,1 до 1,5 % численности. Среди двустворчатых моллюсков наиболее высокой биомассой отличалась *C. glaucum*, ее доля составляла 47 % биомассы двустворчатых моллюсков. На втором месте по биомассе находилась *Ch. gallina*, доля которой в общей биомассе двустворчатых моллюсков не превышала 20 %.



Рис. 4. Доля руководящих, характерных и редких видов в видовом богатстве, численности и биомассе зообентоса в прибрежной акватории у косы Тузла (июль 2013 г.)

Таблица 2

Численность и биомасса различных таксономических групп зообентоса у косы Тузла (Керченский пролив) в 2013 году

Таксон	Численность, экз./м ²			Биомасса, г/м ²		
	min	среднее	max	min	среднее	Max
Coelenterata	0	13,0±5,7	91	0	1,030±0,450	7,222
Nematoda	7407	45000,0±22000,0	163889	0,004	0,013±0,007	0,049
Oligochaeta	0	480,0±210,0	3380	0	0,022±0,010	0,152
Polychaeta	0	590,0±270,0	2481	0	0,840±0,360	3,852
Gastropoda	0	14,7±5,0	65	0	0,253±0,092	1,102
Bivalvia	9	207,0±61,0	333	4.204	77,000±29,000	161,389
Crustacea	28	2200,0±13,000	8541	0,169	21,000±14,000	94,889
Insecta	0	2800,0±1200,0	19455	0	0,013±0,006	0,091

Второе место, как по численности, так и по биомассе, занимали ракообразные, на их долю приходилось от 0,4 до 16 % общей численности зообентоса и от 0,1 до 82 % его биомассы. В среднем высокая численность наблюдалась у личинок комаров, хотя она колебалась в широких пределах, при биомассе не более 0,1 % общей биомассы зообентоса.

Видовое богатство неравномерно распределено вдоль берегов косы, плотность видов колебалась от 5 до 15 вид/м² и в среднем равнялась 9,9±1,7 вид/м² (рис. 5).

Видовое богатство и плотность видов было выше вдоль северного берега, чем южного в 2 и 1,6-2,2 раза соответственно. Если у северного берега плотность видов в среднем равнялась 13,3±1,2 вид/м² и не опускалась ниже 11 вид/м², то у южного она в среднем составила 7,0±0,9 вид/м² и не превышала 9 вид/м². Вдоль обоих берегов наблюдалась тенденция к снижению плотности видов в направлении от восточной к западной оконечности косы.

Наибольшая часть видового богатства приходилась на ракообразных, их доля вдоль обоих берегов была сходной и достигала 42–43 % (рис. 6).

На втором месте по видовому богатству находились двустворчатые моллюски. У южного берега на их долю приходилось 36 % видового богатства зообентоса, а северного – 21 %. Доля полихет составляла 13–14 % видового вдоль обоих берегов. Возле южного берега не обнаружены книдарии, олигохеты, брюхоногие моллюски и личинки хирономид.

Видовое сходство между донным населением северного и южного берега было достаточно высоким, индекс Чекановского-Сёренса равнялся 0,47, а Синкевича-Симпсона –

0,64, то есть 64 % видового богатства было одинаковым для обоих берегов. У северного берега отсутствовали *A. nitida*, *M. arenaria*, *P. kefersteini* и *S. serratum*, здесь также не обнаружена *C. gallina*, которая постоянно встречалась возле южного берега.

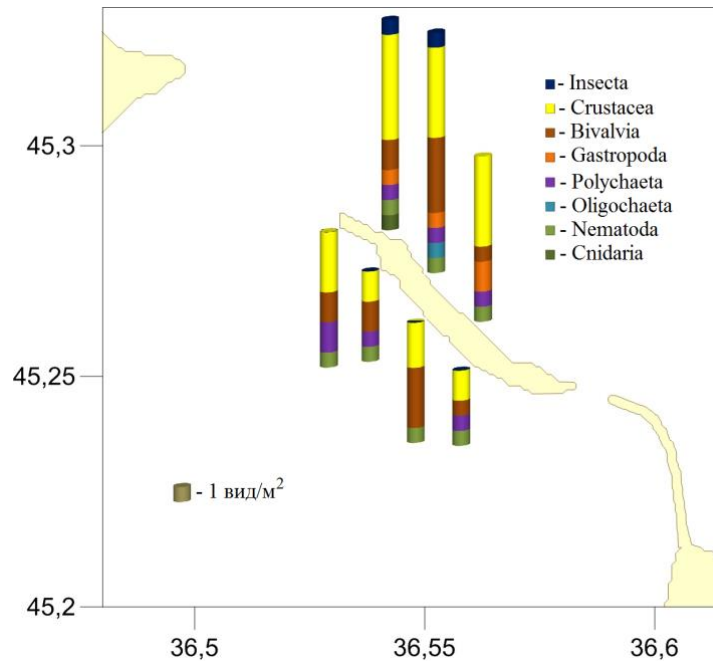


Рис. 5. Пространственное распределение видового богатства зообентоса в прибрежной акватории у косы Тузла (июль 2013 г.)

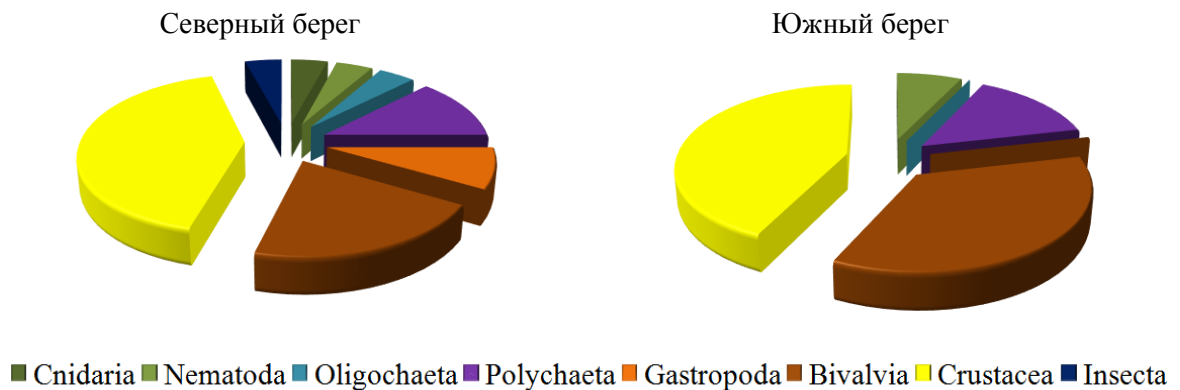


Рис. 6. Таксономический состав зообентоса у северного и южного берегов косы Тузла (июль 2013 г.)

Значения численности и биомассы зообентоса вдоль обоих берегов косы распределены неравномерно (рис. 7).

Численность зообентоса колебалась от 7472 до 169425 экз./м², ее наиболее высокие значения наблюдались в средней части, а наименьшая – в юго-восточной части северной стороны косы. Повсеместно главную роль играли нематоды.

Следует отметить, что численность зообентоса вдоль северного берега косы в среднем в 2–4 раза выше, чем у южного, где она не превышала 42037 экз./м². У северо-западной

оконечности косы значительная доля численности (36 %) приходилась на личинок хирономид, заметную роль здесь также играли ракообразные, доля которых в общей численности зообентоса равнялась 16 %.

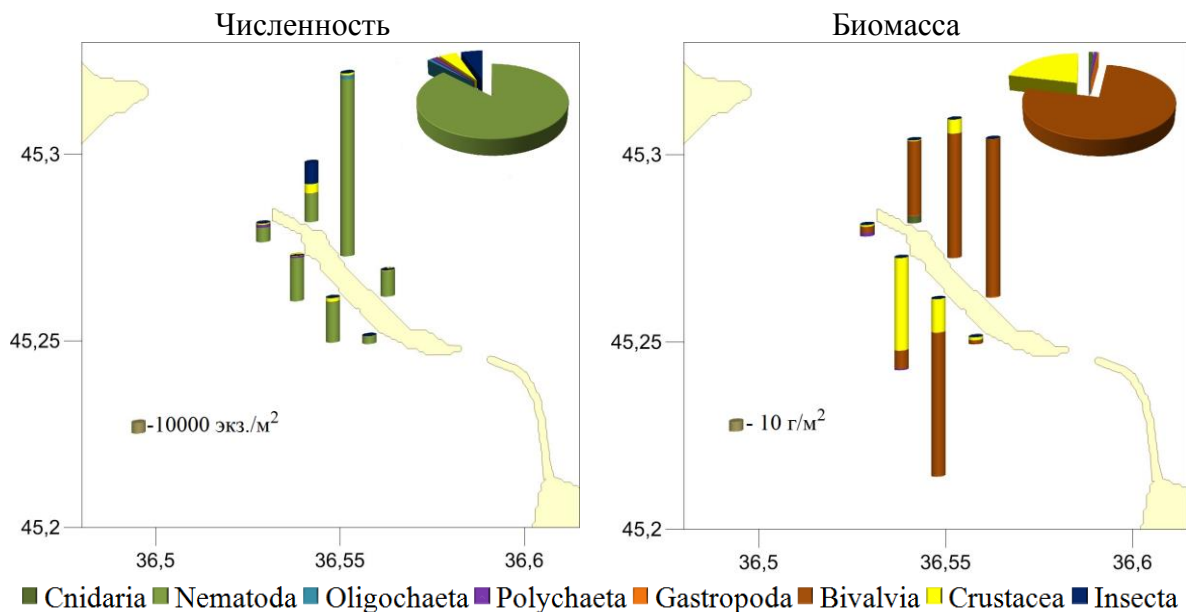


Рис. 7. Пространственное распределение численности и биомассы зообентоса в прибрежной акватории у косы Тузла (июль 2013 г.)

Биомасса зообентоса колебалась от 7 до 182 г/м², при этом наименьшая и наибольшая биомасса отмечались вдоль южного берега косы, ее наиболее низкие значения зафиксированы вблизи оконечностей. Вдоль северного берега сильных колебаний биомассы не наблюдалось, она варьировала от 85 до 163 г/м². Главную роль в биомассе повсеместно играли двустворчатые моллюски, хотя ракообразные составляли им конкуренцию у южного берега, где на них приходилось от 16 до 82 % общей биомассы зообентоса (вдоль северного берега этот показатель варьировал от 1 до 10 %). Статистически достоверной разницы средней биомассы зообентоса вдоль северного и южного берега не обнаружено.

Расчеты показывают, что плотность видов (на 61–74 %), численность зообентоса (на 40–60 %) и биомасса (на 31–54 %) зависят от распределения вдоль северного или южного берега. Выравненность видового богатства вдоль обоих берегов косы неравномерна (рис. 8).

Значения индекса полидоминантности Симпсона колебались от 1,0 до 2,6, наиболее высокие зафиксированы возле северо-западной оконечности косы, а наиболее низкие – вдоль юго-восточной. Значения индекса выравненности Пиелу варьировали от 0,04 до 0,42 и распределялись сходным образом с индексом Симпсона. Тем не менее, индекс Пиелу, в отличие от индекса Симпсона, показал большую неравномерность распределения выравненности видового состава вдоль южного берега косы. Коэффициент вариации индекса Симпсона вдоль южного берега равнялся $0,21 \pm 0,07$, а индекса Пиелу – $0,78 \pm 0,27$. В целом наблюдается снижение выравненности видового состава в юго-восточном направлении.

Морские клещи обнаружены только с северной стороны западной оконечности косы, здесь их численность достигала 8182 экз./м² при биомассе – 0,038 г/м². На этом участке на их долю приходилось 13 % общей численности зообентоса и 0,05 % его биомассы, которые, учитывая акарии, равнялись 62782 экз./м² и 85,157 г/м² соответственно. В целом на разных участках на долю клещей приходилось 1–4 % общей численности и 0,003–0,008 % общей биомассы зообентоса.

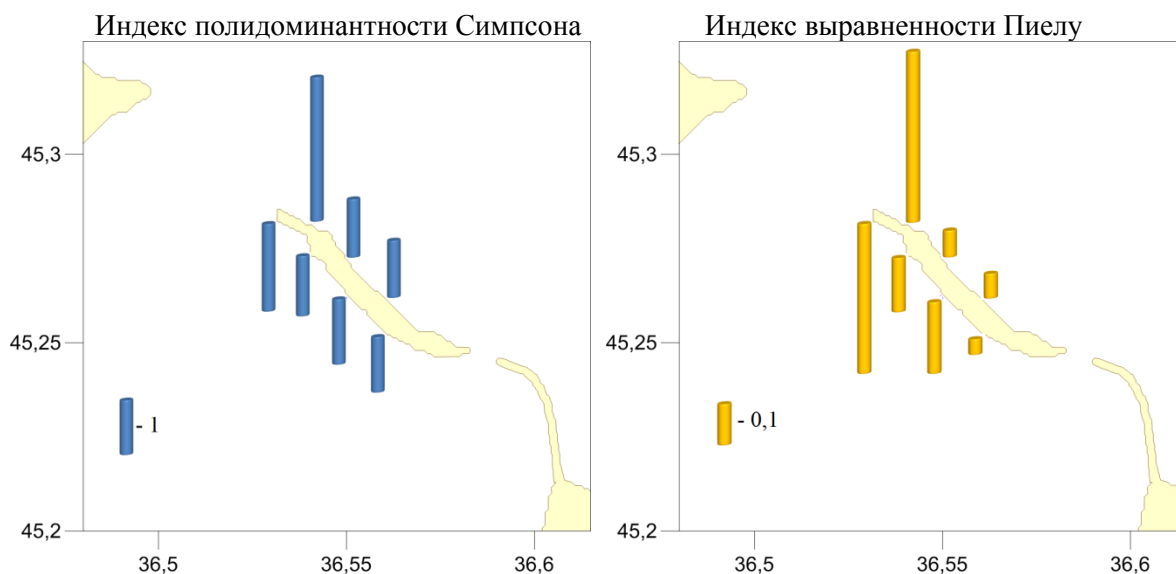


Рис. 8. Выравненность видового состава зообентоса у косы Тузла (июль 2013 г.)

Анализ состава и структуры зообентоса в прибрежной зоне у косы Тузла свидетельствует о том, что на видовой состав зообентоса оказывает значительное влияние гидрологический режим Керченского пролива, в том числе течения. Так, возле северного берега в основном аккумулируются более пресные и богатые биогенами воды Азовского моря, а наиболее быстрое течение наблюдается возле восточной оконечности косы, которое размывает берег. Усиление этого течения отмечено после строительства берегозащитной дамбы со стороны Таманского п-ова (Пасынков, 2005). Возможно, что до сих пор сказываются последствия залпового сброса взвесей, образовавшиеся при строительстве дамбы, которые, несомненно, ухудшили условия существования донных организмов и растительности (Фащук, 2007; Фащук, Петренко, 2008).

ВЫВОДЫ

1. На разных участках прибрежной акватории вдоль косы Тузла обнаружено 30 видов донных животных. Наибольшим видовым богатством отличались ракообразные и двусторчатые моллюски, на долю которых приходилось 37 и 27 % видового богатства зообентоса соответственно.
2. Плотность видов изменялась от 5 до 16 вид/м² (в среднем – 10,0±1,7 вид/м²), численность зообентоса колебалась от 7472 до 169425 экз./м² (в среднем – 52000±22000 экз./м²), биомасса находилась в пределах от 7 до 182 г/м² (в среднем – 101±28 г/м²).
3. Основная доля видового богатства приходилась на характерные виды, доля редких видов в численности и биомассе зообентоса незначительна. Основная доля численности приходилась на руководящие виды, а биомассы – на характерные.
4. Вдоль северного берега косы видовое богатство зообентоса вдвое выше, чем у южного. Плотность видов на 61–74 %, численность зообентоса на 40–60 %, и биомасса на 31–54 % зависят от пространственного распределения. Плотность видов и численность в 1,6–2,2, и в 2–4 выше вдоль северного берега косы по сравнению с южным, соответственно.
5. Выявлено снижение плотности видов и численности зообентоса вдоль обоих берегов косы в направлении от западной к восточной оконечности.

Список литературы

- Бирюкова С. В. Макрозообентос районов косы Тузла и косы Рубанова Таманского залива // Арктическое морское природопользование в XXI веке – современный баланс научных традиций (к 80-летию ММБИ КНЦ РАН) / Тез. докл. междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 1-3 апреля 2015 г.), ММБИ КНЦ РАН. – 2015. – Апатиты: КНЦ – С. 21–23.
- Болдырев В. Л. Процессы отмирания аккумулятивных береговых форм на примере Керченского пролива // Тр. института океанологии АН СССР. – 1958. – Т. 48. – С. 67–87.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИРО. – 1939. – Т. IV. – С. 5–126.
- Головкина Е. М., Набоженко М. В. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (Российский сектор) и заливов Таманского полуострова // Вестник южного научного центра РАН. – 2012. – Т. 8, № 2. – С. 53–61.
- Жадин В. И. Методы гидробиологических исследований. – Москва: Высшая школа, 1960. – 191 с.
- Лейбсон Р. Г. Количественный учет донной фауны Мотовского залива // Труды ВНИРО. – Т. IV. – С. 127–198.
- Лейбсон Р. Г. Дисперсионный анализ в биологии. – Москва: МГУ, 1986. – 200 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 1. Свободноживущие беспозвоночные. Простейшие, губки, кишечнополостные, черви, шупальцевые. – 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, шестиконечные, хордовые. – Киев: Наукова думка, 1972. – 340 с.
- Пасынков А. А. К вопросу о литодинамических процессах в районе острова Коса Тузла // Геология и полезные ископаемые мирового океана. – 2005. – № 2. – С. 120–126.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – Москва: Наука, 1982. – 287 с.
- Фащук Д. Я. Вокруг коровьего брода // Природа. – 2007. – № 11. – С. 3–12.
- Фащук Д. Я., Петренко О. А. Керченский пролив – важная транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. – 2008. – № 1. – С. 16–24.
- Balogh J. Lebensgemeinschaften der Landtiere. – Berlin, 1958. – 560 p.
- Bodenheimer F. S. Precisd'ecologieanimal. – Paris, 1955. – 315 p.
- Pitombo F. B. Phylogenetic analysis of the Balanidae (Cirripedia, Balanomorphs) // Zoologica Scripta. – 2004. – Vol. 33, N 3. – P. 261–276.
- Hurlbert S. H. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // Ecology. – 1971. – Vol. 52. – N 4. – P. 577–586.
- Pielou E. C. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession // Journal of Theoretical Biology. – 1966. – Vol. 10. – P. 370–383.
- Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections // Journal of Theoretical Biology. – 1966. – Vol. 13. – P. 131–144.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. – The University of Illinois Press. – Urbana. – 1949. – 11 p.
- World Register of Marine Species (WoRMS). [Электронный ресурс]. – 2019. Режим доступа URL: <http://www.marinespecies.org/index.php> (дата обращения 30.07.2019)

Terentev A.S., Semik A. M. Macrozoobentos of Tuzla spit (Kerch strait) during the summer of 2013 // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 82–91.

The condition of the zoobenthos was assessed prior to the construction of the Kerch Bridge crossing, part of which passes along the Tuzla Spit. The data, obtained prior to the construction period (July 2013) along the northern and southern spit coasts at the depth range of 1–3 m, on zoobenthos structure and composition are analyzed. Altogether, 30 bottom species were identified with crustaceans and bivalves being characterized by the greatest species diversity: 37 and 27 % of total benthos diversity, correspondingly. Species density varied from 5 to 16 species/m² (with the average of 10.0±1.7 species/m²), the abundance – from 7.472 to 169.425 ind./m² (with the average of 52.000±22.000 ind./m²), whereas the biomass parameters changed from 7 до 182 g/m² (101±28 g/m² on average). Additional and rare species prevailed in the species diversity. It was shown that the rare species made up insignificant part in the zoobenthos abundance and biomass, while most abundance share fell within the constant species; most biomass – within the additional ones. Zoobenthos species diversity was twice as high along the spit northern coast when compared to the southern one as well as species density and abundance parameters (in 1.6–2.2 and 2–4 times, correspondingly). Acarines were reported only off the northern part of the western spit point, their abundance reached 8.182 ind./m², and biomass equaled 0.038 g/m². It was found out that species density and zoobenthos abundance decreased from the western spit point eastwards along both coasts.

Key words: Kerch Strait, Black Sea, zoobenthos, biocenosis structure, abundance, biomass.

Поступила в редакцию 05.08.19

УДК 574.583

Изменения структуры сообществ зоопланктона в процессе эвтрофирования в озерах Среднего Поволжья

Деревенская О. Ю.¹, Мингазова Н. М.¹, Унковская Е. Н.²

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет
Казань, Республика Татарстан, Россия

²Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник
Республика Татарстан, Россия
oderevenskaya@mail.ru

Были проведены исследования 180 разнотипных озер на территории Среднего Поволжья. Для каждого озера находили гидрологические, гидрохимические параметры, показатели сообществ зоопланктона. В составе пелагического зоопланктона озер Среднего Поволжья было выявлено 230 видов. Наибольшее число видов встретилось в мезо-эвтрофных озерах, уменьшалось при увеличении и снижении уровня трофности. Выявлено возрастание численности зоопланктона в процессе эвтрофирования от олиготрофных – к гипертрофным озерам, в сообществах увеличивалась доля коловраток. В ряду олиготрофных – эвтрофных озер наблюдался рост биомассы зоопланктона (от $0,84 \pm 0,34$ до $2,66 \pm 0,26$ г/м³), в высокотрофных озерах биомасса снижалась. Значения биомассы зоопланктона в озерах различных трофических типов укладываются в следующие диапазоны: олиготрофные – <1 г/м³, мезотрофные – 1,0–2, г/м³, эвтрофные – гипертрофные – 2–3 г/м³ и более. Изменение количественных показателей зоопланктона происходит при увеличении доли отдельных групп зоопланктона в общей численности и биомассе и снижении других. В процессе эвтрофирования озер число видов в пробах из гипolimниона снижается, по сравнению с эпи- и металимнионом, наблюдается увеличение численности и биомассы зоопланктона в эпилимнионе, что обычно связано с ухудшением кислородных условий и ростом уровня загрязнения. В сезонном аспекте происходит рост числа видов, приходящихся на одну пробу от зимы – к лету и снижение осенью. Наибольшие значения численности и биомассы зоопланктона в озерах всех типов наблюдались в летний период, а наименьшие – в зимний.

Ключевые слова: трофность, структура сообществ, биоразнообразие, зоопланктон, озера.

ВВЕДЕНИЕ

Трофический статус водоемов определяется величиной первичной продукции и зависит от количества поступающих соединений биогенных элементов (Алимов и др., 2013). В естественных условиях изменение трофического статуса происходит очень медленно, тогда как антропогенное воздействие существенно ускоряет этот процесс.

Процесс эвтрофирования оказывает существенное влияние на все компоненты водной экосистемы и приводит к их трансформации. Воздействие проявляется в изменении видового состава сообществ водных организмов, количественных показателей, интенсивности продукционных процессов (Андроникова, 1996; Алимов и др., 2013; Derevenskaya et al., 2017 и др.). Сообщества зоопланктона связаны с другими компонентами водных экосистем потоками вещества и энергии и также изменяются определенным образом в процессе эвтрофирования.

Видовой состав зоопланктона формируется под влиянием абиотических и биотических факторов и является достаточно надежным показателем при оценке трофности озер. Изменение трофического статуса в процессе эвтрофирования приводит к исчезновению одних видов и появлению других, смене доминирующих видов и сокращению числа видов-доминантов (Андроникова, 1996; Haberman, Haldna, 2014; Adamczuk et al., 2015; Dembowska et al., 2015; Ochocka, Pasztaleniec, 2016; Perbiche-Nevesa, et al., 2016). Выявить полный видовой состав зоопланктона в водоеме непросто, обычно исследуется какой-то один экологический комплекс видов, увеличение продолжительности исследований существенно увеличивает список видов, поэтому возникают сложности с выявлением закономерностей, связывающих трофический тип водоема с общим числом видов в нем, за исключением водоемов с

экстремальными экологическими условиями (Андроникова, 1996), а также сильно загрязненных (Деревенская, Мингазова, 1998).

Согласно литературным данным средняя масса зоопланктеров уменьшается с увеличением уровня трофности вследствие того, что начинают преобладать коловратки с небольшой индивидуальной массой и некрупные ракообразные, способные питаться мелкими водорослями и бактериальной пищей (Крючкова, 1987; Ejsmont-Karabin, Karabin, 2013; Ochocka, Pasztaleniec, 2016 и др.). Польские исследователи отмечали наибольшую массу зоопланктеров в мезотрофных озерах вследствие преобладания крупных ракообразных над коловратками и снижение индивидуальной массы по мере эвтрофирования озер (Haberman, Haldna, 2014; Jekatierynczuk-Rudczyk et al., 2014; Ochocka, Pasztaleniec, 2016 и др.).

Одним из характерных признаков эвтрофирования озер является возрастание количественных показателей зоопланктона, прежде всего численности (Китаев, 1984; Karabin, 1986; Андроникова, 1996; Haberman, Haldna, 2014). В отношении биомассы в литературе не единого мнения. Так, в классификации С. П. Китаева (1984) водоемы эвтрофного типа характеризуются наибольшими значениями биомассы, но в ряде других работ отмечается снижение биомассы в водоемах высокой трофности в связи с преобладанием в сообществах коловраток с невысокой индивидуальной массой.

Цель данной работы – выявить характерные черты сообществ зоопланктона в озерах Среднего Поволжья, различающихся по уровню трофности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Среднее Поволжье – часть Русской равнины, занимает площадь 146,4 тыс. км², по административному делению включает республики Марий Эл, Татарстан, Чувашию и Ульяновскую область. По своему положению территория Среднего Поволжья относится к двум ландшафтно-географическим зонам (лесной и лесостепной). Климат региона умеренно континентальный (Озера Среднего..., 1976).

В период с 1989 по 2017 год было исследовано 180 разнотипных озер Среднего Поволжья, для каждого из них определяли гидрологические, гидрохимические параметры, показатели сообществ зоопланктона.

Пробы зоопланктона отбирали в летний период однократно, либо на протяжении нескольких лет. На глубоководных станциях пробы отбирали облавливая слои воды, выделенные в соответствии со стратификацией воды по температуре при помощи сети Джеди (размер ячеи – 100 мкм). В мелководных озерах пробы отбирали процеживая воду через сеть Апштейна (50–100 л) или облавливая сетью Джеди весь столб воды от дна до поверхности. Камеральная обработка включала определение видового состава зоопланктона, его численности и биомассы согласно общепринятым гидробиологическим методикам (Методические..., 1982).

Пробы воды для гидрохимического анализа отбирали отдельно из поверхностных и придонных слоев воды. Прозрачность воды, электропроводность, содержание растворенного кислорода измеряли, как правило, непосредственно на водоеме. В лабораторных условиях находили содержание органических веществ, концентрации PO_4^{3-} , NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , Ca^{2+} , Mg^{2+} , HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^- , жесткость и минерализацию воды. Для оценки трофического статуса озер рассчитывали индекс Карлсона (Carlson, 1977) по величине прозрачности воды. Кроме олиго-, мезо-, эвтрофных и гипертрофных озер были выделены две промежуточные группы озер: олиго-мезотрофные и мезо-эвтрофные.

Выявление взаимосвязи абиотических и биотических показателей проводилось с использованием методов статистического анализа. Массив данных включал 414 наблюдений, состоявших из 66 качественных и количественных признаков. Данные были проверены на нормальность распределения с помощью критерия Шапиро-Уилка. Для выявления характера и силы взаимного влияния абиотических и биотических факторов использован метод канонических корреляций. Статистический анализ был выполнен с помощью пакетов SAS 9.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В составе пелагического зоопланктона озер Среднего Поволжья в ходе настоящих исследований было выявлено 230 видов, из них коловраток – 107 (45,6 %), ветвистоусых ракообразных – 76 (33,6 %), веслоногих ракообразных – 47 (20,8 %). Встреченные виды зоопланктона относились к 36 семействам 14-ти отрядов коловраток и ракообразных.

Число видов зоопланктона, выявленных в водоемах с различным уровнем трофности, было разным. В среднем, наибольшее число видов было выявлено в мезо – эвтрофных озерах (табл. 1) (сравнивали между собой только те озера, где проводились еженедельные или многолетние исследования, охватывающие разные сезоны года).

Таблица 1

Число выявленных видов зоопланктона в озерах с различным уровнем трофности

Трофический статус	Число видов	Min–Max
Олиго-мезотрофные	48	31–64
Мезотрофные	56	46–72
Мезо-эвтрофные	63	50–69
Эвтрофные	59	40–82

Встречаемость видов зоопланктона в озерах различной трофности была неодинаковая. В зависимости от встречаемости в водоемах с тем или иным трофическим статусом можно выделить 3 группы видов. 1) Виды – предпочитающие условия с низкой трофностью, при повышении ее уровня их встречаемость снижается, а в высокотрофных озерах они не обнаруживаются (*Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Conochilus hippocrepis* (Schrank, 1803), *C. unicornis* Rousselet, 1892, *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Daphnia* (*Daphnia*) *hyalina* (Leydig, 1860, *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina* Leydig, 1860, *Daphnia* (*Daphnia*) *cristata* Sars, 1862, *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888)). 2) Виды, встречающиеся в широком диапазоне условий, в озерах с различным уровнем трофности (кроме крайних) (*Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *K. quadrata* (Muller, 1786), *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943, *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Muller, 1785), *Daphnia* (*Daphnia*) *cucullata* Sars, 1862, *Diaphanosoma brachyurum* (Lieven, 1848), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857). 3) Виды, отсутствующие в озерах с низким уровнем трофности и широко представленные озерах с высоким уровнем трофности (*Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776, *B. diversicornis* (Daday, 1883), *B. quadridentatus* Hermann, 1783, *Trichocerca* (s. str.) *pusilla* (Lauterborn, 1898)).

Число доминирующих видов, выделенных по численности зоопланктона, показывает тенденцию к увеличению в мезотрофных и мезо-эвтрофных озерах и к снижению – в эвтрофных – гипертрофных (рис. 1). Число видов-доминантов, выделенных по биомассе было наибольшим в олиго-мезотрофных и мезотрофных водоемах, а далее намечается тенденция к их снижению в ряду мезо-эвтрофные – гипертрофные.

Таким образом, в отношении числа доминирующих видов, выделенных по численности, заметное их снижение наблюдается в гипертрофных озерах, а по биомассе – в мезо-эвтрофных – гипертрофных, что согласуется с опубликованными ранее результатами (Андроникова, 1996). Это объясняется тем, что увеличение трофического статуса сопровождается ухудшением физико-химических условий, снижением концентрации растворенного кислорода в воде, повышением содержания органических веществ. В результате этого выживают и преобладают в сообществе наиболее устойчивые к загрязнению виды. Смена доминирующих видов зоопланктона в процессе эвтрофирования от олиго- до гипертрофных озер происходит в следующей последовательности. Коловратки *K. longispina* и *C. unicornis* в составе доминирующего комплекса постепенно заменяются ветвистоусыми ракообразными – фильтраторами (*Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Muller, 1785), *D. cucullata*, *B. longispina* и

B. longirostris) и веслоногими *E. graciloides*. При дальнейшем повышении трофического статуса в сообществах начинают преобладать коловратки *K. cochlearis*, *K. quadrata*, *F. longiseta*, *B. angularis*, способные питаться бактериальной пищей, количество которой возрастает с увеличением трофического статуса, при этом возрастает и доля хищных коловраток рода *Asplanchna*. В гипертрофных озерах доминируют коловратки родов *Brachionus* и *Filinia*.

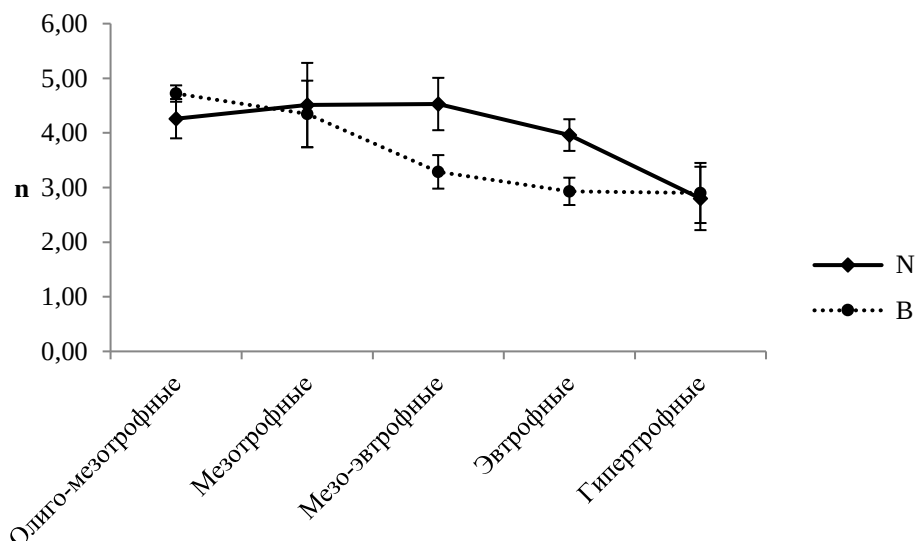


Рис. 1. Среднее число доминирующих видов (n), выделенных по численности (N) и биомассе (B) зоопланктона в озерах с различным уровнем трофности

В исследованиях озер Среднего Поволжья выявлено возрастание численности зоопланктона в процессе эвтрофирования от олиготрофных – к гипертрофным озерам (рис. 2) (от $133,9 \pm 60,3$ до $1004,1 \pm 619,9$ тыс. экз./м³). В озерах, отнесенных к гипертрофным, величины численности сильно варьировали, они могли быть как очень высокими, так и низкими. Из групп зоопланктона наибольший отклик на повышение трофического статуса проявляют коловратки. Особенно резкое увеличение их численности наблюдается в высокотрофных озерах, доля Copepoda и Cladocera снижается. Хотя по данным некоторых исследователей может наблюдаться и противоположная картина (Haberman, Haldna, 2014; Adamczuk et al., 2015; Costa et al., 2016a; Costa et al., 2016b).

В ряду олиготрофные – эвтрофные озера наблюдается рост средней биомассы зоопланктона – от $0,84 \pm 0,34$ до $2,66 \pm 0,26$ г/м³ (рис. 2), но в высокотрофных озерах происходит снижение биомассы зоопланктона (до $2,48 \pm 1,17$ г/м³). В обобщенном виде биомасса зоопланктона в озерах Среднего Поволжья различных трофических типов укладывается в следующие диапазоны: олиготрофные – < 1 г/м³, мезотрофные – $1,0\text{--}2,0$ г/м³, эвтрофные – гипертрофные – $> 2\text{--}3$ г/м³.

Изменение количественных показателей зоопланктона происходит при увеличении доли отдельных групп в общей численности и биомассе при снижении других. Среди коловраток, по мере увеличения трофического статуса снижается доля в общей численности *Kellicottia* и возрастает *Brachionus*, в гипертрофных озерах их доля может превышать 50 % общей численности. Эта тенденция отмечена многими исследователями (Karabin, 1986, Андроникова, 1996, Haberman, Haldna, 2014 и др.). Коловратки *Asplanchna* имеют наибольшую долю в общей численности зоопланктона в эвтрофных озерах (10 %), *Polyarthra* наиболее многочисленны в мезотрофных (11 %) и мезо-эвтрофных (6,4 %) озерах, а *Keratella* – в водоемах с трофическим статусом от мезотрофного до эвтрофного (17–24 % общей численности). Коловратки *F. longiseta* в среднем составляли 8 % общей численности, но в

гипертрофных озерах их доля достигала 18 %, по литературным данным они считаются индикаторами эвтрофных вод (Hakkari, 1972; Ejsmont-Karabin, Karabin, 2013; Haberman, Haldna, 2014).

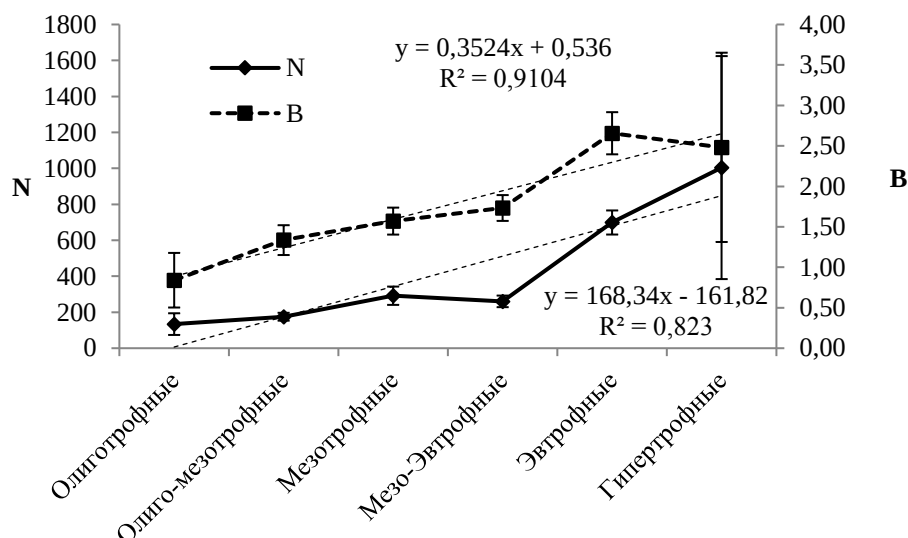


Рис. 2. Зависимость средней численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона от уровня трофности

Ветвистоусые ракообразные *Bosmina* вносят наибольший вклад в образование численности в мезо-эвтрофных и эвтрофных озерах (8 и 11 % соответственно). По литературным данным ветвистоусые рачки *B. longirostris* отмечаются многими исследователями, как виды, характерные для эвтрофных вод (Ejsmont-Karabin, Karabin, 2013; Haberman, Haldna, 2014; Adamczuk et al., 2015). Рачки *Daphnia* наиболее многочисленны в олиго-мезотрофных, мезотрофных и мезо-эвтрофных условиях (5–7 % общей численности), рачки *Ceriodaphnia* наиболее представлены в олиго-мезотрофных озерах (7 %), по мере увеличения трофического статуса водоемов их доля в общей численности зоопланктона снижается.

Из веслоногих ракообразных *Thermocyclops* был более многочисленным в мезо-эвтрофных и эвтрофных озерах (2–3 % общей численности). Это согласуется с литературными данными, так *M. leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) отмечались как виды, начинающие преобладать в эвтрофных водах (Ejsmont-Karabin, Karabin, 2013). Рачки *Eudiaptomus* в олиго-мезотрофных, мезотрофных и мезо-эвтрофных условиях составляли от 2 до 3,8 % в общей численности и показали тенденцию к снижению при повышении уровня трофности. Предпочтение ими водоемов с невысоким уровнем трофности подтверждается литературными данными (Haberman, Haldna, 2014). Довольно большую долю в общей численности зоопланктона составляли ювенильные стадии циклопов (от 7 до 25 %), наименьшие величины были в олиготрофном озере.

В биомассе коловраток ведущую роль играли хищные коловратки *Asplanchna* в озерах с различным трофическим статусом, за исключением олиготрофных, где преобладали коловратки *Conochilus*. Доля *Asplanchna* в общей биомассе зоопланктона повышается от олиго-мезотрофных озер до эвтрофных, где составляет 32 %, в гипертрофных – понижается до 20 %. В гипертрофных озерах наибольший вклад в образование биомассы вносили коловратки *Brachionus* (40 %). Доля *Filinia* в общей биомассе зоопланктона была невелика, наибольшая – в гипертрофных озерах (2 %). Биомасса *Kellicottia* в олиго-мезотрофных водоемах составляла 2,4 %, снижалась по мере увеличения уровня трофности. Доля *Keratella* была наиболее высокой в мезотрофных и мезо-эвтрофных озерах, составляла около 1,5 %, *Polyarthra* – в мезотрофных озерах (3,6 %), *Trichocerca* – в эвтрофных (3 %).

Из ветвистоусых ракообразных наибольший вклад в биомассу вносили дафнии (от 7 до 30 %). В олиготрофных озерах их биомасса составляла 29,4 %, в мезо-эвтрофных – 25 %. Однако, в олиготрофных условиях *Daphnia* был представлен *D. hyalina*, а в мезо-эвтрофных – *D. cucullata* и *Daphnia (Daphnia) longispina* O.F. Muller, 1785. Ветвистоусые рачки *Bosmina* составлял в озерах различных трофических типов от 4,5 до 12 %. Наибольшая доля рачков этого рода была в эвтрофных озерах. В озерах с низким трофическим статусом преобладали *B. longispina*, а с высоким – *B. longirostris*. Доля представителей *Ceriodaphnia* была наиболее высокой в олиго-мезотрофных водоемах (13 %) и снижается по мере увеличения трофического статуса. Доля *Diaphanosoma* в озерах различного трофического статуса не превышала 3,5 %. В олиготрофном озере около 2 % составляли *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855.

Из веслоногих ракообразных в олиготрофном озере были многочисленны рачки *Heteroscope* (11,5 %). Представителей *Eudiaptomus* более всего было в олиго-мезотрофных и мезотрофных озерах (18 %), их доля уменьшается при снижении и увеличении уровня трофности. Доля *Acanthocyclops* была наиболее высока в мезо-эвтрофных озерах (2,1 %), *Cyclops* – в олиго-мезотрофных (9,5 %) и мезотрофных (1,5 %). Доля рачков *Thermocyclops* увеличивается с повышением уровня трофности (от 2,6 % в олиго-мезотрофных до 8,9 % в эвтрофных). Весьма существенную долю от общей биомассы зоопланктона составляли ювенильные стадии циклопов (от 15 до 34 %).

Наши исследования выявили тенденцию снижения средней индивидуальной массы (w , мг) зоопланктона при повышении уровня трофности (рис. 3). Однако средние значения биомасс были ниже, по сравнению с данными Н. М. Крючковой (1987).

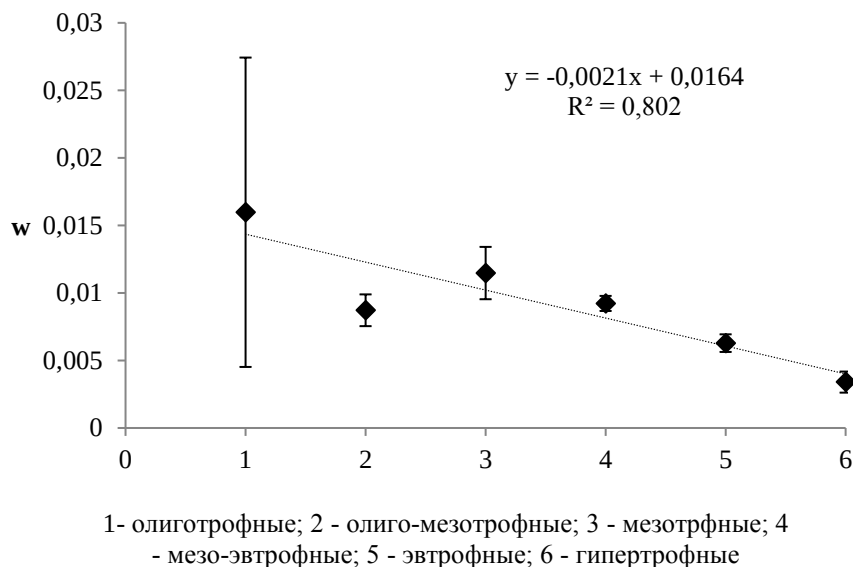


Рис. 3. Изменение средней массы организмов (w , мг) при различном уровне трофности

Исследование распределения зоопланктона озер Среднего Поволжья по глубинам выявило, что среднее число видов, встреченных на разных горизонтах, в олиго-мезотрофных и мезотрофных озерах изменяется незначительно, в пределах ошибки среднего, но все же есть тенденция к снижению в гипolimнии (табл. 1). В мезо-эвтрофных и эвтрофных озерах среднее число видов зоопланктона, приходящихся на одну пробу было наибольшим в эпилимнии и снижалось в мета- и, особенно, в гипolimнии. Для эвтрофных озер это связано с ухудшением кислородных условий, высокими концентрациями органических веществ, загрязнителей.

Таблица 1

Среднее число видов в пробе в озерах с различным уровнем трофности
на разных горизонтах

Горизонт	Олиго- трофные	Олиго-мезо- трофные	Мезо- трофные	Мезо- эвтрофные	Эвтрофные
Эпилимнион	5	12,97±1,63	16,09±0,57	14,81±0,79	15,40±1,97
Металимнион	10	12,85±1,75	15,52±1,43	13,74±1,32	14,02±1,99
Гиполимнион	9	11,73±1,07	14,79±0,95	11,46±0,81	10,74±2,37

В распределении численности и биомассы зоопланктона по горизонтам также выявлены различия. Наибольшие показатели характерны для эпи- и металимниона, наименьшие – для гиполимниона (табл. 2). Кроме того, в процессе эвтрофирования увеличивается абсолютная численность зоопланктона. По численности во всех слоях воды обычно преобладали коловратки.

Таблица 2

Средняя численность (тыс.экз./м³) зоопланктона озер Среднего Поволжья
в разных слоях воды

Таксономи- ческие группы	Олиго- трофные (n=1)	Олиго- мезотрофные (n=20)	Мезотрофные (n=32)	Мезо- эвтрофные (n=74)	Эвтрофные (n=28)
Эпилимнион					
Rotifera	89,558	119,71±25,12	70,79±18,14	204,23±±56,29	221,78±87,76
Cladocera	0,63	62,97±16,67	60,02±15,40	92,79±22,95	110,12±42,23
Copepoda	2,56	83,41±39,57	76,81±24,99	156,41±39,49	179,97±46,55
Всего	92,748	269,48±66,38	207,62±51,44	453,43±91,23	511,86±109,46
Металимнион					
Rotifera	167,54	171,73±82,72	88,46±44,92	120,71±44,04	105,10±36,39
Cladocera	3,006	36,03±13,84	41,48±9,97	31,05±10,03	44,16±22,33
Copepoda	12,399	43,23±11,57	49,71±15,60	57,63±19,57	50,16±16,74
Всего	182,945	255,79±91,61	179,64±64,36	209,39±56,64	199,42±56,42
Гиполимнион					
Rotifera	47,291	105,28±54,32	147,13±98,64	19,82±5,84	15,47±12,05
Cladocera	0,632	13,14±9,70	7,01±3,07	11,30±7,51	3,32±2,85
Copepoda	15,384	12,32±9,16	10,28±4,34	25,53±13,93	6,97±5,80
Всего	63,307	131,32±71,68	164,42±101,10	56,65±22,09	25,76±20,70

Примечание к таблице. n – число измерений.

В олиготрофных и олиго-мезотрофных озерах разница в численности зоопланктона на разных горизонтах менее выражена. В мезотрофных и, особенно, в мезо-эвтрофных и эвтрофных озерах численность зоопланктона в поверхностных слоях воды существенно выше, по сравнению с придонными и обычно связана с ухудшением кислородных условий и ростом уровня загрязнения (рис. 4).

Биомасса зоопланктона в олиготрофном озере была более высокой в гиполимнионе, здесь преобладали веслоногие ракообразные (табл. 3). В олиго-мезотрофных и мезотрофных озерах биомассы в эпи- и металимнионе были сходными. В олиго-мезотрофных преобладали

Cladocera, в мезотрофных – Copepoda. В гипolimнии преобладали Copepoda. В мезо-эвтрофных и эвтрофных наибольшие биомассы были в эпилимнии, а в мета- и, особенно, в гипolimнии, существенно снижаются. В мезо-эвтрофных озерах из групп зоопланктона преобладали Cladocera, в эвтрофных – в эпилимнии – коловратки, в металимнии – ветвистоусые, в гипolimнии – веслоногие ракообразные.

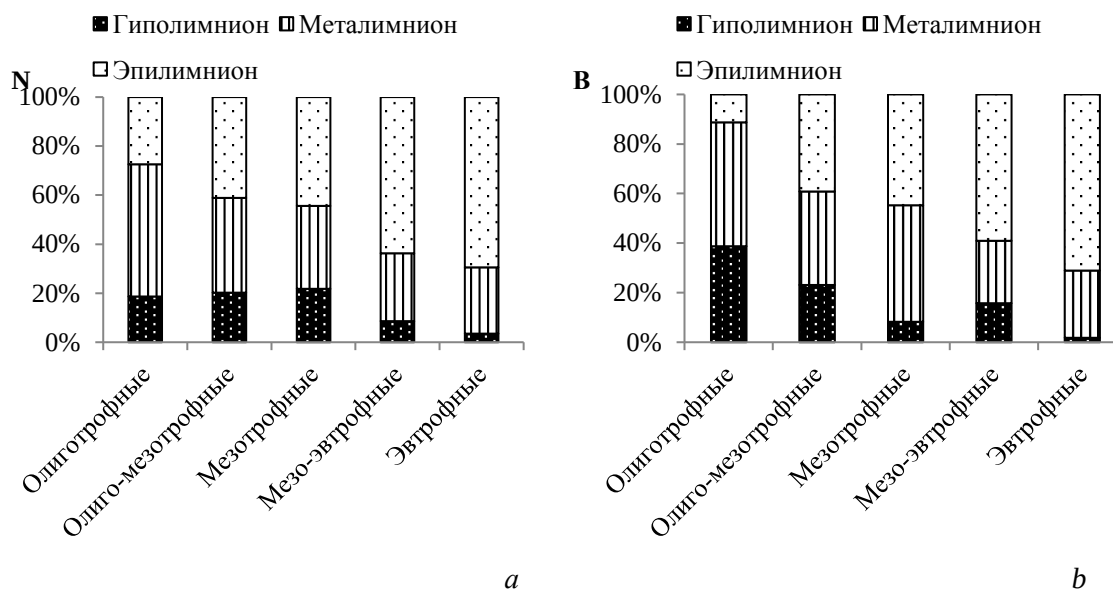


Рис. 4. Доля (%) количественных показателей зоопланктона на разных горизонтах
a – численность, *b* – биомасса.

Таблица 3

Средняя биомасса (г/м³) зоопланктона озер Среднего Поволжья в разных слоях воды

Таксономические группы	Олиго-трофные (n=1)	Олиго-мезотрофные (n=20)	Мезо-трофные (n=32)	Мезо-эвтрофные (n=74)	Эвтрофные (n=28)
Эпилимнион					
Rotifera	0,10	0,22±0,04	0,38±0,11	0,59±0,15	1,76±1,16
Cladocera	0,02	0,52±0,17	1,01±0,39	1,33±0,37	1,19±0,33
Copepoda	0,05	0,44±0,12	1,67±0,45	1,31±0,38	1,17±0,41
Всего	0,18	1,21±0,28	3,06±0,65	3,22±0,66	3,99±1,43
Металимнион					
Rotifera	0,19	0,27±0,12	0,56±0,07	0,21±0,06	0,44±0,15
Cladocera	0,33	0,43±0,12	0,77±0,27	0,86±0,42	0,55±0,29
Copepoda	0,27	0,43±0,13	1,59±0,79	0,65±0,22	0,58±0,36
Всего	0,79	1,23±0,23	2,92±1,08	1,72±0,55	1,74±0,76
Гиполимнион					
Rotifera	0,04	0,13±0,06	0,19±0,11	0,03±0,00	0,04±0,03
Cladocera	0,05	0,21±0,12	0,09±0,04	0,56±0,43	0,04±0,03
Copepoda	0,52	0,35±0,28	0,25±0,09	0,26±0,12	0,03±0,02
Всего	0,61	0,72±0,42	0,53±0,11	0,85±0,52	0,23±0,22

Примечание к таблице. n – число исследованных озер.

При увеличении трофического статуса водоема наблюдается существенное увеличение биомассы зоопланктона в эпилимнионе и снижение – в гипolimнионе (рис. 4).

Сезонная динамика зоопланктона обусловлена сменой жизненных циклов организмов. Наиболее выражена сезонная динамика в водных экосистемах умеренной зоны, связана с периодичностью смены четко выраженных сезонов года. Сезонная структура зоопланктона тесно связана со сроками и типом размножения массовых видов (Константинов, 1986).

В Среднем Поволжье летом в озерах всех трофических типов летом отмечается наибольшее число видов в пробах. Среднее число видов в пробе снижается весной и осенью и наиболее низкое в подледный период, что обусловлено неблагоприятным температурным, кислородным режимом и другими абиотическими факторами. Отмечена неравномерность в распределении количественных показателей зоопланктона по сезонам года (рис. 5). Наибольшие средние численности зоопланктона в озерах всех типов наблюдались в летний период, а наименьшие величины – в зимний. В процессе эвтрофирования отмечен рост абсолютных величин количественных показателей зоопланктона.

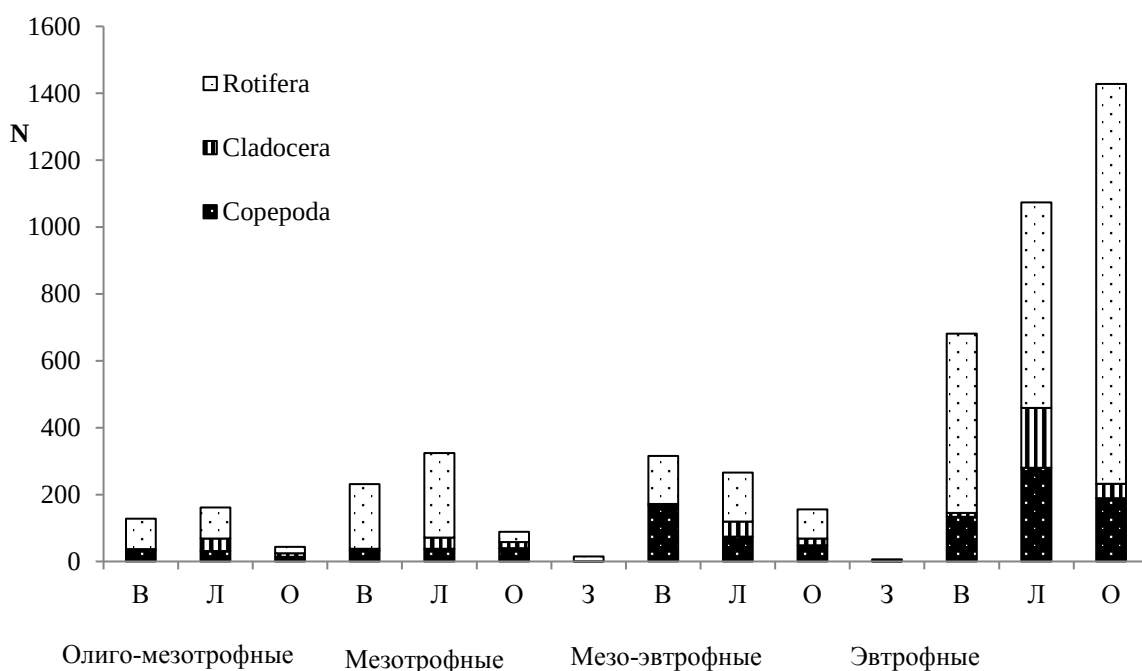


Рис. 5. Изменение численности (N, тыс. экз./м³) зоопланктона в озерах с различным уровнем трофности по сезонам (З – зима, В – весна, Л – лето, О – осень)

Средняя биомасса зоопланктона в озерах Среднего Поволжья была наиболее высокой летом. По мере увеличения трофического статуса в озерах прослеживается увеличение средних биомасс зоопланктона за вегетационный период (рис. 6).

Для выявления взаимосвязей между показателями зоопланктона и параметрами окружающей среды были выполнены статистические исследования. Метод канонических корреляций позволяет находить максимальные корреляционные связи не между случайными величинами, а между двумя группами случайных величин. Новые канонические величины выбираются таким образом, чтобы их координаты непосредственно указывали значение корреляции (Дубров и др., 2003). Коэффициент корреляции r , показывает как силу, так и направление связи между независимой и зависимой переменными (Донелли, 2007; Статистика..., 2015).

Была проанализирована взаимосвязь между набором признаков, названных «Численность зоопланктона», включавшим три показателя: численность коловраток, численность ветвистоусых и численность веслоногих ракообразных и группой физико-химических показателей воды, изменяющихся в процессе эвтрофирования озер и часто

используемых для характеристики качества воды (прозрачность воды, содержание кислорода в поверхностных и придонных слоях воды, pH в поверхностных и придонных слоях воды, средний ранговый показатель в поверхностных и придонных слоях воды). Таким образом, анализировалось три параметра зоопланктона и семь параметров, характеризующих физико-химические показатели воды.

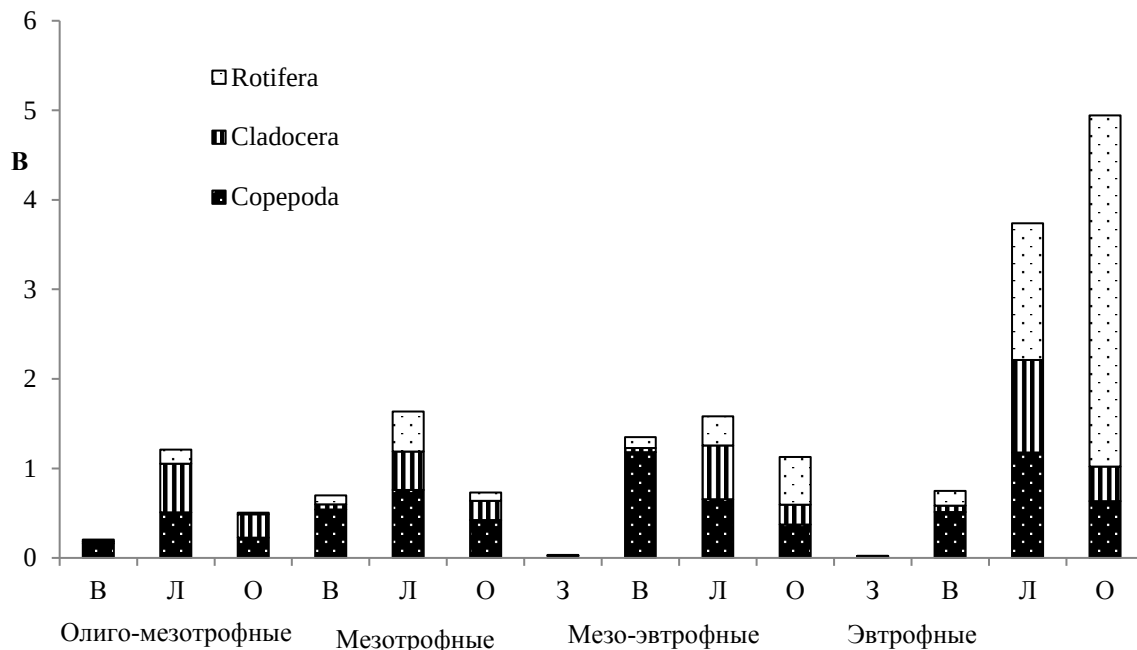


Рис. 6. Изменение биомассы (В, г/м³) зоопланктона в озерах с разным уровнем трофности по сезонам (З – зима, В – весна, Л – лето, О – осень)

Для первого решения каноническая корреляция между численностью зоопланктона и показателями, характеризующими качество воды составила 0,299, скорректированный на объем данных коэффициент корреляции составил 0,248, не очень высокий, но первая каноническая корреляция статистически значима ($P=0,0031$). Далее были рассчитаны стандартизованные коэффициенты связи между численностью зоопланктона и канонической осью. Для оси «Численность зоопланктона» наибольший вес имеют коэффициенты показателей «Численность коловраток» (0,6259), «Численность веслоногих ракообразных» (0,5432). Для оси «Гидрохимические показатели воды» наибольший вес имеют: величина прозрачности воды (–0,936), содержание кислорода в придонных слоях воды (0,5762), pH воды на поверхности (–0,5546) и pH придонных слоев воды (0,3080). Величины показателей «Прозрачность воды» и «Численность зоопланктона» имеют обратную зависимость. Таким образом, показано, что из таксономических групп зоопланктона наибольший отклик на изменение анализируемых физико-химических показателей воды проявляет численность коловраток. Наиболее сильно изменяющимися физико-химическими показателями воды является прозрачность воды, содержание кислорода в придонных слоях воды и pH поверхностных слоев воды.

Далее методом канонических корреляций была проанализирована взаимосвязь между набором признаков «Численность ветвистоусых ракообразных», включавших численность наиболее распространенных в Среднем Поволжье родов ветвистоусых ракообразных (*Bosmina*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, сумма всех остальных Chydoridae) и набором признаков «Биогенные элементы» (азот минеральный в поверхностных и придонных слоях воды, фосфаты в поверхностных и придонных слоях воды, железо в поверхностных слоях воды). Такой же анализ проводился для набора признаков «Численность

веслоногих ракообразных» (родов *Eudiaptomus*, *Acanthocyclops*, *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops* и науплиусы и копепоидиты).

Число новых канонических переменных равно 5, что соответствует наименьшему количеству признаков в анализируемых наборах данных. Для первого решения каноническая корреляция между численностью ветвистоусых и содержанием биогенных элементов в воде составила 0,7795, скорректированный на объем данных коэффициент корреляции составил 0,7657, для веслоногих ракообразных – 0,5856 и 0,5545 соответственно. Значения коэффициентов довольно высокие, то есть их содержание оказывает большее влияние на численность ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Уровень значимости для первой канонической корреляции $P < 0,0001$.

Для оси «Численность ветвистоусых ракообразных» наибольший вес имеют стандартизированные коэффициенты показателей численность видов родов *Chydorus* (3,9949) и *Chydoridae* (–3,9059), а для оси «Биогенные элементы» – «Азот минеральный в поверхностных слоях» (1,0500). Таким образом, в наибольшей степени на увеличение содержания минерального азота из ветвистоусых реагируют увеличением численности рачки *Chydorus*, а другие хидориды, наоборот, свою численность снижают.

Для оси «Численность веслоногих ракообразных» наибольшие стандартизированные коэффициенты имеют показатели «Численность *Eudiaptomus*» (0,8586) и «Численность *Cyclops*» (0,3226). Для оси «Биогенные элементы» наибольший коэффициент, также как и в предыдущем случае имеет показатель «Азот минеральный в поверхностных слоях воды» (0,7493), далее «Азот минеральный в придонных слоях» (0,293) и «Фосфаты в придонных слоях» (–0,2751) и «Фосфаты в поверхностных слоях» (0,2148). Таким образом, из родов веслоногих ракообразных с содержанием минерального азота более всего связаны рачки *Eudiaptomus*. Вероятно, это связано с тем, что они, в отличие от других видов веслоногих ракообразных не являются хищниками и их численность зависит от присутствия достаточного количества фитопланктона, который, в свою очередь, увеличивает свою численность при увеличении в воде соединений биогенных элементов, в частности азота.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наибольшее число видов было выявлено в мезо – эвтрофных озерах. Частота встречаемости видов в озерах с различным трофическим статусом неодинакова. Число доминирующих видов, выделенных по численности, заметно снижается в гипертрофных озерах.

Выявлено возрастание численности зоопланктона в процессе эвтрофирования от олиготрофных – к гипертрофным озерам (от $133,9 \pm 60,3$ до $1004,1 \pm 619,9$ тыс. экз./м³), при этом в сообществе увеличивается доля коловраток. В ряду олиготрофные – эвтрофные также наблюдается рост значений биомассы зоопланктона от $0,84 \pm 0,34$ до $2,66 \pm 0,26$ г/м³. В высокотрофных озерах эти значения снижаются (до $2,48 \pm 1,17$ г/м³). Биомасса зоопланктона в озерах различных трофических типов укладывается в следующие диапазоны: олиготрофные – < 1 г/м³, мезотрофные – $1,0 - 2,0$ г/м³, эвтрофные – гипертрофные – $> 2 - 3$ г/м³. Изменение количественных показателей зоопланктона происходит при увеличении доли отдельных таксономических групп (часто такой группой бывают коловратки) в общей как численности, так и биомассе за счет снижения других.

В процессе эвтрофирования озер число видов в пробах из гипolimниона снижается, по сравнению с эпи- и металимнионом. При увеличении трофического статуса наблюдается увеличение численности и биомассы зоопланктона в эпилимнионе, снижение в гипolimнионе, что обычно связано с ухудшением кислородных условий и ростом уровня загрязнения.

В сезонном аспекте наблюдается рост числа видов, приходящихся на одну пробу от зимы к лету и их снижение осенью. Наибольшие значения численности и биомассы зоопланктона в озерах всех типов наблюдались в летний период, а наименьшие – в зимний.

Благодарности. Авторы выражают глубокую благодарность инженеру лаборатории Оптимизации водных экосистем КФУ Л. Р. Павловой за выполнение физико-химических анализов воды. Также выражаем глубокую благодарность за помощь в проведении статистических расчетов к. т. н. В. П. Леонову (Центр BIOSTATISTICA).

Список литературы

- Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. – СПб.: Наука, 2013. – 339 с.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. – СПб.: Наука, 1996. – 189 с.
- Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М. Сообщества зоопланктона озер при их загрязнении и восстановлении// Гидробиологический журнал. – 1998. – Т. 34, № 4. – С. 50–55.
- Донелли Р. А. (мл.) Статистика. – Москва: Астрель: АСТ, 2007. – 367 с.
- Дубров А. М., Мхитарян В. С., Трошин Л. И. Многомерные статистические методы: Учебник. – М.: Финансы и статистика, 2003. – 352 с.
- Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. – М.: Наука, 1984. – 207 с.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.
- Крючкова Н. М. Структура сообщества зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. – Л.: Наука, 1987. – С. 184–198.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. – Л.: Зоологический ин-т АН СССР – Гос НИОРХ, 1982. – 33 с.
- Озера Среднего Поволжья. – Л.: Наука, 1976. – 236 с.
- Статистика для всех. – М.: ДМК Пресс, 2015. – 586 с.
- Adamczuk M., Mieczan T., Tarkowska-Kukuryk M., Demetraki-Paleolog A. Rotatoria–Cladocera–Copepoda relations in the long-term monitoring of water quality in lakes with trophic variation (E. Poland)// Environmental Earth Sciences – 2015. – N 73. – P. 8189–8196.
- Carlson R. A trophic state index for lakes // Limnology and oceanography. – 1977. – Vol. 22, N 2. – P. 361–369.
- Costa B. N., Pinheiro S. C., Amado L. L., Lima M. O. Microzooplankton as a bioindicator of environmental degradation in the Amazon. // Ecological Indicators. – 2016a. – N 61. – P. 526–545.
- Costa B. N., Pinheiro S. C., Lima M. O. Amado L. L., Microzooplankton as an indicator of environmental quality at an industrial complex in the Brazilian Amazon // Ecological Indicators. – 2016b. – N 66. – P. 220–229.
- Dembowska E. A., Napiórkowski P., Mieszczańin T., Józefowicz S. Planktonic indices in the evaluation of the ecological status and the trophic state of the longest lake in Poland // Ecological Indicators. – 2015. – N 56. – P. 15–22.
- Derevenskaya O., Unkovskaya E., Kosova M. Indices of zooplankton in assessing the ecological state of lake Ilinskoe (Russia) // Turkish Online Journal of Design Art and Communication. – 2017. – Vol. 7. – P. 1787–1794.
- Ejsmont-Karabin J., Karabin A. The suitability of zooplankton as lake ecosystem indicators: crustacean trophic state index // Polish Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 61, N 3. – P. 561–573.
- Haberman J., Haldna M. Indices of zooplankton community as valuable tools in assessing the trophic state and water quality of eutrophic lakes: long term study of Lake Võrtsjärv // Journal Limnology. – 2014. – Vol. 73, N 2. – P. 263–273.
- Hakkari L. Zooplankton species as indicators of environment // Aqua fennica, Helsinki. – 1972. – P. 46–54.
- Jekatierynczuk-Rudczyk E., Zieliński P., Grabowska M., Ejsmont-Karabin J., Karpowicz M., Więcko A. The trophic status of Suwałki Landscape Park lakes based on selected parameters (NE Poland) // Environmental Monitoring and Assessment. – 2014. – N 186. – P. 5101–5121.
- Karabin A. Pelagic zooplankton (Rotatoria + Crustacea) variation in the process of lake eutrophication. Structure and quantitative features // Ekologia Polska. – 1986. – Vol. 33, N 4. – P. 567–616.
- Ochocka A., Pasztaleniec A. Sensitivity of plankton indices to lake trophic conditions // Environmental Monitoring and Assessment. – 2016. – 188: 622 DOI 10.1007/s10661-016-5634-3
- Perbiche-Neves G., Saito V. S., Previattell D., Rochac C. E. F., Nogueira M. G. Cyclopoid copepods as bioindicators of eutrophication in reservoirs: Do patterns hold for large spatial extents? // Ecological Indicators. – 2016. – N 70. – P. 340–347.

Derevenskaya O. Y., Mingazova N. M., Unkovskaya E. N. Changes in the structure of zooplankton communities in the lakes of the Middle Volga region (Russia) during eutrophication // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 92–104.

In the period from 1989 to 2017, 180 different types of lakes in the Middle Volga region (Russia) were investigated. Hydrological, hydrochemical parameters, indicators of zooplankton communities were found for each lake. In the pelagic zooplankton of the lakes of the Middle Volga region, 230 species were identified. The largest number of species was found in meso-eutrophic lakes, decreased with increasing and decreasing trophic levels. An increment in the abundance of zooplankton in the process of eutrophication from oligotrophic to hypertrophic lakes was revealed. In the community rises the abundance of rotifers. A growth in the biomass of zooplankton (from 0.84 ± 0.34 to 2.66 ± 0.26 g/m³) was observed in

the series oligotrophic – eutrophic lakes. In high-trophic lakes biomass decreased. Zooplankton biomass values in lakes of various trophic types fit into the following ranges: oligotrophic – $<1 \text{ g/m}^3$, mesotrophic – $1\text{--}2 \text{ g/m}^3$, eutrophic – hypertrophic – $2\text{--}3 \text{ g/m}^3$ and more. There is an increase in the proportion of separate taxonomic groups of zooplankton in the total abundance or biomass and a decrease in others when changing the quantitative indicators of zooplankton. In the process of eutrophication of lakes, the number of species in samples from hypolimnion decline, as compared with epi- and metalimnion. Zooplankton aggregation is observed in the epilimnion, which is usually connected with deterioration of oxygen conditions and pollution. The species numbers is increased per sample from winter to summer. The largest values of the abundance and biomass of zooplankton in lakes of all types were observed in the summer, and the smallest – in the winter.

Key words: trophic status, community structure, biodiversity, zooplankton, lakes.

Поступила в редакцию 21.06.19

УДК 591.524.11:574.47 (262.5)

Энергетический бюджет и эффективность использования пищи на рост у черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*)

Сытник Н. А.¹, Золотницкий А. П.²

¹ Керченский государственный морской технологический университет,
Керчь, Республика Крым, Россия

² Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии
Керчь, Республика Крым, Россия
zar6@mail.ru

Исследован энергетический бюджет и динамика составляющих его элементов у черноморской мидии в процессе трёхлетнего выращивания на искусственных субстратах (коллекторах) в Керченском проливе. Проанализированы изменения скорости роста соматической (Ps) и генеративной (Pg) ткани, органического вещества раковины (Pr), а также скорости потребления кислорода моллюсками на разных стадиях онтогенеза. На основе полученных данных рассчитана величина ассимилированной пищи и энергетический бюджет (баланс) этого вида моллюска в процессе культивирования. Представлена количественная характеристика эффективности использования пищи на рост (K_2) у черноморской мидии в процессе индивидуального развития. Показано, что максимальное значение K_2 наблюдалось на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза, достигая 0,6 (60 %). С возрастом и увеличением длины и массы тела происходило устойчивое снижение величины этого показателя. Проанализировано влияние температуры воды на динамику чистой эффективности роста мидии в онтогенезе. Обнаружено, что с возрастанием температуры воды значение K_2 возрастает, но при температуре выше 23 °C величина этого показателя снижается. Изучено специфическое динамическое действие пищи (СДП) на энергетический бюджет и величину K_2 . Показано, что с учётом этого фактора чистая эффективность роста может снижаться на 5 %. На основе имеющихся данных представлена математическая модель зависимости K_2 от удельной скорости роста (q_w), которая описывается гиперболической функцией.

Ключевые слова: мидия, рост, дыхание, ассимилированная энергия, энергетический бюджет, чистая эффективность роста.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время одним из наиболее интенсивно развивающихся направлений морской аквакультуры является выращивание раковинных (двусторчатых и брюхоногих) моллюсков (Биологические основы..., 1998; Марикультура мидий..., 2007; Александров, 2008). По данным ФАО (Мировой обзор..., 2014) объёмы их культивирования в 2014 году составили почти 14,9 млн. тонн, что значительно больше представителей других систематических групп морских гидробионтов (кроме водорослей). В Чёрном море важнейшим объектом морской аквакультуры (конхиокультуры) является черноморская мидия (*Mytilus galloprovincialis*, Lamarck (1819)).

Стратегия и тактика управления в пресноводной и морской аквакультуре основаны на анализе различных адаптаций (клеточных, организменных, популяционных, биоценологических) культивируемых видов к различным экологическим факторам среды. Вместе с тем, любая адаптивная перестройка на уровне организма, популяций и слагающих их сообществ всегда связана с изменением трат энергии на каждом уровне их структурно-функциональной организации. В связи с этим, метаболическая оценка приспособительных реакций должна быть одной из фундаментальных основ марикультуры, поскольку любое изменение того или элемента баланса отражается на энергетическом бюджете данного вида гидробионта. В свою очередь, он определяется тратами на метаболизм, процессами питания, роста, экскреции неусвоенной пищи и прижизненно отторгаемых структур (половых продуктов, выделяемых органических соединений и др.), благодаря которым осуществляется

биотический круговорот в любой экосистеме (Заика, 1985; Brown et al., 2004; Алимов и др., 2013). Для возможно полного представления скорости биопродуцирования живой массы на каждом трофическом уровне необходимо иметь количественные представления о наиболее важных эколого-физиологических параметрах исследуемого гидробионта на разных стадиях жизненного цикла.

Таким образом, сопряженная оценка продукционных и метаболических характеристик черноморской мидии представляет, как теоретический интерес для анализа биоэнергетики популяций и их роли в функционировании водных экосистемах, так и прикладное значение, в частности, при оценке биопродукционного потенциала мидий. Следует также подчеркнуть, что изучение баланса энергии мидий, выращиваемой на коллекторах имеет самостоятельное значение, в частности, с точки зрения оценки количества энергии (и пищи), необходимой для выращивания единицы продукции для последующей оптимизации биотехнологии выращивания данного вида гидробионта (Биологические основы..., 1998). Хотя материалы по энергетическому бюджету съедобной мидии (*Mytilus edulis*) довольно многочисленны (Бауне, Newell, 1983; Smaal et al., 1997; Naag, 2013 и др.), биоэнергетика черноморских мидий изучена слабо. В настоящее время существуют лишь единичные публикации, посвящённые этому вопросу (Шульман и др., 1990; Финенко, Романова, 1992), но некоторые их положения требуют уточнения и дальнейшего исследования. В отечественной литературе имеются сведения по отдельным элементам биоэнергетики – дыханию и росту черноморских мидий, которые имеются в разных статьях (Иванов, 1967; Брайко, Дерешкевич, 1978; Муравская, Галкина, 1979), но без анализа энергетического баланса этого вида.

Цель настоящей работы – исследовать энергетический бюджет и оценить эффективность использования пищи на рост (K_2) у черноморской мидии в процессе трёхлетнего выращивания в Керченском проливе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования являлись мидии, выращиваемые на искусственных субстратах (коллекторах), установленных в Керченском проливе. Для изучения роста мидий в первой декаде июня с коллекторов, было снято 124 экз. спата, размером 2–3 мм, которые поместили в плоский сетной садок, размером 0,7×0,7 м, где и проводили выращивание в течение трёх лет. Через каждые 1,0–3 месяца особей поднимали из садка, проводили измерение размера и массы раковины, после чего вычисляли средние значения длины и массы 1 экз. (рис. 1). Садок в течение всего периода выращивания находился в толще воды, на глубине 2,5 м от дна и 2 м от поверхности воды (Золотницкий, Вижевский, 2005).

Энергетический бюджет (баланс) определяли на основе общепринятого балансового уравнения потоков энергии в теле (Винберг, 1979; Алимов и др., 2013):

$$C = P + R + F \quad (1)$$

Это же уравнение можно также представить в виде: $C = A + F$ или $C = A \cdot U^{-1}$, где C – энергия потреблённой пищи (суточный рацион); P – энергия суточного прироста массы соматической ткани (P_s), трат на генеративный обмен (P_g) органического вещества раковины (P_r); R – траты на энергетический обмен; $A (= P + R)$ – энергия ассимилированной пищи; F – энергия неусвоенной пищи; U – усвояемость пищи (A/C) (Заика, 1983; Bayne, Newell, 1983; Suchotin, 1992).

Для характеристики ростовых процессов определяли удельную скорость весового роста (q_w) и среднесуточный прирост массы ($P_w = dw/dt$), которые находили по формулам:

$$q_w = \ln(W_2/W_1)/(t_2 - t_1) \quad (2)$$

$$P_w = q_w \cdot W \quad (3)$$

где W_1 , W_2 и W соответственно начальная, конечная и средняя масса моллюсков за анализируемый интервал времени от t_1 до t_2 (сут.). Для раздельного определения скорости роста соматической ткани (P_s) и органического вещества раковины (P_r) использовали эмпирически полученные нами уравнения:

$$W_r = 0,393 \cdot W^{1,03}, n=125, R^2=0,943 \quad (4)$$

$$W_s = 0,275 \cdot W^{0,92}, n=125, R^2=0,951 \quad (5)$$

$$W_c = 0,06 \cdot W^{1,02}, n=125, R^2=0,914 \quad (6)$$

где W_r , W_s , W_c , W – соответственно, масса раковины, сырой и сухой массы мягкой ткани и общей массы моллюска (включая раковину и мантийную жидкость). Для определения сухой массы мягких тканей их отделяли от створки и высушивали в сушильном шкафу при температуре 70 °C до постоянного веса.

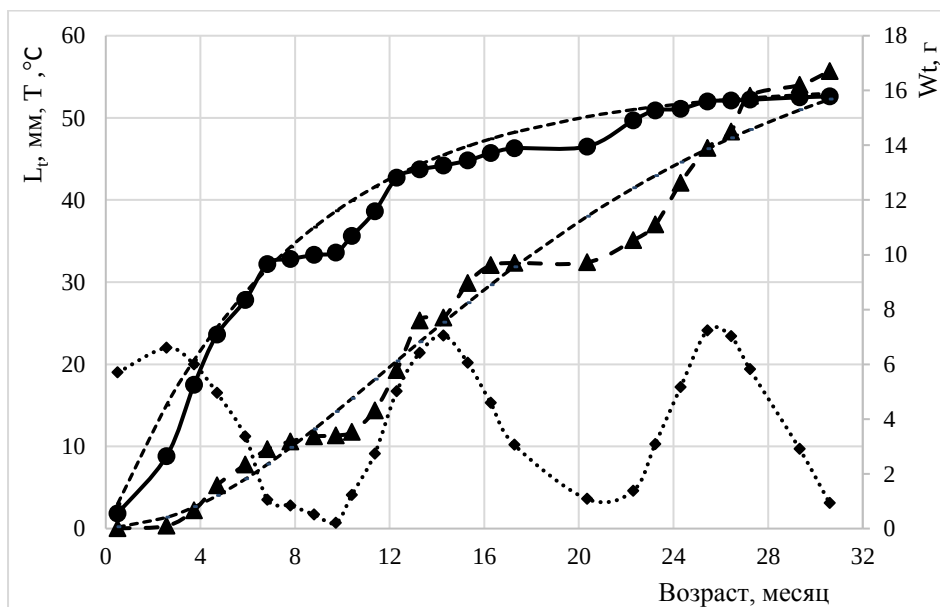


Рис. 1. Кривые линейного (1) и весового (2) роста мидий, при выращивании в садках Керченского пролива

1 – кривые линейного роста; 2 – кривые весового роста; 3 – температура воды; «гладкие» линии – расчетные данные.

Содержание органического вещества раковины мидий (Q_r) варьировал в пределах 2,27–3,87 %. Для практических целей её энергоёмкость (дж) в зависимости от длины тела (L) определяли на основе эмпирического полученного уравнения:

$$Q_r = (7,65 \pm 1,72) \cdot Lr^{(-0,348 \pm 0,07)}, n=16, R^2=0,51 \quad (7)$$

Индивидуальную генеративную продукцию (P_g) рассчитывали на основе материалов по плодовитости (E) в зависимости от массы тела по уравнению: $E = 0,07 \cdot W^{1,05}$ (8), которая возрастает практически пропорционально массе тела (Золотницкий, Монин, 1990). Масса зрелого яйца была равной $1,4 \cdot 10^{-4}$ мг по сырой массе и $0,43 \cdot 10^{-4}$ – в сухом веществе. Поскольку массовый нерест мидий в Чёрном море осуществляется дважды в год – весной и осенью для

изучения как генеративной, так и других типов продукции нами изучены траты энергии на прирост в течение каждого полового цикла.

Траты на энергетический обмен изучали на основе опытов по дыханию разноразмерных особей моллюсков (Гидробиологические методы..., 2015). Скорость потребления кислорода мидиями изучали в замкнутых сосудах (Золотницкий, Тимофеев, 1987). Содержание исходного и потребленного кислорода моллюсками определяли йодометрическим методом Винклера. Скорость потребленного кислорода (R , мл O_2 /час экз.) определяли по формуле:

$$R = V \cdot (R_1 - R_2) / (n \cdot t) \quad (9)$$

где R_1 и R_2 – соответственно, исходное и конечное содержание кислорода в опытном респирометре, V – объем сосуда, n – число животных в опыте, t – продолжительность опыта (час.). Учитывали результаты лишь тех экспериментов, где содержание кислорода в опытных сосудах снижалось более чем на 25–30 %. Значение температурного коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) определяли по формуле:

$$Q_{10} = (V_2/V_1)^{10/(T_2-T_1)} \quad (10)$$

где V_1 и V_2 – скорости биологических реакций за интервал температур от T_1 до T_2 . При анализе материалов температурный коэффициент Q_{10} брали равным 2,25 (Винберг, 1983). Энергетический эквивалент сухой массы моллюсков и 1 мл O_2 , в среднем, составлял 20,4 дж/мг, энергоёмкость яиц составила 23,4 дж/мг. Для расчёта эффективности использования пищи на рост (чистая эффективность роста) применялось уравнение: $K_2 = P/(P + R)$ (10).

Статистическую обработку полевых и экспериментальных данных осуществляли по общепринятым методам, изложенным в руководстве Г.Ф. Лакина (1986). Определяли среднюю арифметическую (m), дисперсию (σ^2), среднеквадратичное (стандартное) отклонение (σ) и ошибку средней (m) величины. Для аппроксимации связи между различными переменными использовали уравнения линейной, степенной и гиперболической функций (Смирнов и др., 2015), на основе статистические компьютерных пакетов «Statistica-10», «Microcal Origin-8.5» и электронных таблиц «Excel-2007».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В соответствии с основным уравнением рассмотрим основные составляющие энергетического бюджета. Скорость роста мидии, которая складывается из скорости роста соматической ткани (мягкой ткани тела – P_s), прироста органического вещества раковины ($OBP - Pr$) и генеративной продукции (P_g), на основе которой определяли суммарную величину общей продукции (P_{Σ}). Следует отметить, что генеративную продукцию определяли по индивидуальной плодовитости, причём нерест у мидий происходит дважды в год – весной и осенью, с интервалами 5–6 месяцев, при рассмотрении скорости роста мы ограничились анализом времени прохождения каждого цикла развития гонад, то есть 5–6 месяцами.

Скорость соматического роста (P_s) тесно связана с изменением размера и массы тела самого организма, а также определяется рядом экологических факторов – температурой, солёностью, насыщением воды кислородом и другими условиями (Алимов, 1981; Заика, 1985; Brown et al., 2004). Из представленных на рисунке 1 данных видно, что сначала сухая масса соматической ткани возрастала и, достигнув максимума на втором году жизни, начинала снижаться.

В общем виде изменение этого типа роста достаточно хорошо описывается куполообразной кривой (полиномом 2 степени):

$$P_s = 2,14 - (1,81 \pm 0,61) \cdot W + (0,10 \pm 0,036) \cdot W^2, n=6, R^2=0,74 \quad (11)$$

В то же время, суточный прирост органического вещества раковины (P_r , 3) в ходе онтогенеза также устойчиво возрастало и описывалось линейной функцией:

$$P_r = (0,97 \pm 0,059) \cdot W + 1,13, n=6, R^2=0,98 \quad (12)$$

Следовательно, интенсивность прироста P_r в процессе индивидуального развития характеризовалось близкой, к постоянной величине. Таким образом, несмотря на то, что раковина мидии является метаболически инертной массой, тем не менее она требует на синтез перистракума значительных энергетических затрат организма на свое построение – от 19–29 % от величины общей продукции (Rosrenberg, Loo, 1983), что хорошо согласуется с данными других авторов, которые указывают на величину 21–33 % (Шульман и др., 1990).

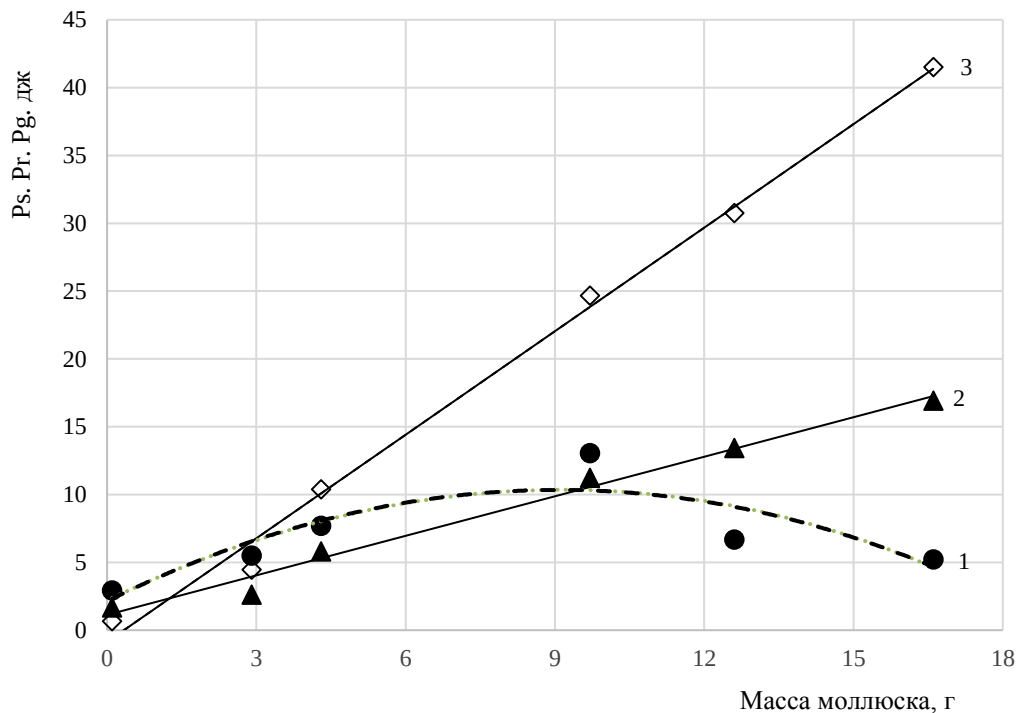


Рис. 2. Изменение скорости роста соматической ткани (1 – P_s) органического вещества раковины (2 – P_r) и генеративной ткани (3 – P_g) в зависимости от массы мидий

Заметим, что при энергетических расчетах, как правило, фиксируются лишь анаболические процессы, идущие на биосинтез органического вещества периостракума, тогда как энергия на образование призматического слоя (остракума) и перламутрового слоя (гипостракума), к сожалению, не учитывается. Между тем, очевидно, что для синтеза углекислого кальция, причем с определенной структурной организацией каждого слоя, необходимо привлечение дополнительных затрат энергии. Характерно, что скорость соматического роста была выше прироста органического вещества раковины, однако в начале второго года жизни последняя стала преобладать.

Наибольший вклад энергетических трат в интегральный суточный прирост был связан с генеративным обменом. На рисунке 2 (кривая 3) показано, что генеративная продукция тесно связана с массой тела и передается линейной (или степенной) функцией:

$$P_g = (2,54 \pm 0,093) \cdot W - 0,86, n=6, R^2=0,97 \quad (13)$$

Характерно, что на ранних стадиях онтогенеза энергетические траты на генеративный обмен были даже ниже, по сравнению с энергетическими затратами на соматический рост и

синтез ОВР, но затем стали существенно опережать последние. Следует отметить, что прирост массы соматической ткани и органического вещества раковины (ОВР) моллюска, с одной стороны и гонад за цикл гаметогенеза с другой, будут заметно различаться между собой. Кривая роста массы моллюска ($W = W_1, W_2, W_3 \dots W_n$), через интервалы времени, равные одному циклу гаметогенеза и изменение массы гонад ($G = G_1, G_2, G_3 \dots G_n$) будет отличаться. За каждые 0,5 года половые клетки мидии проходят полный гаметогенетический цикл и увеличивается пропорционально массе тела. В то же время, прирост соматической ткани и ОВР будет заметно ниже, чем генеративной ткани, поскольку за один и тот же промежуток времени ее рост может увеличиваться лишь от предыдущей к последующей точке – ($W_2 - W_1, W_3 - W_2$ и т. д.). Поэтому за каждый цикл гаметогенеза скорость соматического роста (dW_s/dt) и ОВР (dW_r/dt) будет меньше скорости генеративного роста (dW_g/dt). Заметим, что здесь следует принять во внимание значительную разницу в энергетическом эквиваленте между соматической и генеративной тканями.

На основе полученных данных были рассчитаны интегральные значения индивидуальной суточной продукции мидий за каждый исследуемый период гаметогенеза мидии, и количественное соотношение значений между ними из уравнения:

$$P_{\Sigma} = (3,6 \pm 0,33) \cdot W + 4,7, n=6, R^2=0,96 \quad (14)$$

Траты на энергетический обмен, определяемые по скорости потребления кислорода (R), описываются обычной степенной функцией: $R = R_1 \cdot W^k$, где W – масса тела, выраженная в единицах общей, сырой или сухой массы или энергии (калориях или джоулях), R_1 и k – коэффициенты (Алимов, 1981; Sukhotin, 1992; Smaal et al., 1997). Как правило, с возрастом и увеличением размера и массы моллюска происходит устойчивое возрастание трат на энергетический обмен (Алимов и др., 2013).

Следует отметить, что существенное изменение в динамику энергетического обмена вносит и температура воды, которая может снижать или повышать скорость метаболических процессов. В настоящее время установлено, что с возрастанием температуры на 10 °C скорость дыхания возрастает в среднем в 2,25 раза и при дальнейшем анализе принято это соотношение (Винберг, 1983). Анализ имеющихся данных показал, что интенсивность дыхания мидий варьирует в довольно значительных пределах: 0,095–0,638 мл O_2 /час·экз (в среднем 0,38 мл O_2 /час·экз), при варьировании коэффициента регрессии (R_1) в пределах 0,35–0,81. На основе этих данных по дыханию и энергоёмкости кислорода, а также влияния температуры на метаболические процессы нами были рассчитаны траты на диссипативные процессы (энергетический обмен) в процессе индивидуального развития.

$$R = (28,1 \pm 2,64) \cdot W^{0,67 \pm 0,17}, n=25, R^2=0,87 \quad (15)$$

Соответственно, кумулятивная величина ассимилированной пищи ($A = P + R$), полученная в ходе экспериментальных данных в целом возрастает и принимает вид:

$$A = (51,4 \pm 5,86) \cdot W^{0,53 \pm 0,19}, n=25, R^2=0,73 \quad (16)$$

В то же время скорость потребления пищи (рацион) в зависимости от сухой массы тела выражается уравнением: $C = A \cdot U^{-1}$. Принимая во внимание усвояемость пищи, равную 0,7 (Цихон-Луканина, 1987), суточный рацион будет составлять:

$$C = (73,5 \pm 5,86) \cdot W^{0,53 \pm 0,19}, n=25, R^2=0,73 \quad (17)$$

Значения параметров приведенных уравнений получены на моллюсках, находящихся в начальной стадии голодания. В то же время известно, что у многих животных происходит возрастание трат на энергетический обмен, связанных с потреблением и усвоением пищи, то

есть имеет место феномен специфического динамического действия пищи (СДДП) (Gaffney, Diehl, 1986). На съедобной мидии (*Mytilus edulis* L.) показано, что СДДП этого вида может составлять 15–23 % (Stephen, 2008). Таким образом, среднее значение СДДП для мидий можно принять близким к 20 %. Вместе с тем, необходимо отметить и тот факт, что возрастание интенсивности дыхания после приёма пищи через некоторое время сопровождается его снижением до некоторого стационарного уровня, характерного для стандартного обмена исследуемого вида моллюсков (Gaffney, Diehl, 1986). Кроме того, необходимо учитывать, что процессы дыхания и фильтрации различных видов моллюсков, характеризуются ритмичностью, то есть сменой периодов активности и покоя. У мидии ритмичность фильтрации происходит с интервалом близким к 12–14 часам (Алимов, 1981, Заика и др., 1990). С учётом указанных факторов суточные траты энергии исследуемого вида в среднем могут быть выше приведённых экспериментальных материалов не более чем на 10 %. Динамика индивидуальной продукции, трат на метаболизм и ассимиляция пищи в онтогенезе мидии представлены на рисунке 3.

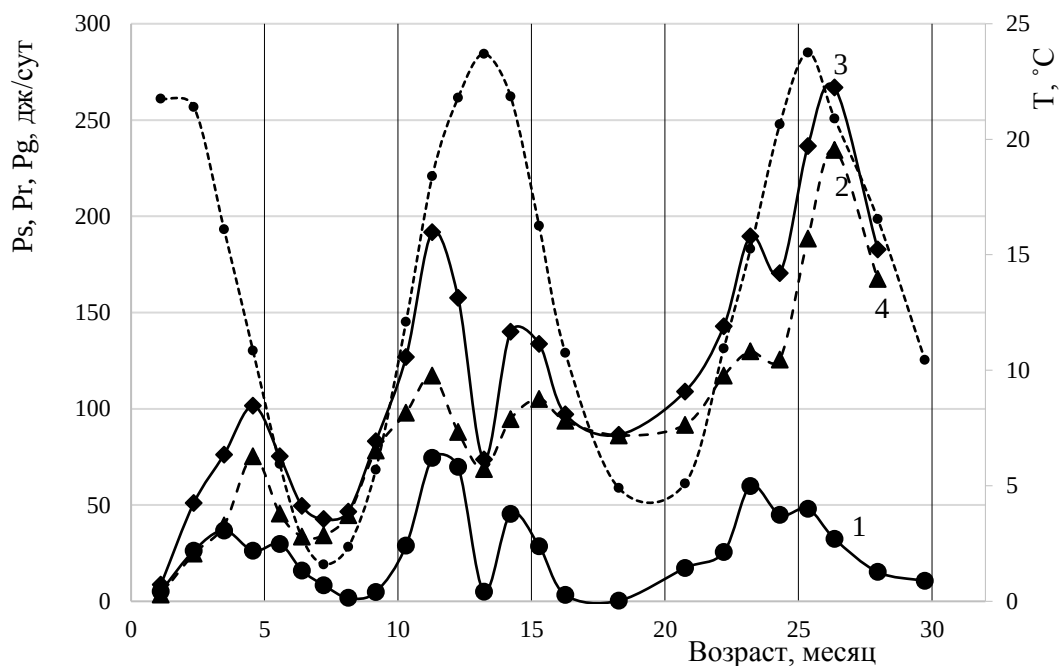


Рис. 3. Динамика индивидуальной продукции (1), траты на метаболизм (2), ассимиляцию пищи (3) в процессе роста мидии на фоне изменения температура воды (4)

Имеющиеся данные также позволяют оценить значения эффективности использования пищи на рост (чистую эффективность роста) – K_2 исследуемого вида, представляющие интерес для теории биологической продуктивности морских двусторчатых моллюсков (Заика, 1985; Алимов и др., 2013). Как отмечено выше, эффективность использования пищи (K_2) определяли по уравнению: $K_2 = P/(P + R)$. На рисунке 4 видно, что с возрастом и, соответственно, с увеличением массы тела K_2 мидий характеризуется тенденцией к снижению. Зависимость между этими переменными передается уравнением:

$$K_2 = 0,64 - 0,149 \cdot \ln t, n=25, R^2=0,54 \quad (18)$$

где t – возраст (месяц). Следует отметить, что степенная функция описывает лишь общую тенденцию, но не характеризует предельные значения K_2 .

Вместе с тем, на динамику K_2 большое влияние оказывают экологические факторы, и в первую очередь, температура воды. Из представленного рисунка 4 также видно, что K_2

существенно изменяется и достаточно тесно связан с изменением температуры воды. В то же время чёткой зависимости между K_2 и температурой воды нами не выявлено, поскольку коэффициент корреляции между ними был сравнительно невысок ($r=0,44$). В значительной мере это связано с тем, что этот вид мидий, в отличие от устриц, является сравнительно холодолюбивым видом и нерест у неё начинается весной, при температуре 9–10 °С и осенью, когда температура с 24–25 °С снижается до 17–18 °С. Поэтому наиболее интенсивный рост мидий происходит в указанных пределах, а выше и ниже этих температур он заметно снижается. Из формулы (10) видно, что значение K_2 определяется скоростью роста (суточной продукцией) и тратами на энергетический обмен. Если в ней числитель и знаменатель разделить на среднюю массу (W), то уравнение принимает следующий вид:

$$K_2 = q_w / (q_w + R/W) \quad (19)$$

где q_w – удельная скорость роста (P/W), R/W – интенсивность энергетического обмена.

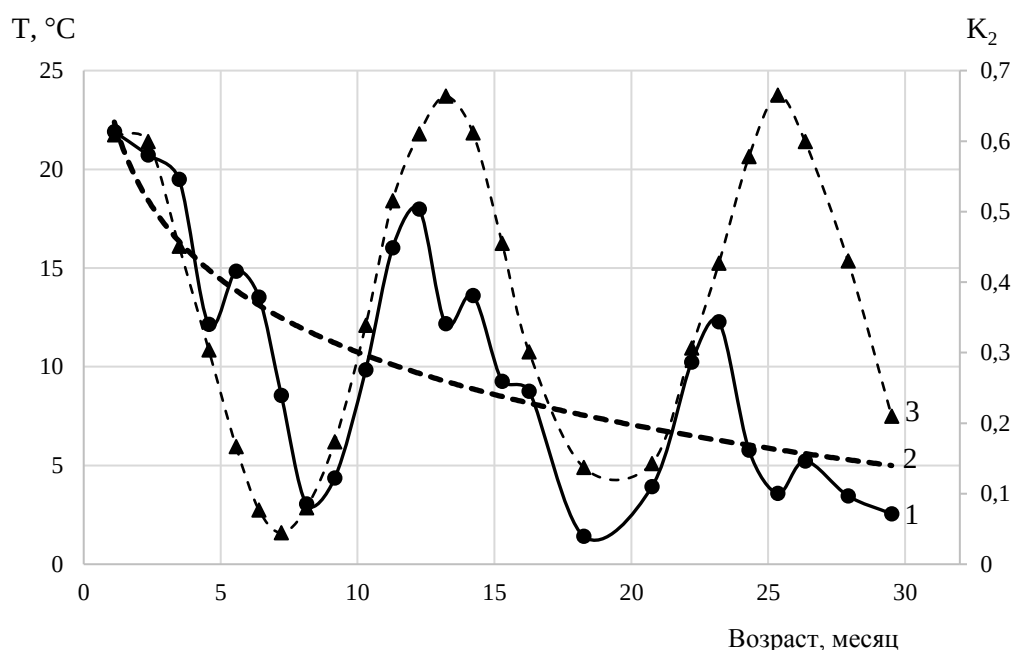


Рис. 4. Изменения чистой эффективности роста мидии (K_2) в онтогенезе
1 – экспериментальные данные; 2 – расчетная кривая; 3 – температура воды.

Известно, что удельная скорость роста является функцией массы организма и её величину нетрудно рассчитать по уравнению (16). В частности, анализ имеющихся данных показал, что связь между q_w и W достаточно хорошо описывается аллометрическим уравнением:

$$q_w = (0,012 \pm 0,0024) \cdot W^{-0,81 \pm 0,043} \quad n=25, R^2=0,60 \quad (20)$$

В то же время хорошо известно, что у моллюсков, как и других видов гидробионтов, значения интенсивность дыхания (R^*) являются функцией массы тела (W) и описывается уравнением степенной функции, хотя и зависящему от ряда экологических факторов. Поскольку q_w и R^* и определяются массой тела, очевидно, что значения R^* можно выразить через величину q_w . Следовательно, и изменения K_2 можно описать в виде функции лишь одной переменной – q_w , причем эта зависимость имеет гиперболический (асимптотический) характер. Ранее на это указывал Г. Г. Винберг (1986), который, проведя детальный

теоретический анализ уравнения (16), показал, что при некоторых общих условиях для затухающего роста гидробионтов (характерного и для данного вида моллюсков) значение K_2 стремится к максимальной величине.

Анализ показал, что зависимость между K_2 от q_w можно достаточно точно описать гиперболической функцией Михаэлиса-Ментен, имеющей вид:

$$K_2 = K_{2max} \cdot (q_w / (\alpha + q_w)) \quad (21)$$

где K_{2max} – максимальное значение чистой эффективности роста α – константа полунасыщения, при которой K_2 равен $1/2 K_{2max}$. Расчёты показали, что значения K_{2max} и α соответственно составляли 0,63 и 0,046. Таким образом, максимальная величина K_2 для мидии в условиях Чёрного моря составляет 0,63 (рис. 5):

$$K_2 = (0,63 \pm 0,078) \cdot q_w / (0,046 \pm 0,0014 + q_w), n=25, R^2=0,81 \quad (22)$$

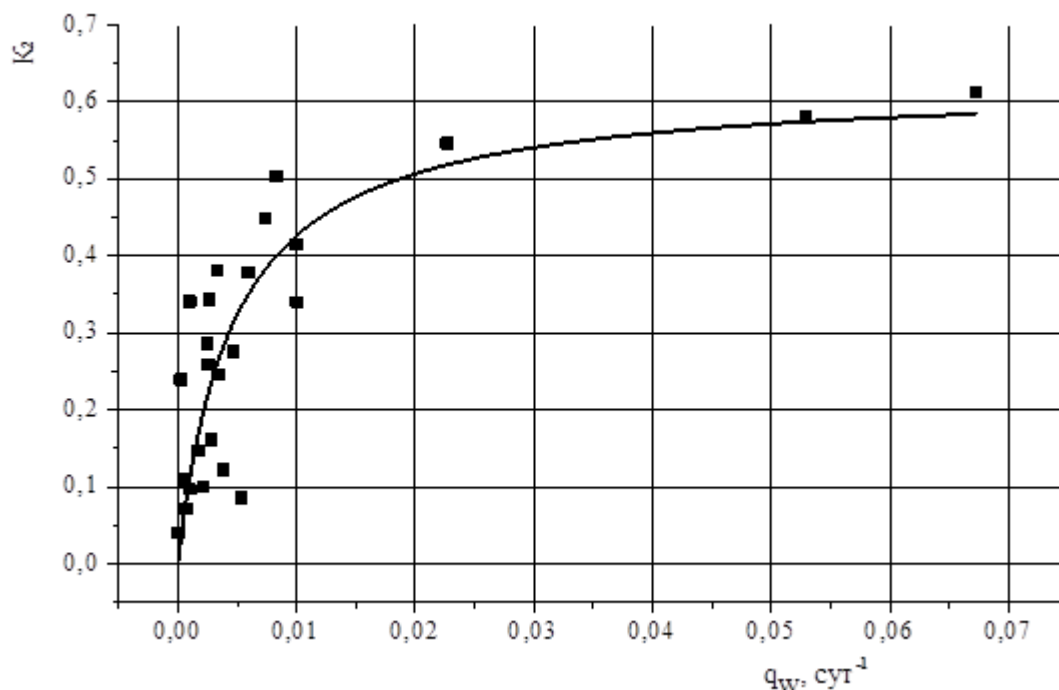


Рис. 5. Эффективности использования пищи на рост (K_2) в зависимости от удельной скорости роста (q_w) мидии

Если же учесть СДДП мидий, то значение K_2 будет несколько ниже. Несложные математические расчёты показывают, что при увеличении энергетических трат на указанные 10 %, расчётные значения K_{2max} снизятся на 0,03 и составят 0,60.

Полученные данные представляют интерес для оценки максимальных и средних значений K_2 в зависимости от типа роста мидий. При экспоненциальном типе роста удельная скорость роста (q_w) является константой только на личиночных стадиях онтогенеза и после оседания на субстрат её величина снижается (Заика, 1985). В частности, в различных публикациях было показано, что в это время значения K_2 у личинок мидий достигают 0,6–0,73 (Jespersen, Olsen, 1982; Sprung, 1984), у плоской устрицы – 0,616–0,628 (Сытник, 2010), а у модиолуса достигают 0,74–0,81 (Navarro, Thompson, 1996). Опубликованные ранее материалы на черноморской мидии (Шульман и др., 1990), указывающие на K_2 , равную 0,56, что довольно близко к нашим данным, но получены на моллюсках, с минимальной общей массой

особей равной 2 г (по данным авторов этой статьи – 0,066 г по сухому веществу).

Судя по нашим данным, где K_2 составляет 0,60–0,63, что характерно для спата, то есть уже осевших на субстрат моллюсков (размером 2–3 мм), поэтому в личиночный период он может быть и несколько больше. Что же касается средних значений, то чистая эффективность роста в основном, варьирует в пределах 0,2–0,4 (рис. 4, 5), и лишь у особей более 45–50 мм она становится ниже этой величины. По мере дальнейшего увеличения размера и возраста моллюска, доля продукции, идущая на генеративный обмен, продолжают возрастать и у особей в возрасте трёх лет генеративная продукция достигнет 63 % от общей индивидуальной продукции. В это время удельный вес пластических процессов, направленных на рост соматических тканей уменьшается. Очевидно, что с такой направленностью этот процесс не может происходить бесконечно – должен существовать определенный предел, выше которого перераспределение вещества и энергии невозможно, без сохранения необходимого метаболического баланса между соматическим и генеративным синтезом. Кроме того, следует принять во внимание, что роста мидий проводился в толще воды, где скорость его была значительно (в 3–4 раза) выше, чем в природных условиях (Заика и др., 1990). Вместе с тем известно, что быстрорастущие особи, как правило, быстрее подвергаются физиологическому старению, у них раньше происходит замедление и остановка роста, снижается интенсивность метаболических процессов (Заика, 1985). Таким образом, биологическая продолжительность жизненного цикла мидий в обычных условиях составляет не более 8–10 лет (Марикультура мидий..., 2007). Можно полагать, что уже в середине этого возраста у них начинается старение и угасание репродуктивной функции (на кривой весового роста этот период, по-видимому, начинается после второй точки перегиба).

Из приведенных материалов следует, что свыше 1,5 лет выращивание мидий на коллекторах проводить нецелесообразно, так как большая часть от общей продукции идет на генеративный обмен, а не на соматический рост. Поскольку половые продукты регулярно выметываются в окружающую среду, экономические затраты на выращивание в значительной степени перекрывают эффект от более высокого выхода мяса у более старых особей.

ВЫВОДЫ

1. Исследован энергетический бюджет черноморской мидии в процессе трёхлетнего выращивания в Керченском проливе. Определены количественные значения скорости роста соматических (мягких) тканей (P_s), суточного прироста органического вещества раковины (P_r) и генеративной продукции (P_g) мидии в процессе развития и роста.

2. На основе материалов по росту и энергетическому обмену охарактеризована величина ассимилированной пищи (A) и суточного рациона (C) этого вида, которые хорошо описываются аллометрическими уравнениями.

3. Полученные экспериментальные материалы позволили рассчитать эффективность использования пищи на рост мидии (коэффициент K_2) в процессе онтогенеза. Показано, что максимальное значение этого показателя наблюдается на ранних стадиях развития, достигающие 0,63, но в процессе роста происходит устойчивое снижение K_2 .

4. Обнаружена тесная связь между K_2 и удельной скоростью роста (q_w), которая описывается гиперболической функцией Михаэлиса-Ментен. Теоретически максимальное значение K_2 составляет 0,63, но с учётом специфического динамического действия пищи (СДДП) этот показатель может уменьшиться до 0,60.

Список литературы

Александров Б. Г. Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. – К.: Наукова думка, 2008. – 343 с.

Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. – М.: Наука, 1981. – 248 с.

Алимов, А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. – С-Пб: Наука, 2013. – 353 с.

Биологические основы марикультуры / [Ред. Л. А. Душкина]. – М.: Из-во ВНИРО, 1998. – 346 с.

- Брайко Б. Д., Дерешкевич С. С. Сезонные изменения в дыхании мидии // Биология моря. – 1978. – Вып. 44. – С. 31–36.
- Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи современной биологии. – 1966. – Т. 61, вып. 2. – С. 274–293.
- Винберг Г. Г. Продукция популяций водных беспозвоночных и общие основы методов ее определения // Общие основы изучения водных экосистем. – Л.: Наука, 1979. – С. 114–119.
- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, № 1. – С. 31–42.
- Винберг Г. Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. – Гомель, 1986. – С. 20–62.
- Гидробиологические методы рыбохозяйственных исследований // Владивосток: ФГБОУ ВО «Дальрыбвтуз», 2015. – 82 с.
- Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. – К.: Наукова думка, 1983. – 206 с.
- Заика В. Е. Балансовая теория роста животных. – К.: Наукова думка, 1985. – 172 с.
- Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря / [Отв. ред. В. Е. Заика] – К.: Наукова думка, 1990. – 205 с.
- Золотницкий А. П., Тимофеев В. В. Энергетический обмен у мидий Керченского пролива // Биология и культивирование моллюсков. – М.: ВНИРО, 1987. – С. 87–93.
- Золотницкий А. П., Вижевский В. И. Исследование роста мидии (*Mytilus galloprovincialis*) в различных районах Черного моря // Рыбное хозяйство Украины. – 2007. – № 3 – С. 19–20.
- Иванов А. И. Рост черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) на Одесской банке. // Гидробиологический журнал. – 1967. – Т. 3, № 2. – С. 20–25.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1986. – 343 с.
- Марикультура мидий на Чёрном море [Ред. В. Н. Иванов] – Севастополь: «НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика», 2007. – 312 с.
- Мировой обзор рыболовства и аквакультуры. Часть 1. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры 2014 года. – ФАО, 2014. – 99 с.
- Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря / [Отв. ред. В. Е. Заика] – К.: Наукова думка, 1990. – 205 с.
- Муравская З. А., Галкина О. Н. Интенсивность обмена и состав тела у мидии *Mytilus galloprovincialis* L. и рапаны *Rapana thomasiana* Crosse // Биология моря. – Киев: Наукова думка. – 1979. – Вып. 51. – С. 68–77.
- Смирнов А. В., Исачкин А. В., Панкина Л. К. Моделирование в биологии и сельском хозяйстве. – М.: Изд-во РГАУ – МСХА, 2015. – 153 с.
- Сытник Н. А. Рост и энергетический бюджет плоской устрицы (*Ostrea edulis*) в раннем онтогенезе // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2010. – Вип. 18, т. 1. – С. 110–116.
- Финенко Г. А., Романова З. А. Особенности энергетического бюджета мидий в условиях стресса // Экология моря. – 1992. – Вып. 40. – С. 60–64.
- Цихон-Луконина Е. Н. Трофология водных моллюсков. – М.: Наука, 1987. – 143 с.
- Шульман Г. Е., Финенко Г. А., Аннинский Б. Е. и др. Биоэнергетика гидробионтов. – К.: Наукова думка, 1990. – 246 с.
- Bayne B. L., Newell R.C. Physiological energetic of marine mollusks // In: The Mollusca. – Physiology, part 1 (Ed. A.S.V. Saleuddin and K. M. Wilbur). – Academic Press, New-York, 1983. – P. 407–514
- Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A.P. et al. Toward a metabolic theory of ecology // Ecology. – 2004. – Vol. 85, N 7. – P. 1771–1789.
- Jespersen H., Olsen K. Bioenergetics in veliger larvae of *Mytilus edulis* L. // Ophelia. – 1982. – Vol. 21. – P. 101–113.
- Haag W. R. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels // Biology Bulletin Reviews. – 2013. – Vol. 88. – P. 745–766.
- Gaffney P. M., Diehl W. J. Growth, condition and specific dynamic action in the mussel *Mytilus edulis* recovering from starvation // Marine biology. – 1986. – Vol. 93, N 3. – P. 401–409.
- Navarro J. M., Thompson R. J. Physiological energetics of the horse mussel *Modiolus modiolus* in a cold ocean environment // Marine ecology progress series. – 1996. – Vol. 138. P. 135–148.
- Rosenberg R., Loo L. O. Energy flow in a *Mytilus edulis* culture in Western Sweden // Aquaculture. – 1983. – Vol. 35, N 1. – P. 151–161.
- Smaal A. C., Vonck A. P. M. A., Bakker M. Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1997. – Vol. 77. – N 3. – P. 817–838.
- Sprung M. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). IV. Efficiencies // Marine Ecology Progress Series. – 1984. – Vol. 17. – P. 283–293.
- Stephen M. S. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response // Journal of Comparative Physiology. – 2008. – Vol. 179, N 1. – P. 1–56.
- Sukhotin A. A. Respiration and energetics in (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. – 1992. – Vol. 101, N 3. – P. 41–57.

Sytnik N. A., Zolotnitskiy A. P. Energy budget and efficiency of feed utilization in the mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 105–116.

Energy budget and dynamics of its components in the Mediterranean mussel during its three-year cultivation on artificial substrates (collectors) in the Kerch Strait ecosystem have been studied. Changes in the growth rates of somatic (Ps) and generative (Pg) tissues, and of organic matter of a shell (Pr), as well as in oxygen consumption rate of the mussel at different stages of its ontogenesis have been analyzed. On the basis of the data obtained, the value of assimilated food and energy budget (balance) of this mussel in the process of its cultivation were estimated. Quantitative characterization of feed utilization efficiency (K_2) in the Mediterranean mussel during the process of its individual development is presented. It is shown that the maximum value of K_2 was recorded at the early (larval) stages of ontogenesis and reached 0.6 (60 %). While the mussels grow and their body length and weight increase, a stable decrease of this parameter value has been recorded. Along with that, the effect of water temperature on the dynamics of net growth efficiency of the mussel in its ontogeny is analyzed. It was found out that, with the increase of water temperature, the value of K_2 increases too, but when the temperature reaches 23 °C or exceeds it, the value of this parameter lowers. Specific dynamic action (SDA) of food to energy budget and K_2 value has been studied, and it has been established that, under the effect of this factor, net growth efficiency tends to decrease by 5 %. On the basis of the available data, the mathematical model of K_2 dependence on specific growth rate (q_w), described by a hyperbolic function, has been presented.

Key words: mussel, growth, respiration, assimilated energy, energy budget, net efficiency growth.

Поступила в редакцию 27.05.19

УДК 597. 582.6.574.3

Межгодовые колебания основных популяционных и морфофизиологических параметров султанки и ее объектов питания в прибрежной зоне города Севастополя

Кузьмина Н. С.^{1,2}, Алемов С. В.¹, Витер Т. В.¹, Новосельский В. И.²

¹ Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
kunast@rambler.ru

² Севастопольский центр эколого-натуралистического творчества учащейся молодежи
Севастополь, Россия
sevcentum@mail.ru

Проведен анализ основных популяционных и морфофизиологических параметров черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus*, отловленной в 2010–2018 годах в прибрежной зоне Севастополя. Параллельно были проанализированы численность и биомасса некоторых представителей макрозообентоса. Установлено, что размер рыб, а также величины индекса печени и гонад в нерестовый период зависят главным образом от наличия в среде основных и второстепенных (заменяющих) объектов питания. В 2013–2015 годы индекс печени, гонадосоматический индекс и упитанность у барабули, имели, в целом для популяции, максимальные величины, а поврежденность рисунка чешуи была минимальной. В этот период видовое разнообразие и численность макрозообентоса также были высокими, а концентрация ХЭВ и нефтяных углеводородов в донных отложениях районов отлова султанки снижена. К 2018 году в целом наблюдалось снижение численности и биомассы макрозообентоса (и, в частности, пищевых объектов *M. barbatus ponticus* – полихет и моллюсков), что наряду с увеличением резорбции чешуи барабули в 2017 году, позволяет предположить ухудшение условий обитания гидробионтов в указанные годы, связанное с высоким содержанием токсикантов. В 2016–2018 годах отмечено снижение размеров и морфофизиологических параметров рыб. Вместе с тем, в это же время установлено небольшое повышение веса султанки и упитанности, что может быть связано с тем, что у барабули на фоне увеличения численности моллюсков в 2015 году в исследованных бухтах, вероятно, первостепенным пищевым объектом были *Bivalvia* в этот (и возможно последующий) год, что в первые годы жизни (когда темп роста рыб максимальный) привело к наибольшему весовому росту особей.

Ключевые слова: черноморская султанка, макрозообентос, Севастополь, Чёрное море.

ВВЕДЕНИЕ

В современных условиях развития Крыма, очевидно, что весомая доля антропогенной нагрузки ложится на прибрежную зону полуострова. По Федеральной целевой программе до 2020 года будет построено 19 единиц портовой инфраструктуры, произведена реконструкция и строительство канализационных очистных сооружений, проведено строительство и реконструкция сооружений инженерной защиты и берегоукрепления (Гуливатая, 2017). Проведение столь важных проектов требует параллельного мониторинга различных звеньев экосистемы, в том числе водных ресурсов.

Многие прибрежные черноморские виды рыб являются объектами массового или любительского лова. Оценка их функционального состояния, в том числе и с целью использования в качестве пищевых объектов, представляется важной и перспективной задачей ихтиологов. В этом отношении виды рыб Черного моря придонно-донной группы и/или виды, не совершающие больших миграций – наиболее информативные объекты-мониторы. Черноморская султанка (ее «жилая форма») как раз относится к таким видам, исследование различных параметров которой, отражает как влияние условий обитания в конкретных акваториях, так и долговременные изменения в черноморской экосистеме (Экотоксикологические исследования..., 2015). Значимость изучения данного вида определяется также его высоким промысловым значением. Так, по данным Росрыболовства, уловы этого вида пользователями Крымского полуострова в Черном море в 2018 году

составили 595,689 т, что позволяет на протяжении долгого времени барабуле находиться на четвертом месте (после хамсы, шпрота и ставриды) среди основных объектов промысла.

Цель настоящей работы – анализ долговременных флуктуаций популяционных и морфофизиологических параметров черноморской султанки из прибрежной зоны города Севастополя, а также динамики численности и биомассы некоторых представителей зообентоса в теплые периоды 2010–2018 годов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Размер и массу черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927 определяли у особей, отловленных в бухтах города Севастополя (б. Карантинная, б. Александровская, б. Стрелецкая) с помощью донных ловушек в мае – июле 2010–2018 годов. Биологический анализ рыб, включающий промеры общей и стандартной длин, определение массы рыбы, пола, стадий зрелости и возраста проводили по известным методам (Правдин, 1966). Морфофизиологические параметры: индекс печени (ИП), гонадо-соматический индекс (ГСИ), упитанность рассчитывали согласно (Правдин, 1966; Шварц, 1968). Возраст определяли на микроскопе при 16-ти кратном увеличении по чешуе. Степень резорбции чешуи была определена для боковой поверхности тела рыб. Расчёт процента резорбции чешуи (РЧ) проведён по формуле:

$$N_{рез} \times 100 / N_{общ},$$

где: $N_{рез}$ – количество особей с повреждённой чешуей (на 50 и более % от всего объёма просмотренной чешуи),

$N_{общ}$ – общее количество всех особей, просмотренных с боковой поверхности чешуи.

Результаты биологического и морфофизиологического анализов рыб обрабатывали статистически с помощью стандартной программы «EXCEL».

Анализ макрозообентоса также проводили в бухтах Стрелецкая, Карантинная и в районе молов Севастопольской бухты в летние периоды 2009–2018 годов во время проведения санитарно-биологических съемок севастопольских бухт согласно методам, описанным ранее (Санитарно-биологические исследования..., 2018). Сбор материала осуществлялся дночерпателем Петерсена ($S=0,038 \text{ м}^2$). Пробы промывали через сито с диаметром ячеек 1 мм, фиксировали 96 %-ным раствором этанола, их дальнейшую обработку проводили в лабораторных условиях. Определяли видовой состав, общую численность (экз./м²) и биомассу (г/м²) макрозообентоса. Номенклатуру видов приводили в соответствии с мировым реестром World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org>). Взвешивание двустворчатых моллюсков осуществляли после их вскрытия и удаления фиксирующего раствора из мантийной полости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для анализа межгодовых изменений были рассмотрены только возрастные группы рыб, в которых число особей было наибольшим.

Не установлено достоверных отличий в размерах черноморской султанки в возрасте 1 и 2 года из прибрежной зоны города Севастополя с 2010 по 2018 год, однако, слабая тенденция снижения величин длин султанки этих возрастов имеется (табл. 1). Для 3-х годовалых особей уменьшение общей и стандартной длин в изученный период является достоверным ($p \leq 0,05$). Вместе с тем, масса барабули этих возрастных групп увеличилась по сравнению как с периодом 2010–2012 годов, так и 2013–2014 годов. Достоверное повышение упитанности также отмечено для последнего исследованного временного периода. Интересно, что индекс печени (ИП) как у самок, так и у самцов наоборот достоверно снизился к 2016–2018 годам. У

2-х и 3-х летних экземпляров в 2013–2014 годах ИП имел максимальные величины (рис. 1) в 2013–2014 годах. Сходные результаты установлены и для параметра ГСИ.

Резорбция чешуи султанки в 2017 году была максимальной для представителей всех трех возрастных групп (рис. 2).

При сопоставлении полученных результатов по комплексу параметров можно выявить в исследованное время годы лучшего функционального состояния рыб – с 2013 по 2015 год.

Ранее мы сообщали, что в прибрежье Севастополя в период с 2003 по 2012 год размеры и масса султанки не различались по годам, и были близки к таковым султанки, обитавшей в акватории Севастополя в начале прошлого века (Данилевский, 1939; Экотоксикологические исследования..., 2015). Рыбы среднего возраста имели низкие значения длины и массы, в то время как молодые экземпляры стали крупнее. Следовательно, эта положительная тенденция по размерно-массовым параметрам в настоящее время не сохранилась.

Таблица 1

Популяционные параметры черноморской султанки в теплые периоды 2010–2018 годов

Пол	Параметр	2010–2012 гг.	2013–2014 гг.	2016–2018 гг.
1 год				
♀	Тl, см	12,91±0,11	12,80±0,1	12,19±0,08
♂		11,63±0,09	11,54±0,07	11,49±0,08
♀	Sl, см	10,26±0,09	10,19±0,08	9,83±0,06
♂		9,19±0,07	9,17±0,06	9,21±0,06
♀	масса, г	19,51±0,52	19,603±0,51	18,52±0,39
♂		13,78±0,33	13,34±0,25*	15,09±0,38
2 год				
♀	Тl, см	13,84±0,15	13,66±0,14	13,26±0,14
♂		11,75±0,15	11,56±0,11	11,44±0,11
♀	Sl, см	10,97±0,12	10,83±0,11	10,74±0,11
♂		9,29±0,12	9,15±0,09*	9,19±0,09
♀	масса, г	25,29±0,88	23,68±0,72	25,24±0,77
♂		14,54±0,58	13,57±0,43	15,06±0,44
3 год				
♀	Тl, см	15,15±0,19*	13,96±0,88	13,79±0,23
♂		12,75±0,29	11,88±5,39	12,16±0,27
♀	Sl, см	12,11±0,14	11,09±0,26	11,08±0,19
♂		10,07±0,24	9,53±0,29	9,84±0,21
♀	масса, г	32,45±1,29 *	26,17±0,02	27,08±1,39
♂		18,71±1,55	15,46±0,02*	19,18±1,31

Примечание к таблице. Жирным шрифтом указаны величины, достоверно отличающиеся от таковых с последующим периодом, * – достоверные отличия указанных параметров с таковыми для периода 2016–2018 годов.

При анализе морфофизиологических критериев для более раннего периода, было отмечено, что с 2008–2009 годов до 2012 года ИП у барабули незначительно снижался, что продолжалось и до 2018 года включительно.

Аналогичная закономерность получена и для ГСИ: вплоть до 2016–2018 годов абсолютные величины коэффициента зрелости с мая до августа (время массового подхода барабули) уменьшались как у самок, так и у самцов. Однако, для месяцев разгара нереста (июнь – июль) эта картина меняется. В то время как в 2009–2010 годах величина ГСИ в целом в популяции для самок была 5,67±0,42 %, а у самцов – 3,82±0,32 %, для последующих лет эти значения были: в 2011–2012 годах – 5,89±0,36 у самок и 3,54±0,28 % у самцов, а в 2014–2018 годах – 5,96±0,17 и 4,07±0,06 % соответственно. Следовательно, некоторое снижение популяционных и морфофизиологических параметров рыб не является критичным для

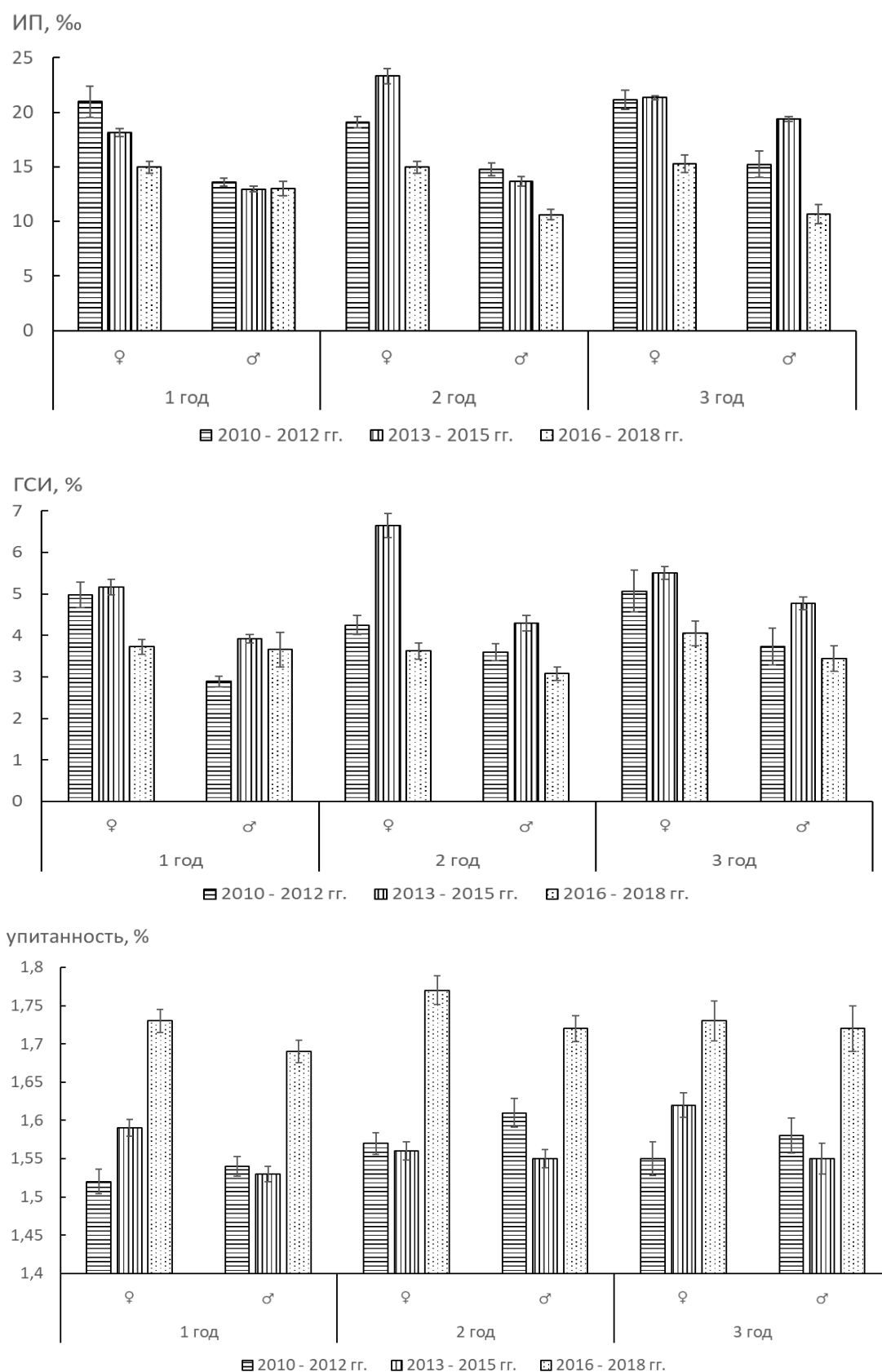


Рис. 1. Морфофизиологические параметры черноморской султанки в теплые периоды 2010–2017 годов

популяции, а, возможно, обусловлено колебаниями внешних факторов (кормовая база и/или гидрохимический статус акватории).

Как было сказано выше, резорбция чешуи барабули в 2017 году была высокой, что, вероятно, свидетельствует о высоком содержании токсикантов в среде. Так, известно, что при экспериментальном воздействии сублетальных концентраций сточных вод городской канализации на лабео *Labeo rohita*, изменения в морфологии чешуек (повреждение в передней и задней частях чешуек в виде разрывов и выкорчевывания, разрушения у основания кругов и радиалей, наряду с полной структурной потерей в фокальной области) наступают уже через 15 дней (Kaur, Dua, 2015). Достаточно высокая чувствительность показателя поврежденности (резорбции) чешуи была обсуждена и при влиянии комплексного загрязнения акваторий как у черноморских представителей ихтиофауны (*Spicara flexuosa*), так и пресноводных видов (*Ctenopharyngodon idella*, *Gymnocephalus cernua*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Hypophthalmichthys nobilis*, *Leuciscus idus*, *Perca fluviatilis*, *Sander lucioperca*) (Экотоксикологические исследования..., 2016; Rutkayová et al., 2016).

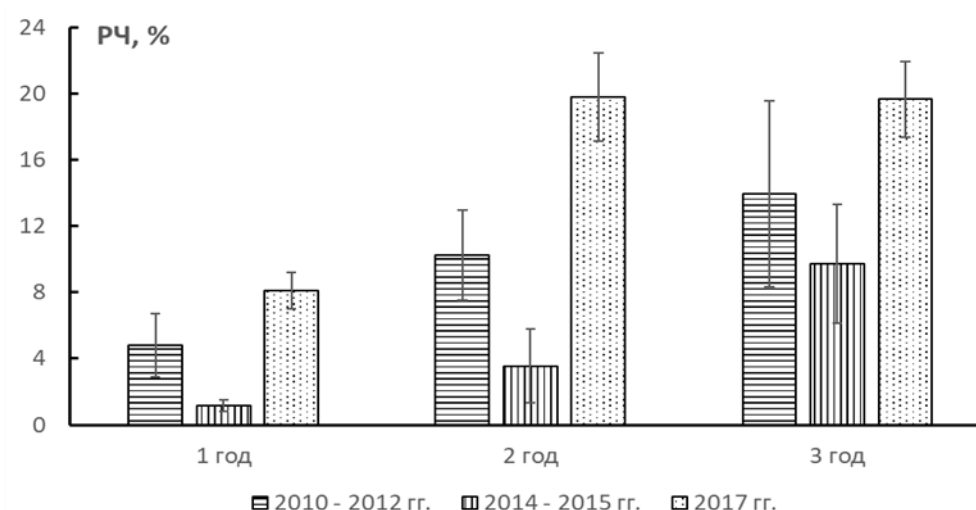


Рис. 2. Резорбция чешуи черноморской султанки в 2010–2017 годы

Согласно нашим результатам по динамике изменения морфофизиологических параметров в 2013–2015 годах ИП, ГСИ и упитанность у барабули, ведущей придонный образ жизни (Данилевский, 1939), имеют, в целом для популяции, максимальные величины, а поврежденность рисунка чешуи минимальна (см. табл. 1 и рис. 1 и 2). Это согласуется и с имеющейся информацией о том, что концентрация ХЭВ и нефтяных углеводородов в донных отложениях районов отлова султанки также снижалась к 2015 году (Санитарно-биологические исследования..., 2018).

Известно, что в 2013–2015 годах в бухте Песочная (расположена между бухтами Карантинной и Стрелецкой – точками отлова барабули) было отмечено высокое видовое разнообразие и численность макрозообентоса (Алемов и др., 2015), что справедливо и для других акваторий Севастополя (Ревков и др., 2014). Так, в частности, высокие показатели численности полихет и моллюсков, являющихся основным рационом барабули (Данилевский, 1939), в том числе и в районе Севастополя (Андрияшев, 1944) и могли отразиться на значениях индексах печени и упитанности.

Следует отметить однако, что детальный анализ численности и биомассы макрозообентоса в районах отлова барабули показал снижение с 2012 по 2018 год доли полихет *Glycera convoluta*, моллюсков *Loripes lucinalis*, *Rissoa membranacea*, *Rissoa parva*,

Abra nitida, *Abra segmentum* и некоторых мелких ракообразных из отряда Cumacea, входящих в пищевую рацион султанки.

Более общий анализ динамики численности и биомассы крупных таксономических групп бентосных организмов в указанных бухтах представлен на рисунке 3.

В исследованных бухтах отмечалось повышение численности моллюсков и ракообразных в 2012–2015 годах, что согласуется с данными, полученными для близлежащей Песочной бухты (Алемов и др., 2015), а также с информацией о снижении содержания ХЭВ и НУ в донных отложениях исследуемых акваторий в указанный период (Санитарно-биологические исследования..., 2018). К 2018 году в целом наблюдалось снижение численности и биомассы макрозообентоса, что наряду с увеличением резорбции чешуи барабули в 2017 году позволяет предположить ухудшение условий обитания гидробионтов в указанные годы, в частности высокое содержание токсикантов. Известно, что ранее (2006–2007 гг.) и в эпифитоне травы zostера, произрастающей в бухте Казачья, также биомасса и численность моллюсков сократилась в 5 и 25 раз соответственно по сравнению с 1970–1971 годами (Макаров, 2018).

Некоторое увеличение численности и биомассы полихет в 2018 году происходило в основном за счет мелкой полихеты *Heteromastus filiformis*, которая по данным (Миронов и др., 2003) относится к видам, устойчивым к нефтяному загрязнению донных осадков.

Тот факт, что основные пищевые объекты барабули (полихеты и моллюски), имели низкие величины численности в 2018 году, как раз и могли повлиять на снижение размеров и морфофизиологических параметров *Mullus barbatus ponticus* в 2016–2018 годах.

Небольшое повышение веса рыб и упитанности в 2016–2018 годах, может быть связано с тем, что у султанки на фоне увеличения численности моллюсков в 2015 году в исследованных бухтах, вероятно, первостепенным пищевым объектом были *Bivalvia* в этот (и возможно последующий) год, что отмечалось в других акваториях Мирового океана (Arslan, İşmen, 2014). Кроме того, калорийность моллюсков превышает таковую полихет на порядок (Александров, 2001а, 2001б), что в первые годы жизни (когда темп роста рыб максимальный), в нашем случае это 2015–2016 годы, и привело к наибольшему росту веса барабули.

В 2015 году, когда стертость рисунка радиалий на чешуйках была минимальна (и см. выше – уровень ХЭВ ниже) у представителей всех возрастных групп рыб, доля *Bivalvia* была максимальной (рис. 2 и 3).

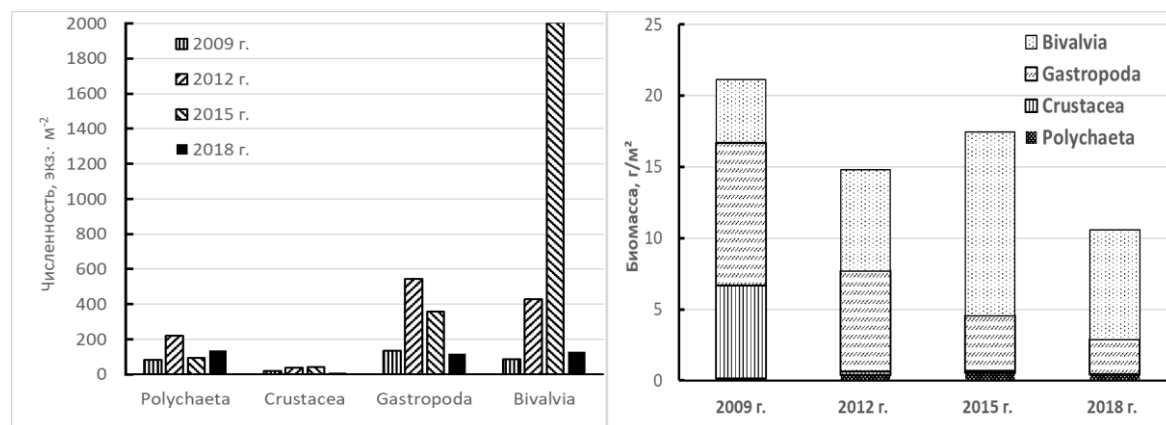


Рис. 3. Численность и биомасса макрозообентоса в районах отлова султанки

Уменьшение численности и биомассы двустворчатых моллюсков в 2018 году объясняет косвенно и повышение резорбции чешуи, по причине уменьшения самоочистительной способности акваторий Севастополя. Так, ранее было показано, что в Севастопольской бухте при увеличении содержания НУ в донных осадках уменьшается количество двустворчатых моллюсков ($r=-0,6$; $P < 0,05$). При этом, авторы также выделили виды макрозообентоса, для

которых прослеживается прямая отрицательная корреляционная зависимость с уровнем ХЭВ в донных осадках указанной акватории (Тихонова, Соловьёва, 2006). Среди них имеются и пищевые объекты султанки: представители *Cumacea*, а также *Rissoa parva*, что подтверждает наше предположение об увеличении концентрации токсикантов в бухтах Стрелецкая, Карантинная и Севастопольская в 2018 году.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенного многолетнего анализа состояния черноморской барабули и некоторых представителей макрозообентоса можно заключить, что размер рыб, а также величины индекса печени и гонад в нерестовый период зависят главным образом от наличия в среде основных и второстепенных (заменяющих) объектов питания. Резорбция чешуи султанки была высокой в те годы, когда численность двусторчатых моллюсков в изученных бухтах Севастополя имела низкие показатели.

Благодарности. Авторы выражают благодарность рыбакам малого флота ФИЦ ИнБЮМ, а также рыбколхоза «Путь Ильича» за предоставленный материал.

Работа выполнена: по государственной бюджетной теме «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ 0828-2019-0006) (регистрационный номер НИОКТР: АААА-А18-118020890090-2).

Список литературы

- Александров Б. Г. Калорийность беспозвоночных Черного моря. I. Зоопланктон и мейобентос // Экология моря. – 2001а. – Вып. 55. – С. 5–10.
- Александров Б. Г. Калорийность беспозвоночных Черного моря. II. Макрозообентос // Экология моря. – 2001б. – Вып. 56. – С. 71–76.
- Андряшев А. П. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) // Журнал общей биологии. – 1944. – Т. V, № 3. – С. 193–196.
- Алёмов С. В., Гусева Е. В., Соловьёва О. В., Тихонова Е. А., Бурдиян Н. В., Дорошенко Ю. В. Результаты комплексных санитарно-биологических исследований бухты Песочная (регион Севастополя) // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского Серия «Биология, химия». – 2015. – Том 1 (67). – № 2. – С. 3–17.
- Гуливатая И. Как изменится Крым к 2020 году. – «Крымская газета» (22.09.2017 г.). Режим доступа: <https://gazetacrimea.ru/news/> – © 2000–2019.
- Данилевский Н. Н. Биология черноморской султанки // Труды научной рыбохозяйственной и биологической станции Грузии. – 1939. – Т. 2. – С. 77–151.
- Макаров М. В. Таксоцен Mollusca в эпифитоне морской травы *Zostera* sp. в акватории бухты Казачья (Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2018. – Вып. 3. – С. 92–97.
- Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алёмов С. В. Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: изд. Пищ. пром., 1966. – 376 с.
- Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В. Состав и сезонная динамика макрозообентоса локального биотического комплекса *Chamelea gallina* (западный Крым, Черное море) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 247–259.
- Санитарно-биологические исследования прибрежных акваторий юго-западного Крыма в начале XXI века / [Под ред.: О. Г. Миронова и С. В. Алёмова]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 276 с.
- Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. – Наука, М., 1964. – 550 с.
- Тихонова Е. А., Соловьёва О. В. Использование макрозообентоса для экологических исследований портовых акваторий (на примере Севастопольской бухты, Чёрное море) // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». – 2015. – Том 1 (67). – № 1. – С. 135–144.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Института экологии растений и животных. – 1968. – Вып. 58. – 386 с.
- Экотоксикологические исследования прибрежной черноморской ихтиофауны в районе Севастополя. – М.: изд. ГЕОС, 2016. – 360 с.
- Arslan M., İşmen A. Age, growth, reproduction and feeding of *Mullus barbatus* in Saros Bay (North Aegean Sea) // Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment. – 2014. – Vol. 20, N 3. – P. 184–199.

Kaur R., Dua A. Scales of freshwater fish *Labeo rohita* as bioindicators of water pollution in Tung Dhab Drain, Amritsar, Punjab, India // Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A. – 2015. – Vol. 78, Iss. 6. – P. 388–396.

Rutkayová J., Jawad L., Nebesárová J., Benes K., Petrásková E. et al. First records of scale deformities in seven freshwater fish species (Actinopterygii: Percidae and Cyprinidae) collected from three ponds in the Czech republic // Acta Ichthyologica et Piscatoria; Szczecin. – 2016. – Vol. 46, Iss. 3. – P. 225 – 238.

World register of marine species. [Электронный ресурс]. – 2008. Режим доступа: <http://www.marinespecies.org>.

Kuzminova N. S., Alemov S. V., Viter T. V., Novoselsky V. I. Inter-annual variations of the basic population and morphophysiological parameters of the red mullet and its food objects in the coastal zone of the Sevastopol // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 117–124.

The analysis of the main population and morphophysiological parameters of the Black Sea red mullet *Mullus barbatus ponticus*, caught in 2010–2018 in the coastal zone of Sevastopol, is carried out. In addition, the abundance and biomass of some representatives of macrozoobenthos were studied. It has been found that the size of fish, as well as the indexes of gonad and liver at the spawning, depend mainly on the presence in the environment of primary and secondary (substitute) food objects. In 2013–2015, the hepatosomatic and gonadosomatic index and condition factor of the red mullet, had, on the whole, the maximum values for the population, and the disturbance of the scale was minimal. During this period, the biodiversity and abundance of macrozoobenthos were also high, and the concentration of organochlorine and petroleum hydrocarbons in the bottom sediments, where *M. barbatus ponticus* inhabits, were reduced. A decrease in the abundance and biomass of macrozoobenthos (and, in particular, red mullet's food objects – polychaetes and mollusks) was observed to 2018 as well as increase of the resorption of fish scales in 2017. This suggests a decrease in the living conditions of aquatic organisms in these years, associated with high toxicants level. A reduction of size and morphophysiological parameters of fish was noted for 2016–2018. However, at the same time, a low weight and condition factor increase was found, which may be due to the fact that main food object of red mullet in 2015 (and possibly next year) were Bivalvia (because of an increase in the number of mollusks in the studied bays), that led to the greatest weight growth of individuals at first years of life, when the fish growth rate is maximum.

Key words: Black Sea red mullet, macrozoobenthos, Sevastopol, Black Sea.

Поступила в редакцию 15.08.19

УДК 595.799: 591.53.063.1

Трофические связи социальной пчелы *Halictus quadricinctus* в экосистемах государственного природного заказника «Воронежский»

Чуканова Н. В.

Воронежский государственный университет
Воронеж, Россия
chukanova.nina@yandex.ru

Проведено исследование трофических связей и фуражировочного поведения пчелы *Halictus quadricinctus* (Fabricius, 1776) на территории природного заказника «Воронежский». Проведен анализ характера растительности вблизи места гнездования *H. quadricinctus*. Составлены схемы растительности, произрастающей в окрестностях агрегации гнезд в радиусе 500 м и выделены доминирующие растительные семейства. Проведен споро-пыльцевой анализ образцов пыльцы, собранной с опущения фуражирующих самок, а также содержимого ячеек. По результатам анализа выявлены наиболее предпочтительные для *H. quadricinctus* семейства растений. При этом пыльца растений, произрастающих в меньшем количестве и на более отдаленных от агрегации гнезд участках, может составлять до 90 % спектра, в то время как пыльцевые зерна доминирующих в радиусе 500 м от гнезд растений нередко встречаются единично. Самки *H. quadricinctus* предпочитают растения с обильной легкодоступной пыльцой из семейств Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae. Во время фуражировки они могут посещать даже единичные растения предпочитаемых видов. В течение одного фуражировочного полета самка собирает пыльцу преимущественно одного палиноморфологического типа. В пробах с опущения вернувшихся в гнездо фуражиров 32–99 % пыльцы принадлежит к одному типу. Споро-пыльцевые спектры проб пыльцы, полученные из экскрементов личинок, как правило, бидоминантны, при этом общее число палиноморфологических типов в каждой ячейке колеблется от 4 до 12.

Ключевые слова: Halictidae, *Halictus quadricinctus*, трофические связи, фуражировочное поведение, пыльца.

ВВЕДЕНИЕ

Пчелы (Apoidea) – процветающая группа перепончатокрылых насекомых (Insecta, Hymenoptera), встречаются почти везде, где произрастают энтомофильные растения, и представляют важный компонент большинства наземных биогеоценозов. В мировой фауне насчитывается более 17 тыс. видов пчел из 7 семейств и 443 родов (Michener, 2007). На территории России – 1202 вида, относящихся 6 семействам и 65 родам (Прощалыкин, Астафурова, 2017).

Пчелы являются основными опылителями энтомофильных покрытосеменных растений. Для питания имаго и личинок используются пыльца и нектар. При этом основным источником белка служит пыльца.

Семейство Halictidae (Latreille, 1802) – большая и всемерно распространенная группа пчел, включающая почти 3500 описанных видов. Семейство представлено видами, ведущими как одиночный, так и социальный образ жизни. Пчелы гнездятся в земле, строят собственные гнезда или занимают уже готовые полости. Большая часть представителей семейства являются широкими полилектами: самки собирают пыльцу с растений, принадлежащим к разным ботаническим семействам (Радченко, Песенко, 1994; Северова и др., 2009; Dikmen, 2011).

Для Воронежской области отмечено 43 вида пчел семейства Halictidae (Лопатин, Добрынин, 2005; Лопатин, 2008).

Halictus quadricinctus (Fabricius, 1776) – один из самых крупных представителей семейства, широко распространенный в умеренной зоне Палеарктики. Пчела гнездится в плотных, как правило, глинистых слоях почвы, преимущественно, выбирая обрывистые участки берегов рек (Eversmann, 1846; Благовещенская, 1956; Tomozei, 2002), крутые склоны

оврагов (Breitenbach, 1878; Лопатин, 2005), вертикальные стены карьеров (Scholz, 1912; Ситдилов, 1987), хорошо прогреваемые солнцем. Некоторые гнезда обнаружены и в нетипичных для этого вида биотопах – грунтовых дорогах с легкой почвой (Чуканова, Лопатин, 2011, 2013). Гнезда основаны более чем одной самкой и образуют плотные скопления – агрегации (Лопатин, 2010).

Большинство работ, посвященных изучению трофических связей *H. quadricinctus*, сделаны на основании регистрации видов растений, на цветках которых отловлены пчелы. Распределение пчел по цветущей растительности, безусловно, дает адекватное представление о трофических приоритетах пчел того или иного вида, но не отражает всей полноты трофических связей пчелы. В частности, не позволяет оценить характер взаимоотношений пчел с цветковой растительностью на индивидуальном уровне, смену приоритетов в течение одного дня или более продолжительных интервалов времени, а также не дает возможности отразить влияние состава и плотности цветущих растений (Иванов, Мензатова, 2016).

Исследований по изучению трофических связей *H. quadricinctus* с использованием споро-пыльцевого анализа, за исключением работы Е. Э. Северовой с соавторами (Северова и др., 2009), не проводилось.

Цель работы – выявить наиболее предпочитаемые *H. quadricinctus* виды растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на территории государственного природного заказника федерального значения «Воронежский» в 2009–2016 годах.

Наблюдения, анализ характера растительности и сбор пчел проведены на левом берегу реки Усмани в окрестностях биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново» (Новоусманский р-н, 20–25 км к юго-востоку от Воронежа).

Агрегация гнезд *H. quadricinctus* с координатами N 51 48'33.9" E 039 22'19.1" была обнаружена в 1994 году на грунтовой дороге с сильно утрамбованной супесчаной почвой.

Препараты для споро-пыльцевого анализа изготавливались из экскрементов личинок и пыльцы, снятой с опущения пчел (Барыкина, Веселова и др., 2004.). Пыльцу собирали с самок, возвратившихся в гнездо после фуражировки. Пыльцу снимали непосредственно с тела пчел, а также использовали ватные тампоны, помещаемые у входа в гнездо. Для изготовления временных препаратов пыльцы использовалась следующая методика: экскременты личинок, извлеченные из ячеек, помещали в эппендорфы, заливают дистиллированной водой и выдерживают в течение 1–2 часов до их полного размягчения. После размягчения экскременты осторожно перемешивали стеклянной палочкой. Через 15–20 мин, убедившись в том, что пыльцевые зерна отделены друг от друга, жидкость сливали, а из осадка делали мазок на обезжиренном предметном стекле. Затем препарат сразу же заливали каплей разогретого глицерин-желатина, подкрашенного сафранином (Барыкина и др., 2004.), и накрывали покровным стеклом, придерживая его с одного конца препаровальной иглой.

Палинологический анализ основан на различиях морфологической структуры пыльцевых зёрен и спор разных видов растений. Важными характеристиками для анализа являются размеры и форма пыльцевых зёрен и спор, типы апертур и их количество, виды скульптуры и текстуры (Курманов, Ишбирдин, 2012). Форма, положение и число апертур определяют палиноморфологический тип и лежат в основе классификации пыльцевых зерен и спор (Erdtman, 1952).

Палиноморфологические типы определяли с помощью светового микроскопа Микромед-3 при 100-кратном увеличении. В каждом препарате подсчитывалось 100 пыльцевых зерен. Определение принадлежности пыльцы к тому или иному таксону проводили по Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешиной (Куприянова, Алешина, 1972, 1978). Большая часть пыльцевых образцов определялась до семейства. Для сравнения были изготовлены препараты из свежей пыльцы растений, произрастающих в окрестностях агрегации гнезд *H. quadricinctus* (исследовалась пыльца, извлеченная из пыльников).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Самки *H. quadricinctus* – полилекты и формируют хлебец из пыльцы растений разных семейств. Общее количество палиноморфологических типов в составе хлебца варьирует от 4 до 12 в каждой ячейке.

В радиусе 150 м от исследуемой агрегации гнезд было отмечено не менее 50 видов обильно цветущих энтомофильных растений из 18 семейств.

После окончания зимней диапаузы и возобновления внегнездовой активности – закладки новых гнезд (1–2 декада мая) у *H. quadricinctus* наступает следующая стадия жизненного цикла: строительство и провиантирование ячеек. Данная стадия занимает последнюю декаду мая, весь июнь и первые две декады июля. Пыльца переносится на опушении тела в основном на скопе, расположенной на бедрах и голених задних ног. Кормовые запасы для личинок представляют собой смесь пыльцы с нектаром пастообразной консистенции в виде хлебца, имеющего форму слегка уплощенного шара (рис. 1). Яйцо откладывается на хлебец сверху строго вдоль продольной оси. После откладки яйца ячейка закрывается почвенной пробкой.



Рис. 1. Яйцо *Halictus quadricinctus* на хлебце (масштабная линейка: одно деление – 1 мм)

Трофические связи *H. quadricinctus* изучали в июне – июле 2009–2016 годов. По результатам изучения характера растительности вблизи места гнездования составлены схемы расположения произрастающих в окрестностях агрегации (в радиусе 150 м) видов растений с указанием их принадлежности к тому или иному семейству (рис. 2, 6, 9, 11, 12, 13, 14, 15).

В 2009 году составление схемы растительности проводили по данным обследования изучаемой территории с 6 по 19 июня. В этот период в окрестностях агрегации отмечены цветущие энтомофильные растения 6 семейств: Rubiaceae, Umbelliferae, Brassicaceae, Boraginaceae, Campanulaceae, Scrophulariaceae (рис. 2). Черная полоса на рисунке – грунтовая дорога, красная – участок на дороге, где располагается агрегация гнезд *H. quadricinctus*. Растения первых трех семейств занимали доминирующее положение на исследуемом участке.

Параллельно с этим было собрано и проанализировано 19 образцов пыльцы, собранной с фуражирующих самок, возвратившихся в гнездо. Анализ состава пыльцы показал, что 95 % полученных спектров монодоминантны – доминировал один палиноморфологический тип. По процентному соотношению числа пыльцевых зерен доминировали семейства Brassicaceae, Asteraceae (Cichoriodeae) и Convolvulaceae (32, 25 и 19 % соответственно) (рис. 3).

Споро-пыльцевой анализ содержимого ячеек гнезда № 2009-1 (раскопки произведены 18.07.09; всего 7 ячеек, проанализировано 7) выявил пыльцу 6 видов растений из 8 семейств, которые не были отмечены в радиусе 150 м от гнезд *H. quadricinctus* (рис. 4). В одном из

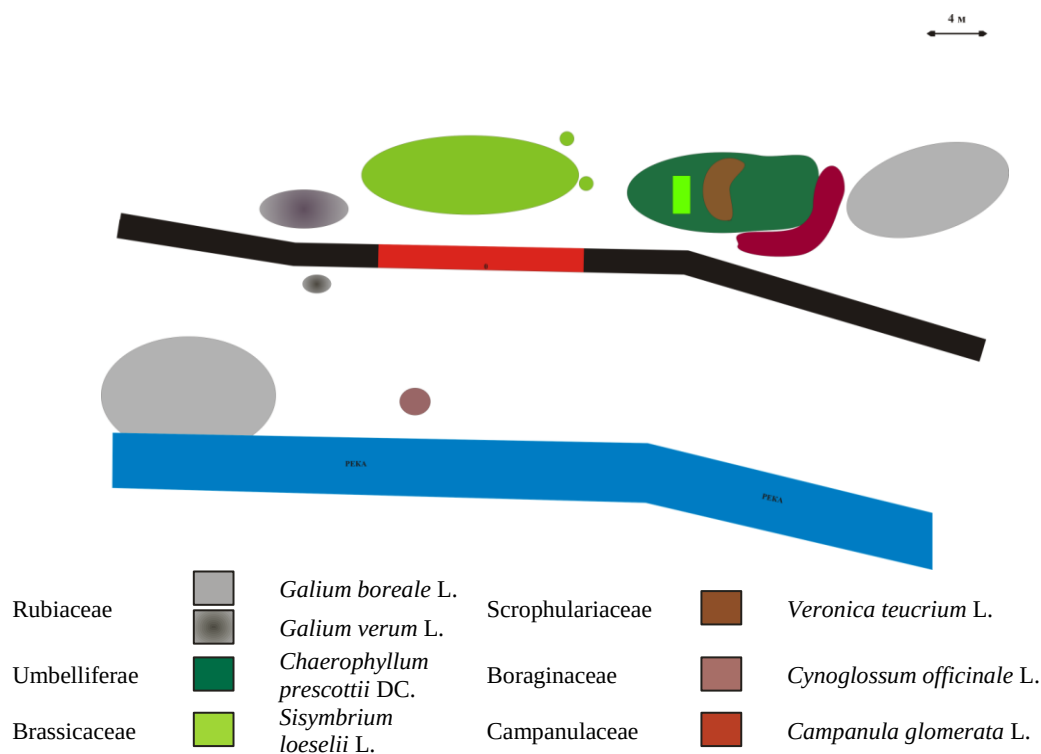


Рис. 2. Схема цветущей растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2009 года

На этом и следующих рисунках черная полоса – грунтовая дорога, красная область – участок на дороге, где располагается агрегация гнезд *H. quadricinctus*.

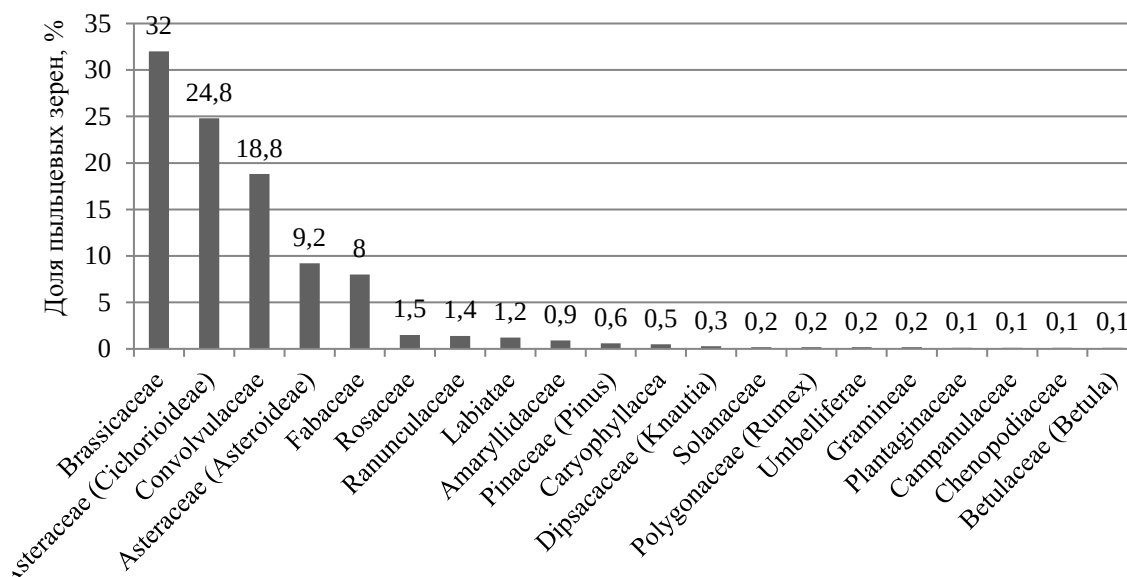


Рис. 3. Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств в пробах пыльцы, собранной с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* в период 6–19 июня 2009 года

образцов была обнаружена пыльца *Tilia* sp., ближайшие растения этого рода встречаются на расстоянии 1 км. Липа – хороший медонос, цветет не более 2,5 недель, иногда в течение 5 дней, и выделяет нектар и пыльцу в огромном количестве, что делает её весьма привлекательной для насекомых.

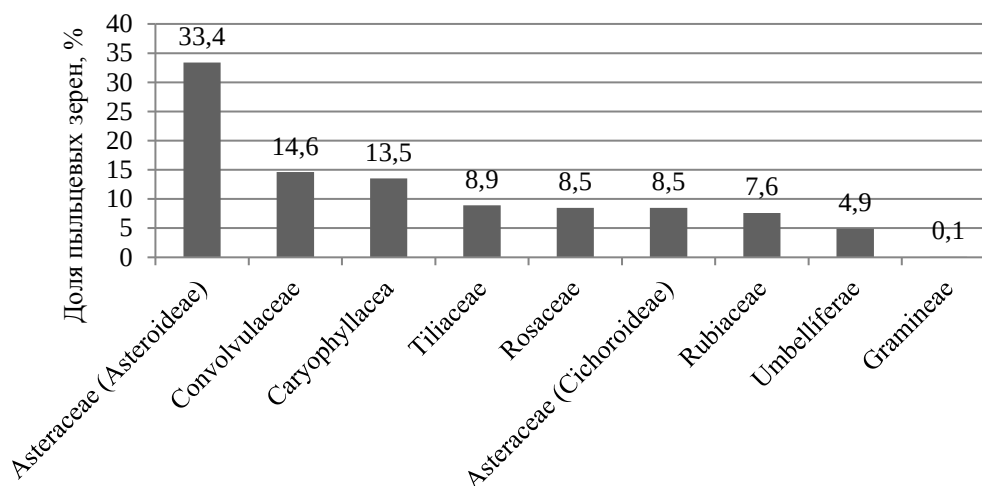


Рис. 4. Доля пыльцевых зерен растений различных семейств в ячейках гнезда *Halictus quadricinctus* № 2009-1

Растения семейства Asteraceae характеризует обильная и легкодоступная пыльца. Это объясняет значительное преобладание в анализируемых спектрах видов из подсемейства Asteroideae, на долю которых приходится 33 %.

Анализ состава спектров ячеек можно использовать для определения времени и последовательности формирования ячеек гнезд (рис. 5). Ячейки, в спектрах которых преобладала пыльца семейства Asteraceae (Cichoroideae) и Caryophyllaceae были построены в первой половине июня, тогда как ячейки, в спектрах которых доминировала пыльца Asteraceae (Asteroideae), были построены во второй половине июня. В связи с коротким периодом цветения липы присутствие её пыльцы в спектрах ячеек может косвенно указывать на время их строительства и провиантирования. Так в гнезде № 2009-1 позже всех была построена ячейка № 1. В ней преобладали пыльцевые зерна *Tilia cordata* L., цветение которой происходит в самом конце июня. Ячейка № 7 была построена первой, так как только в ней преобладала пыльца Cichoroideae (предположительно *Crepis* sp. и *Hieracium* sp.). Строительство гнезда происходило во второй половине июня 2009 года, уже после массового цветения *Crepis* и *Hieracium*. Это предположение подтверждает и отсутствие в составе спектров гнезда пыльцы крестоцветных, доминировавших в спектрах с тела пчел в начале июня 2009 года. Разграничить сроки постройки ячеек № 5 и № 6, а также № 2, № 3, № 4 с высокой точностью по пыльцевому спектру невозможно. Можно лишь сказать, что ячейки № 5 и № 6 были построены раньше, а остальные ячейки несколько позже, так как в них найдена пыльца *Convolvulus*. Полученные данные хорошо согласуются с данными по стадиям развития пчел, найденных в этих ячейках (рис. 5).

Сбор данных для составления схемы растительности в 2010 году проводили с 18 по 25 июня. В радиусе 150 м от гнезд преобладали растения семейств Rubiaceae и Brassicaceae, в то время как виды из семейств Scrophulariaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Alliaceae, Convolvulaceae, Boraginaceae и Asteraceae встречались небольшими островками среди доминирующих семейств или единично (рис. 6).



Рис. 5. Последовательность формирования ячеек в гнезде № 2009-1

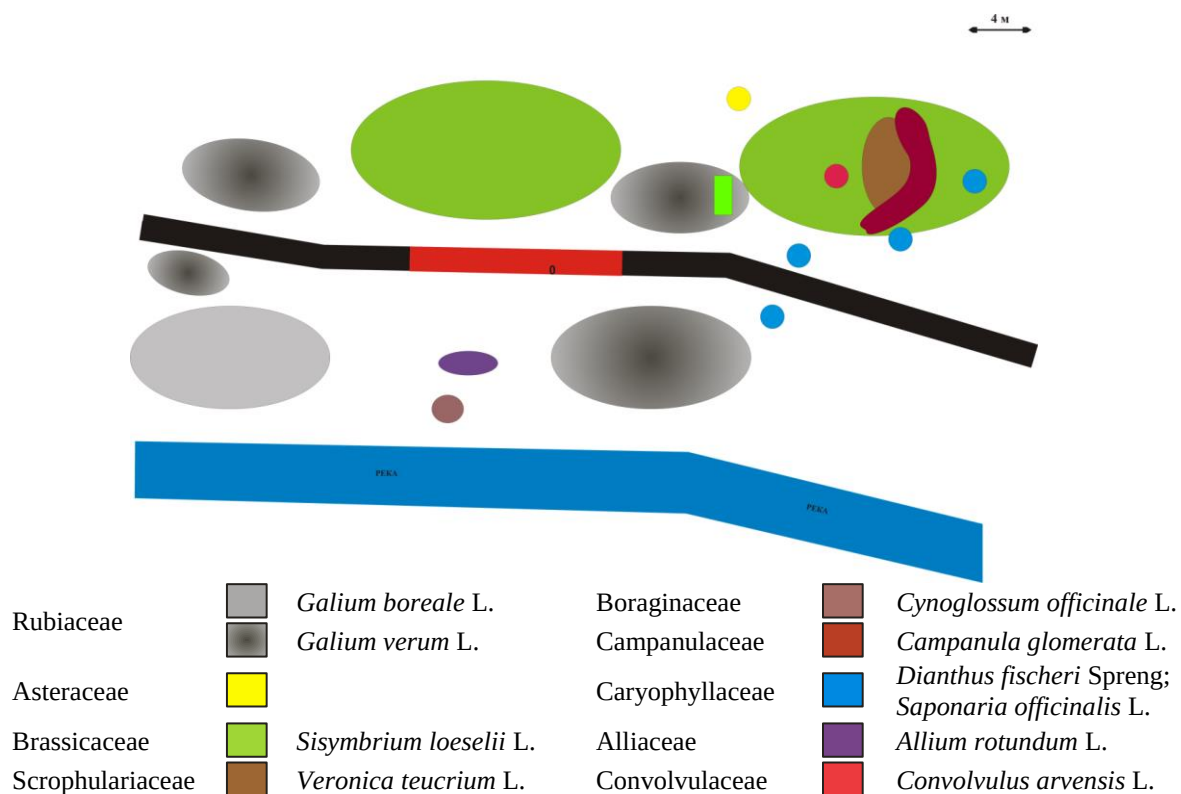


Рис. 6. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2010 года

Пыльца с фуражирующих самок собралась из разных гнезд *H. quadricinctus*. Всего проанализировано 8 образцов пыльцы, из которых 7 оказались монодоминантны. По процентному соотношению числа пыльцевых зерен доминирует семейство Asteraceae (Asteroideae) (48 %), представители которого произрастают на участке площадью не более 4 м². В пыльцевых спектрах от 3 до 23 % пыльцевых зерен принадлежало пыльце удаленных от агрегации растений из семейств Rosaceae, Umbelliferae, Tiliaceae (рис. 7).

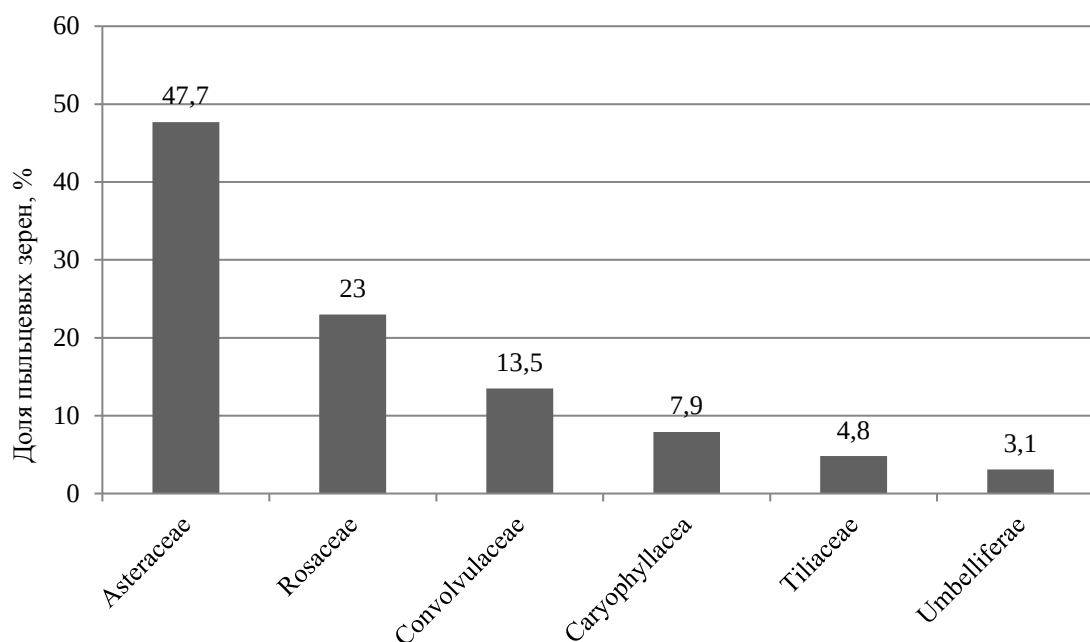


Рис. 7. Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств в пробах пыльцы, собранной с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* в период 18–25 июня 2010 года

Споро-пыльцевой анализ содержимого ячеек проведен на материале многолетнего гнезда № 2010-1 (раскопки произведены 19.07.10). В состав гнезда входили соты с неразрушенными ячейками, а также соты с отдельными фрагментами ячеек, вследствие чего препараты последних изготавливались в виде общей пробы сота. Все ячейки были пронумерованы. Общее число ячеек в гнезде не менее 100, обработано 22 ячейки и 5 проб из содержимого нескольких разрушенных ячеек одного сота. В 8 изученных ячейках сота № 6 35–87 % (в среднем 64 %) пыльцевых зерен принадлежали растениям сем. Caryophyllaceae. В соте № 5 исследовано 9 ячеек, в 4 из которых также доминировала пыльца растений семейства Caryophyllaceae: 57–75 % (в среднем 65 %), в 2 ячейках – почти в одинаковом количестве представлена пыльца растений семейств Asteraceae (Cichorioideae) и Caryophyllaceae с незначительным преобладанием последнего, 4 ячейки имеют доминирующим палиноморфологическим типом пыльцу сем. Asteraceae (Asteroideae): 26–87 % (в среднем 61 %). Во всех пробах сота № 2 и группы ячеек № 4 71–93 %.

В спектрах образцов пыльцы, содержащейся в экскрементах, доминируют два палиноморфологических типа: Caryophyllaceae и Asteraceae (Asteroideae) – бидоминантный спектр (рис. 8).

В июле 2010 года в результате пожара пойма и лес вблизи участка гнездования *H. quadricinctus* сильно пострадали; изменился характер растительности.

В 2011 году видовое разнообразие растений в окрестностях агрегации резко уменьшилось, но выжившие растения, возможно из-за снижения конкуренции, увеличили численность. Так, *Allium rotundum* L., ранее отмечавшийся единично, занял обширную территорию в непосредственной близости от гнезд. Виды *Sisymbrium loeselii* L. и *Galium verum* L. практически не изменили своих границ, *Berteroa incana* L. стал произрастать небольшими группами по обочине дороги. Единично были отмечены *Chaerophyllum prescottii* DC., *Veronica teucrium* L., *Campanula glomerata* L., *Convolvulus arvensis* L., *Achillea millefolium* L., а *Cynoglossum officinale* L. не был обнаружен (рис. 9).

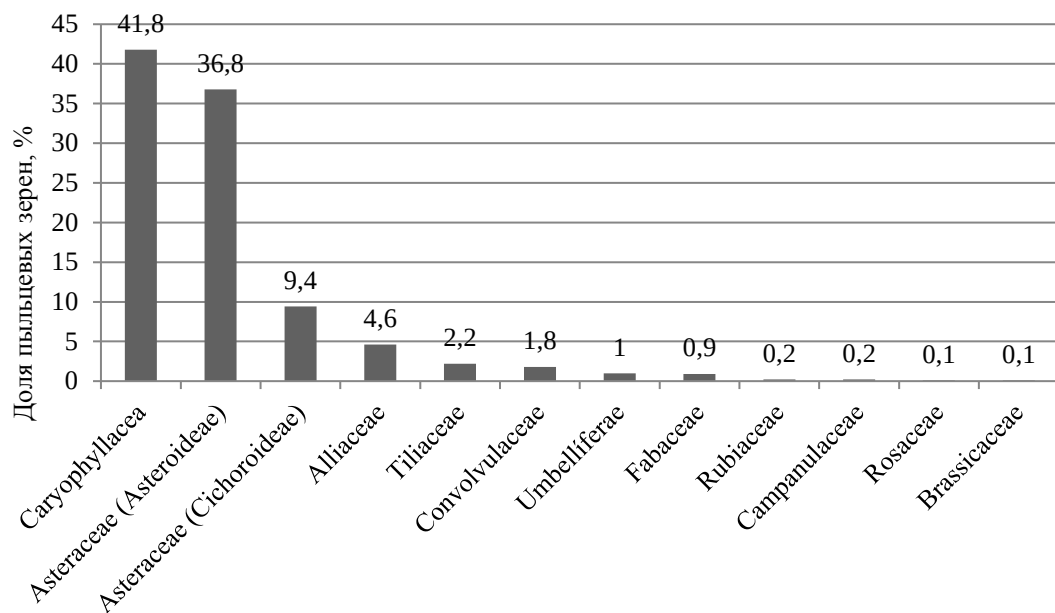


Рис. 8. Доля пыльцевых зерен растений различных семейств в ячейках гнезда № 2010-1 *Halictus quadricinctus*

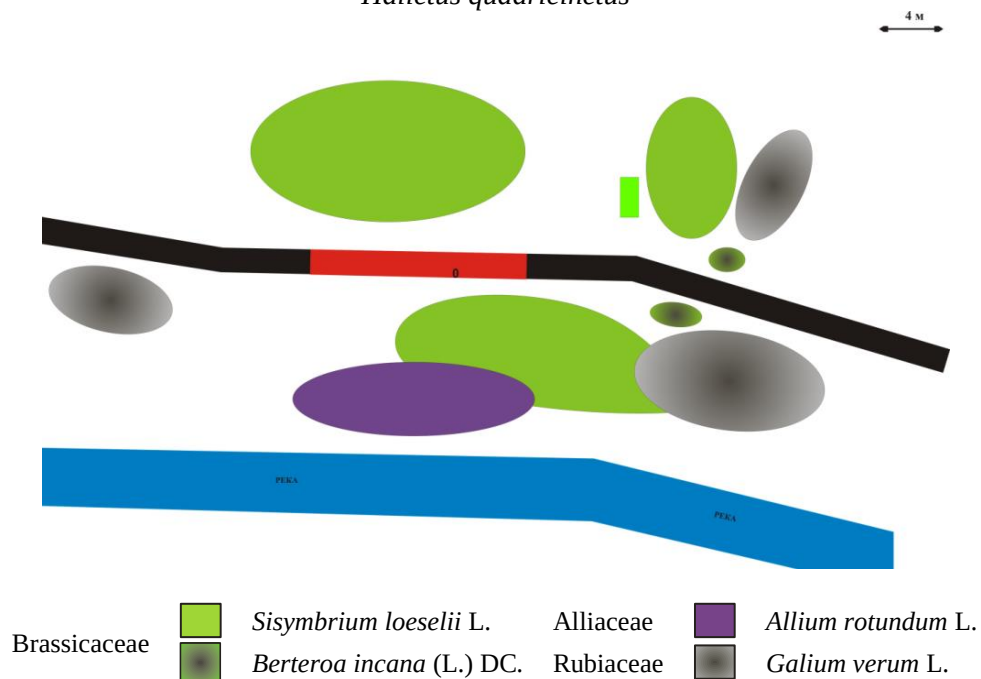


Рис. 9. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2011 года

Изменение состава растительности в непосредственной близости от гнезд нашло свое отражение в составе спорово-пыльцевых спектров, собранных с тела фуражирующих пчел из 4-х гнезд *H. quadricinctus*. В сборах этого года присутствовала пыльца Alliaceae в значительных количествах (до 50 %), которая в предшествующих образцах отмечалась лишь единично (рис. 10).

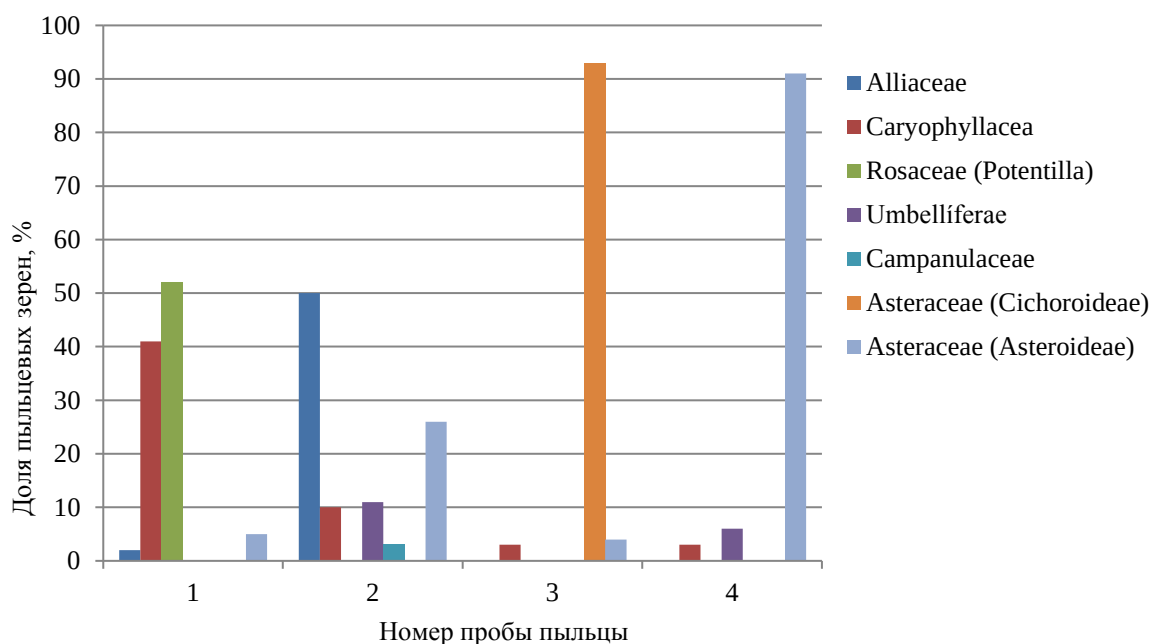


Рис. 10. Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств в пробах пыльцы, собранных с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* период 15–19 июня 2011 года

После пожара 2010 года в исследуемой агрегации сохранилось не более 5 гнезд. Для сохранения популяции пчелы *H. quadricinctus* использование методик исследования, связанных с гибелью насекомых или разрушением гнезд, было приостановлено.

Схемы расположения цветущей растительности на территории вокруг агрегации гнезд представлены на рисунках 11, 12. Споро-пыльцевой анализ содержимого ячеек и сбор пыльцы с фуражиров проведены не были.

В 2012 и 2014 годах доминирующими на исследуемой территории были растения из семейств Brassicaceae и Scrophulariaceae. В июне вдоль грунтовой дороги были многочисленны растения из семейств Fabaceae (*Medicago falcate* L.) и Rosaceae (*Potentilla argentea* L.), а с июля начинали активно цвести виды астровых и гвоздичных (*Gypsophila paniculata* L.).

В 2016 году сбор материала для построения схем растительности проводили в июне – июле. В первой декаде июня в радиусе 150 м от гнезд преобладали растения из семейств Umbelliferae и Rubiaceae (48 и 39 % соответственно). До 9 % составляли виды семейств Rosaceae, Brassicaceae и Caryophyllaceae (рис. 13). К 24 июня (рис. 14) увеличилась численность цветущих растений из семейства капустных, появились цветущие растения из семейств Fabaceae, Convolvulaceae, единично встречались растения из семейств астровые и луковые. В июле доля цветущих растений из семейства Asteraceae возросла до 38 %. (рис. 15).

В период с 17 июня по 15 июля из 11 помеченных в 2016 году гнезд 5 были населены как минимум одной самкой. До 3 июля в 3 гнездах зарегистрированы фуражирующие самки, причем в гнезде № 2016-1 отмечено не менее 5 самок, 4 из которых активно фуражировали. В середине июля самки продолжали вылетать из гнезд, однако возвращались без пыльцы.

Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств, в пробах пыльцы, взятых с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus* представлено на рисунке 16. Всего было исследовано 10 проб пыльцы.

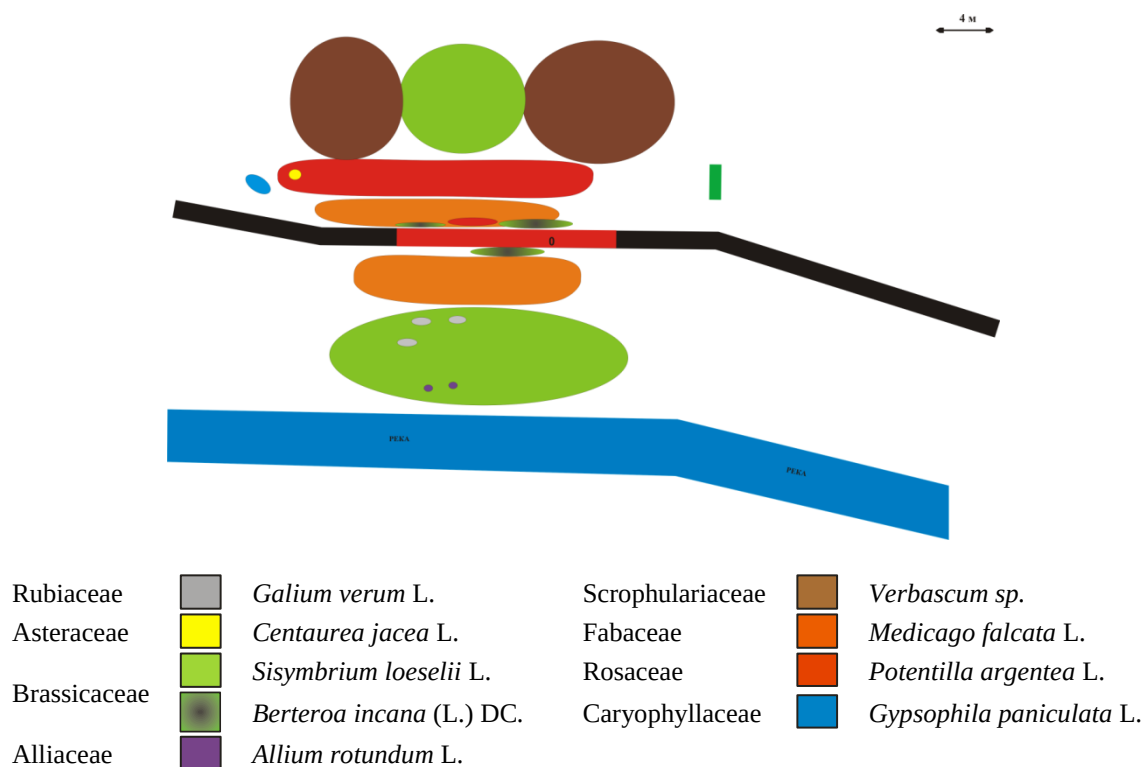


Рис. 11. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июне 2012 года

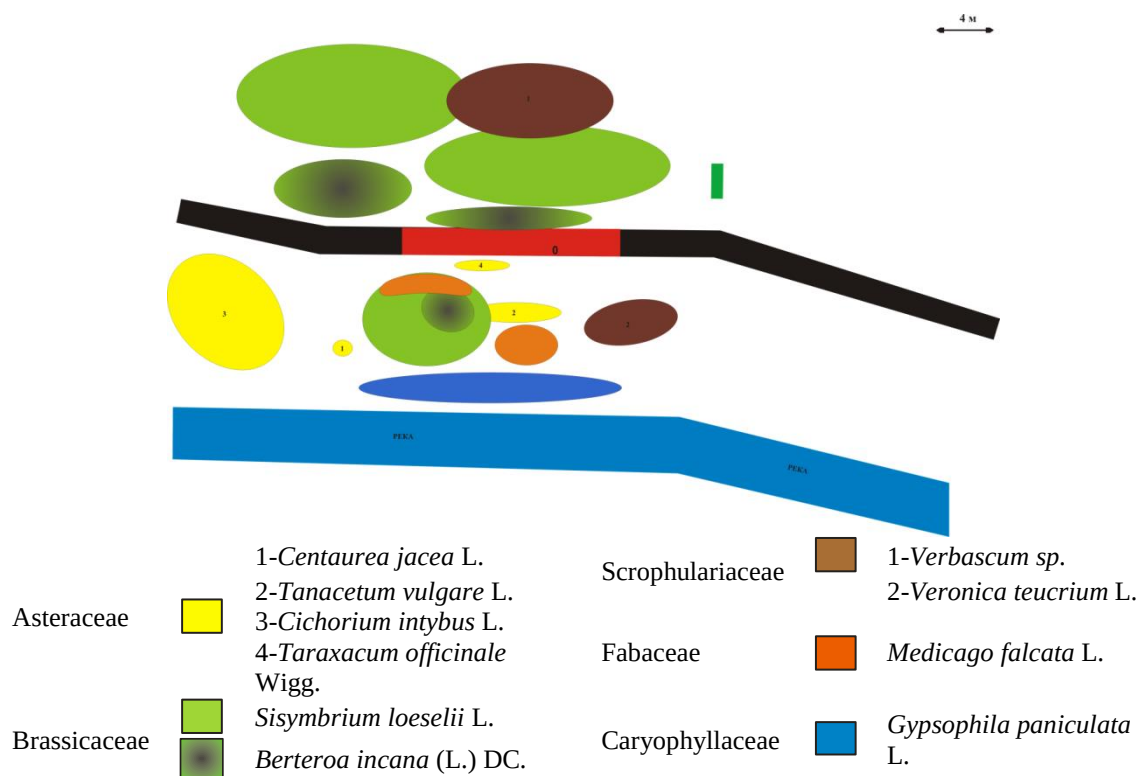


Рис. 12. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus*

в июле 2014 года

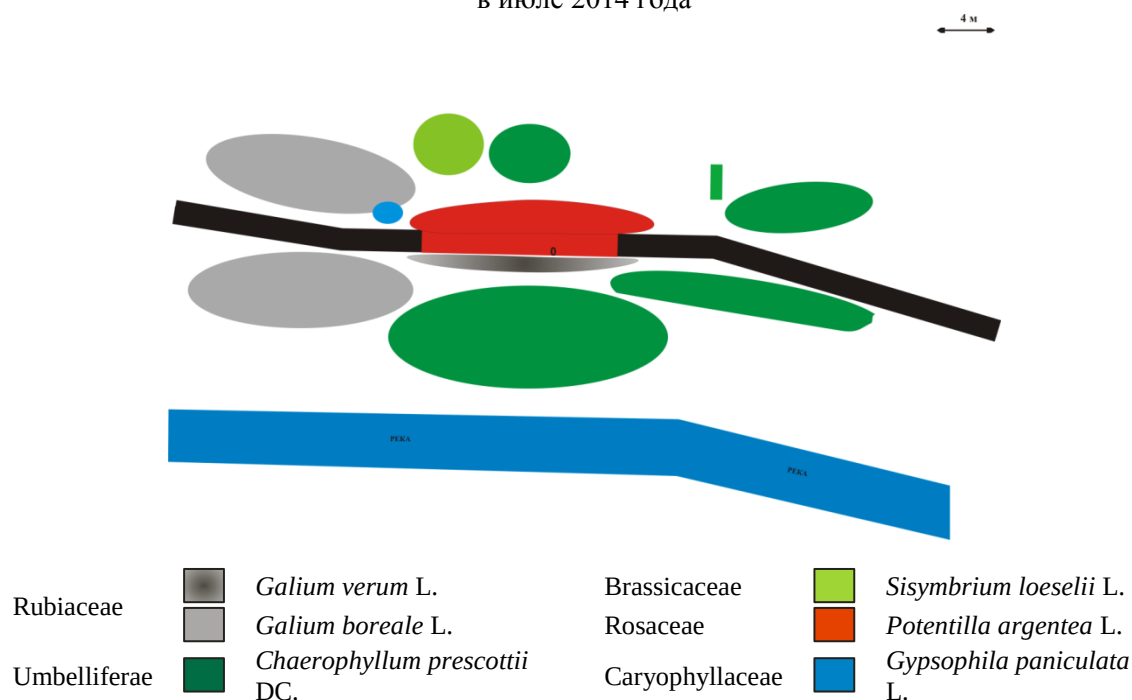


Рис.13. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в первой декаде июня 2016 года

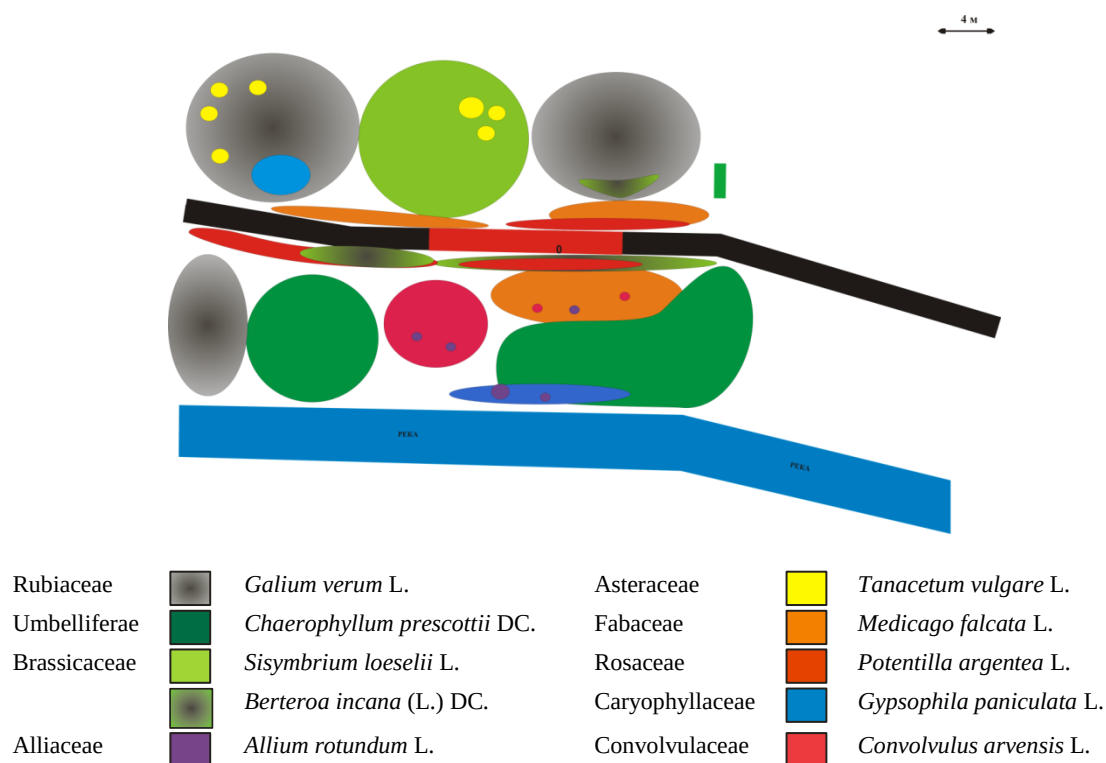


Рис. 14. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* во второй декаде июня 2016 года

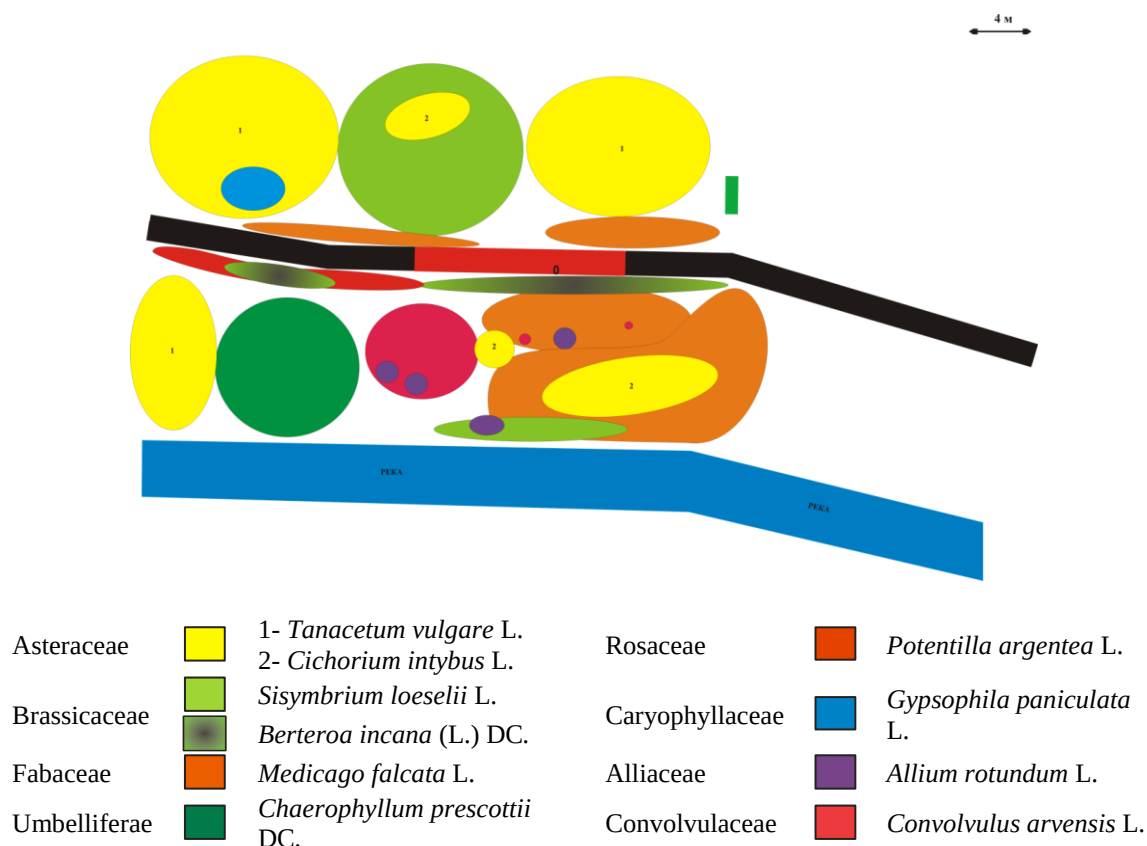


Рис. 15. Схема растительности вблизи агрегации гнезд *Halictus quadricinctus* в июле 2016 года

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Большинство видов трибы Halictini являются полилектами (Радченко, Песенко, 1994; Северова, Лопатин и др., 2009; Dikmen, 2011). Так, например, в состав пыльцевых хлебцев широкого полилекта *Halictus hesperus* Smith может входить пыльца 14–22 различных видов растений из 27 семейств (Brooks, Roubik, 1983). Наиболее предпочтительными для многих представителей рода *Halictus* являются виды семейства Asteraceae (Алиев и др., 2005; Игнатенко, 2012).

Вид *H. quadricinctus* относится к полилектам, самки собирают пыльцу и нектар с растений многих семейств, предпочитая растения с обильной и легкодоступной пыльцой, в первую очередь растения из семейства Asteraceae. Цветки растений из семейств Convolvulaceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae и Rosaceae охотно посещаются фуражирами *H. quadricinctus*. Данные, полученные в результате настоящего исследования, подтверждают и дополняют сведения, полученные Е. Э. Северовой с соавторами (Северова и др., 2009) о том, что самки *H. quadricinctus* предпочитают пыльцу растений из семейств Asteraceae и Caryophyllaceae, а также обладают высокой степенью цветкового постоянства (в течение одного фуражировочного полета фуражиры собирают не менее 50 % пыльцы одного палиноморфологического типа). Самки *H. quadricinctus* посещают даже немногочисленные растения предпочитаемых семейств или удаленные на значительные расстояния от гнезда, игнорируя близко растущие виды не предпочитаемых семейств. Пыльцевые зерна видов растений, доминирующих в радиусе 150 м вокруг исследуемой агрегации пчел, могут встречаться единично в общих спектрах пыльцы фуражиров. При этом пыльца растений отдельных семейств, произрастающих в меньшем количестве и на более отдаленных от гнезд участках, может составлять до 90 % в пыльцевом спектре фуражиров. Самки могут

преодолевать расстояние до 1 км в случае, если растение выделяет относительно хорошо доступные нектар и пыльцу в большом количестве.

Состав собираемой пыльцы может меняться ежедневно. Более того, доминирующие виды растений в пыльцевом спектре могут меняться при каждом фуражировочном вылете. По данным исследований спектры пыльцы, собранной с фуражирующих самок *H. quadricinctus* отличаются высоким уровнем цветочного постоянства: 50–99 % пыльцы принадлежит к одному морфологическому типу.

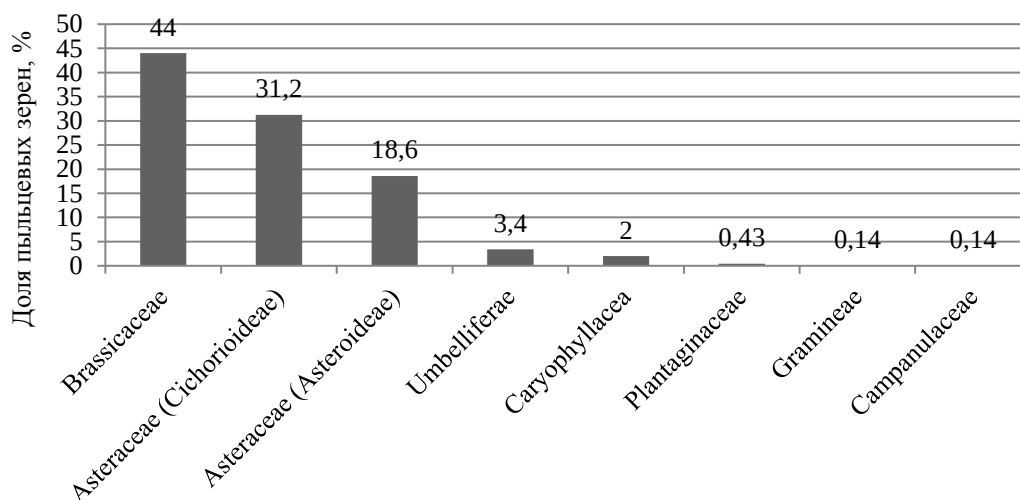


Рис. 16. Процентное соотношение числа пыльцевых зерен растений различных семейств, в пробах пыльцы, собранной с тела фуражирующих самок *Halictus quadricinctus*

Формирование пыльцевого хлеба в каждой ячейке происходит за несколько вылетов. Размеры пыльцевых зерен доминирующих пыльцевых типов часто значительно различаются. Umbelliferae, Rubiaceae, *Filipendula* – мелкие, не более 15 мкм в диаметре, *Tilia*, *Convolvulus*, Caryophyllaceae – крупные, 35–50 мкм в диаметре.

По количеству доминирующих палиноморфологических типов в исследуемых образцах выделены две группы:

1. Образцы пыльцы, собранные с тела фуражирующих пчел.

В таких образцах доминирует один палиноморфологический тип – монодоминантный спектр. В течение одного фуражировочного полета самка собирает пыльцу одного палиноморфологического типа. 70 % пыльцевых спектров, собранных с тела фуражирующих пчел *H. quadricinctus* монодоминантны. Остальные 30 % составляют пробы, в которых в равной степени представлены 2–3 и более растительных семейства.

2. Образцы пыльцы, полученные из экскрементов.

В таких образцах, как правило, отмечается два доминанта – бидоминантный спектр. В этом случае ячейка может провиантироваться одной самкой, тогда бидоминантность объясняется разным временем цветения кормовых растений, или несколькими самками.

ВЫВОДЫ

1. Самки *Halictus quadricinctus* в ходе сбора провизии на цветках предпочитают растения с обильной легкодоступной пыльцой, в первую очередь из семейств Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae.

2. Самки *H. quadricinctus* посещают даже единичные растения предпочитаемых семейств или удаленные на значительные расстояния от гнезда (до 1 км), игнорируя близко растущие виды других семейств.

3. В течение одного фуражировочного полета самка собирает пыльцу преимущественно одного палиноморфологического типа. В спектрах проб пыльцы с опушения фуражирующих особей пчел, доминирует, как правило, один палиноморфологический тип пыльцы.

4. Споро-пыльцевые спектры проб пыльцы, полученные из экскрементов личинок, как правило, бидоминантны.

5. Общее количество палиноморфологических типов в каждой ячейке – от 4 до 12.

Благодарности. Автор признателен профессору В. Б. Голубу и к. б. н. А. В. Лопатину (Воронежский государственный университет), а также ведущему сотруднику биологического факультета МГУ к. б. н. Е. Э. Северовой за помощь в определении образцов пыльцы и ценные консультации.

Список литературы

- Алиев Х. А., Гусейнзаде Г. А., Алиев А. В. К познанию фауны пчелиных семейства Halictidae (Hymenoptera: Apoidea) Апшеронского полуострова // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2005. – Т. 1, № 2. – С. 153–157.
- Барыкина Л. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: МГУ, 2004. – 312 с.
- Благовещенская Н. Н. Гнездование одиночных пчел *Halictus sexcinctus* F. и *Halictus quadricinctus* F. в Ульяновской области // Ученые записки Ульяновского государственного педагогического института. – Ульяновск, 1956. – Вып. 9. – С. 59–64.
- Иванов С. П., Мензатова Э. А. Методика изучения трофических связей диких пчел-мегахилид (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) по результатам анализа состава пыльцы из ячеек гнезд и скопы самок // Экосистемы. – 2016. – Вып. 5 (35). – С. 66–86.
- Игнатенко Е. В. Кормовые связи пчёл (Hymenoptera: Apiformes) с цветковыми растениями в Амурской области // Амурский зоологический журнал. – 2012. – Т. IV, № 1. – С. 69–75.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. – Ленинград: Наука, 1978. – 184 с.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. – Ленинград: Наука, 1972. – 438 с.
- Курманов Р. Г., Ишбирдин А. Р. Палинология: учебное пособие. – Уфа: РИЦ БашГУ, 2012. – 92 с.
- Лопатин А. В. К изучению фауны пчел Воронежской области: роды *Seladonia* и *Vestitohalictus* (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2008. – Вып. XXI. – С. 95–98.
- Лопатин А. В. Социальное поведение пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. 8-й Коллоквиум Российской секции Международного союза исследователей общественных насекомых (IUSSI), 13-17 сентября, 18-19 сентября 2010 г.: матер. – Санкт-Петербург, 2010. – С. 89.
- Лопатин А. В., Добрынин Н. Д. Надсемейство Apoidea. Кадастр беспозвоночных Воронежской области. – Воронеж: ВГУ, 2005. – С. 677–692.
- Процалыкин М. Ю., Астафурова Ю. В. История изучения пчел (Hymenoptera, Anthophila) России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – Владивосток: Дальнаука, 2017. – Вып. XXVIII. – С. 26–34.
- Радченко В. Г., Песенко Ю. А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – Санкт-Петербург: ЗИН, 1994. – 350 с.
- Северова Е. Э., Лопатин А. В., Лепешкин А. А., Лощагина Ю. А., Пеленичкин А. Н., Брискер С. А., Исаева М. А. Спектры пыльцы растений, собранной пчелой *Halictus quadricinctus* (Fabricius) (Hymenoptera, Halictidae, Halictini) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2009. – Вып. XXII. – С. 90–93.
- Ситдилов А. А. Гнездование пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Энтомологическое обозрение. – 1987. – Т. 66, № 3. – С. 529–539.
- Чуканова Н. В., Лопатин А. В. Архитектура гнезд пчелы *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (Труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2013. – Вып. XXVII. – С. 120–127.
- Чуканова Н. В., Лопатин А. В. Многолетнее гнездо *Halictus quadricinctus* (F.) (Hymenoptera, Halictidae) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи (труды учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново»). – Воронеж, 2011. – Вып. XXV. – С. 175–181.
- Breitenbach W. Über *Halictus quadricinctus* Fab. und *Sphecodes gibbus* L. Stettin. // Entomologische Zeitung. – 1878. – Bd. 39. – Hf. 1/6. – S. 241–243.
- Dikmen F. Notes on the *Halictus* Latreille (Hymenoptera: Halictidae) fauna of Turkey // Turkish Journal of Zoology. – 2011. – Vol. 35, N 4. – P. 537–550.
- Erdtman G. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. – Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1952. – 539 p.

Eversmann E. Die Brutstellen des *Hylaeus quadricinctus* F. // Bulletin de la Societe imperiale des naturalistes de Moscou. – 1846. – Vol. 19, N 1. – P. 188–193.

Michener C. D. The bees of the World. – Baltimore–London: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 953 p.

R. W. Brooks, D. W. Roubik A halictinae bee with distinct castes: *Halictus hesperus* (Hymenoptera: Halictidae) and its bionomics in Central Panama // Sociobiology. – 1983. – Vol. 7, N 3. – P. 263–282.

Scholz J. R. Nestbau des *Halictus quadricinctus* F. // Zeitschrift für Entomologie Breslau. – 1912. – Bd. 5. – S. 18–19.

Tomozei B. Nest architecture and external morphological description of pupa of the sweat bee *Halictus quadricinctus* F. (Hymenoptera, Apoidea, Halictidae) // Analele Stiintifice ale Universitatii “Al. I. Cuza” Iasi, s. Biologie animala. – 2002. – T. XLVIII. – P. 277–284.

Chukanova N. V. Study of the trophic relationships of the social bee *Halictus quadricinctus* in the ecosystems of the state nature reserve “Voronezhsky” // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 125–139.

The research focuses on the study of trophic relationships and the foraging behavior of the bee *Halictus quadricinctus* (Fabricius, 1776). Vegetation analysis close to *H. quadricinctus* nesting sites on the territory of the nature reserve “Voronezhsky” was carried out. As a result of the survey, schemes of vegetation growing in the vicinity of aggregation (within a radius of 500 m) were compiled and the dominant plant families were identified. Spore-pollen analysis of pollen samples from forager’s pubescence and cell contents was made. According to the results of the analysis, the most preferred plant families for the *H. quadricinctus* were identified. The pollen of plants growing in smaller quantities and in more distant areas from the aggregation can be up to 90 % of the spectrum, while pollen grains of plants that dominant within a radius of 500 m from the nests are often found individually in the general pollen spectra of foragers. *H. quadricinctus* females prefer plants with abundant and easily accessible pollen from the families Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae. During foraging, they can even visit single plants of their preferred species. During one foraging flight, the female collects pollen mostly of one palynomorphological type. In samples from pubescence of foragers returning to the nest, 32–99 % of pollen belongs to the same morphological type. Spore-pollen spectra of pollen samples obtained from the excrement of larvae are usually bidominant, with the total number of palynomorphological types in each cell ranging from 4 to 12.

Key words: Halictidae, *Halictus quadricinctus*, trophic relationships, foraging behavior, pollen.

Поступила в редакцию 26.07.19

УДК 559+569(477.75)

Ак-Монайские каменоломни – ключевое убежище рукокрылых Восточного Крыма

Иваницкий А. Н.¹, Розенберг О. Г.², Шоренко К. И.¹

¹Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Феодосия, Республика Крым, Россия
nathusii@mail.ru, k_shorenko@mail.ru

²Муниципальное бюджетное учреждение Центр дополнительного образования «Интеллект»
Феодосия, Республика Крым, Россия
oleg.rozenberg.66@mail.ru

Ак-Монайские каменоломни – важнейшее убежище рукокрылых Восточного Крыма. Здесь в разное время зарегистрировано 11 видов: *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *Myotis davidii* (*M. mystacinus* s. lato), *M. blythii*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus* s. lato, *P. kuhlii*, *Eptesicus serotinus*, *Barbastella barbastellus*, *Plecotus austriacus* и *Miniopterus schreibersii*. Наиболее массовым видом Ак-Моная является *M. blythii*, образующий здесь зимовочные и материнское колонии численностью 1000–3000 и более особей. Следом по численности идет *R. ferrumequinum*, формирующий в каменоломнях зимние скопления до 300 особей. Остальные виды известны в Ак-Монайских каменоломнях по находкам единичных особей или небольших колоний (максимум до 20 особей), либо по отловам вблизи входов в каменоломни. Находки *Min. schreibersii* за последние полвека отсутствуют, вид здесь приводится на основе литературных данных (Стрелков, 1974). Отмеченные в Ак-Монайских каменоломнях крупные скопления троглофильных видов, включенных в региональную и федеральную Красные книги, требуют принятия специальных мер охраны этого убежища. Нами предлагается придание заповедного статуса Акмонайским каменоломням, а также проведение инженерных работ для ограничения посещения участков подземелий, наиболее важных для рукокрылых.

Ключевые слова: рукокрылые, Ак-Монайские каменоломни, Восточный Крым, фауна, размножение, зимовка, охрана.

ВВЕДЕНИЕ

Ак-Монайские каменоломни (рис. 1) расположены на Ак-Монайском перешейке, соединяющем Керченский полуостров с основной частью Крымского полуострова, на берегу Азовского моря, у начала Арабатской стрелки, в устье маловодной речки Семисотка. Ближайший к ним современный населенный пункт – село Каменское Семисотского сельского поселения Ленинского района Республики Крым. Его географические координаты – N 45.1650, E 35.3125, высота над уровнем моря в центре села – 21 м. Поблизости, у основания Арабатской стрелки видны развалины турецкой крепости Арабат, возведенной в 1474–1475 годы на месте древнего укрепления, перестроенного боспорским царем Асандром в I веке до н. э. В 1771 году крепость взяли русские войска (Аркадьев, 2010). До сих пор хорошо сохранились мощные стены крепости, опоясанные рвом. Итак, стратегическое местоположение Ак-Моная обусловило его заселенность с древнейших времён, и, как следствие, ведение здесь активной деятельности человека, оказавшей влияние на формирование местной хироптерофауны.

Добыча пильного известняка продолжалась в окрестности села Каменское на протяжении более чем 150 лет. Начало разработки каменоломен относится к периоду правления Екатерины II (1762–1796 гг.). Вот как описывает в то время каменоломни П. С. Паллас: «От Арабата я следовал по ближайшей дороге вдоль моря до деревни Ак-Монай, у которой на одной из идущих к морю долин находятся несколько старых, выложенных камнем колодцев. Здесь же на поверхности виден пласт известняка. Сейчас за деревней, в нескольких верстах от Арабата, имеется каменоломня, из которой был взят камень для постройки крепости; он очень мягок, состоит из ракушечных обломков и лежит толстыми слоями на высоте не более сажени над уровнем моря. Над пластом известняка подымается плоская возвышенность, с

которой спускаются по крутой дороге в татарскую деревню Огуз-Тепе («бычий холм», тюрск.), получившей свое название от этой возвышенности» (Паллас, 1999). Таким образом, не позже первой половины 1780-х годов здесь уже велись первые заготовки строительного камня, которые особенно активизировались в XIX веке. Из акмонайского камня, в частности, в это время построены многие здания в старой части современной Феодосии. Добыча камня продолжалась вплоть до 1917–1918 годов, отдельные нерегулярные заготовки камня возобновлялись и в 1930-х годах. В связи с известными военно-политическими событиями конца 1910-х – начала 1920-х годов, а также в начале 1940-х годов. Ак-Монайские каменоломни активно и долгосрочно использовались военными для укрытий и складирования имущества, из-за чего в этот период животное население каменоломен должно было испытывать значительное воздействие фактора беспокойства.

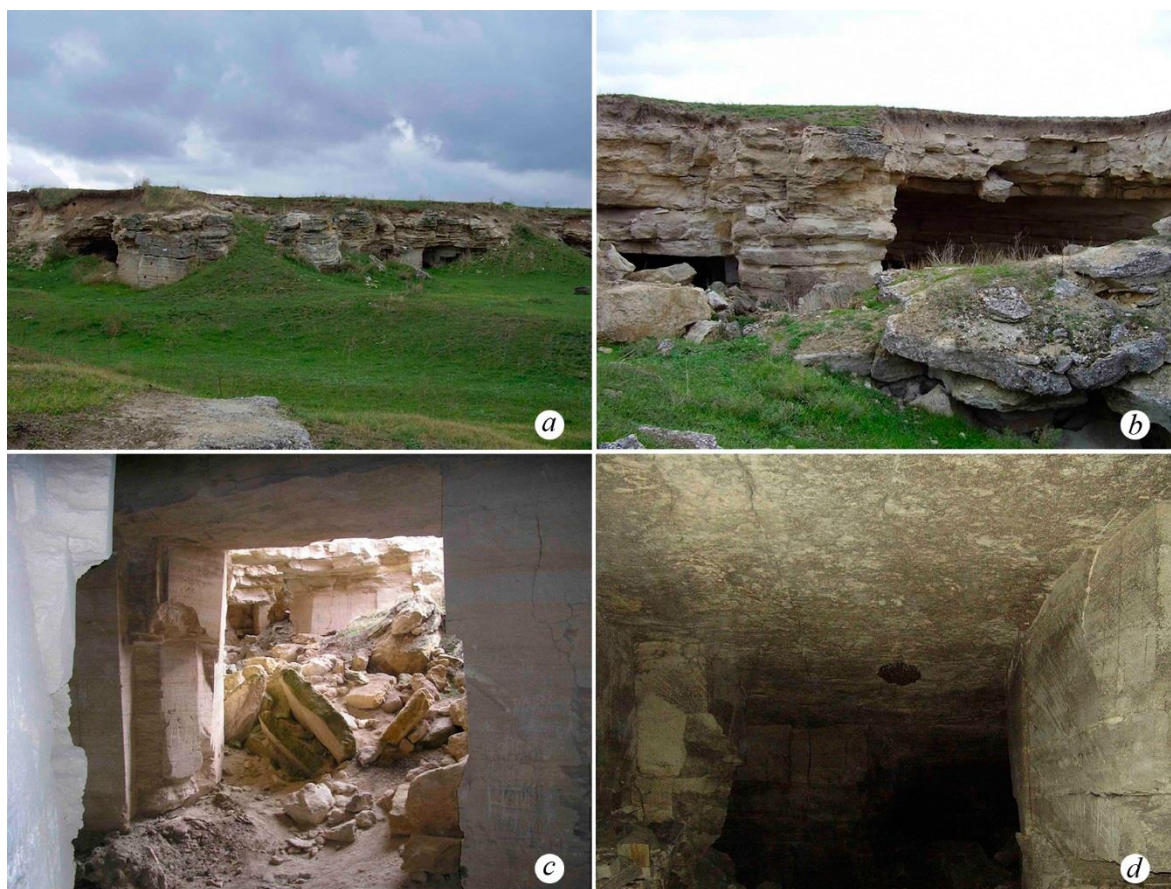


Рис. 1. Акмонайские каменоломни

a, b – входы в каменоломни снаружи, *c* – вход изнутри, *d* – галерея в каменоломне, на потолке видна колония *Myotis blythii*.

Ак-Монайские каменоломни располагаются в холмистых равнинах на палеогеновых и неогеновых глинах и известняках, в зоне полупустынных степей с ковыльно-типчакowo-разнотравной растительностью. Многочисленные входы в каменоломни, как правило, довольно широкие и просторные, квадратной формы. От них начинается система подземных галерей общей протяжённостью свыше 50 км (рис. 1 и 2). В своей структуре каменоломни имеют от одного до трёх ярусов. Основные коридоры пролегают параллельно Азовскому побережью, а в стороны уходят ответвления, которые через несколько десятков или сотен метров заканчиваются тупиками (рис. 2).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами проводился визуальный учёт рукокрылых на протяжении 15 лет – с 2004 по 2019 год. За этот период предпринято 18 экспедиций длительностью от 1 до 3 суток, во время которых обследовано около 40 километров подземных галерей. Для большей точности в идентификации видовой принадлежности и для подсчёта зверьков, во всех экспедициях производилась фотосъёмка крупных скоплений и отдельно сидящих летучих мышей. Кроме того, ночью у входа в каменоломни мы отлавливали рукокрылых паутинными сетями. Ловчие сети, размером 4,5×10 м, растягивали между стойками, в качестве которых использовали телескопические удочки длиной 5 м, крепящиеся к металлическим кольям, вбитым в землю. Отловленных животных подвергали стандартным методам прижизненного изучения – определению, основным измерениям, и, после кольцевания, в эту же ночь выпускали в том же месте.

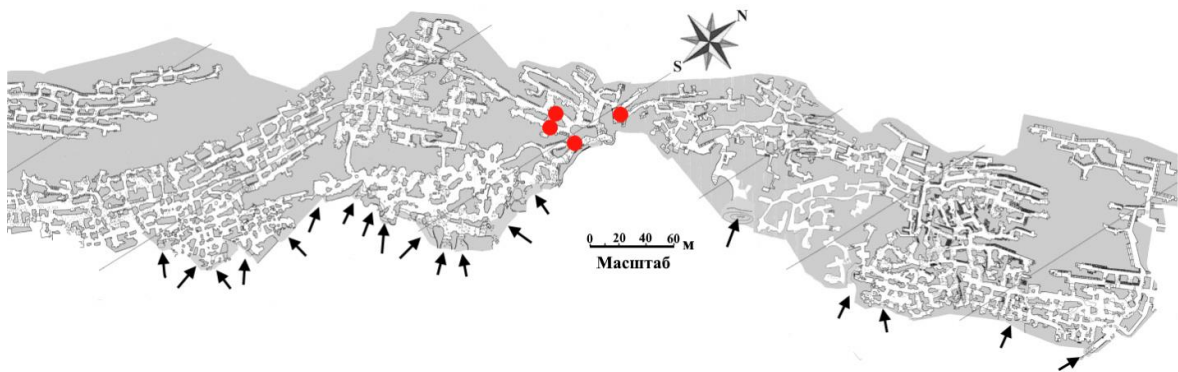


Рис. 2. Картограмма Ак-Монайских каменоломен, центральный район
Авторы-составители А. И. Игнатъев и Е. В. Дубинин. Из открытых источников (с нашими изменениями). Стрелками указаны основные входы в каменоломни. Красными пунсонами обозначены крупнейшие кластеры зимовочной колонии *Myotis blythii* в 2019 году.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В разное время в Ак-Монайских каменоломнях и около них зарегистрированы представители 11 видов рукокрылых, из 8 родов и 3 семейств.

Rhinolophus hipposideros (Borkhausen, 1797) – малый подковонос

За весь период наблюдений *R. hipposideros* найден нами лишь однажды: 11 ноября 2016 года здесь отмечена одна особь. В отличие от других подковоносов, для этого вида не характерно образование крупных зимовочных скоплений, как правило, в одном убежище встречаются единичные особи (Иваницкий, 2015).

Rhinolophus ferrumequinum (Schreber, 1774) – большой подковонос

R. ferrumequinum – второй, после остроухой ночницы, по численности вид Ак-Монайских каменоломен (рис. 3). Первые находки относятся к февралю 1961 года (колл. ЗИН РАН, сборы Константинова А. И.), когда здесь была добыта 1 самка, позже, в 1966 году здесь отловлены 9 самок (колл. ЗИН РАН, сборы А. Васильева), а в начале 1970-х годов здесь добыто 38 особей обоего пола: 30 особей 24 ноября 1973 года, и 8 особей обоих полов в тёплый период 1971–1972 годов (Дулицкий, Коваленко, 2003). Эти данные, а также наши наблюдения свидетельствуют о круглогодичном проживании этого вида в Ак-Монайских каменоломнях. Крупных выводковых колоний, как в других каменоломнях Керченского полуострова – Караларских и Опукских (Годлевская, 2003), в Ак-Монайских каменоломнях *R. ferrumequinum* не образует, но здесь нами отмечены отдельные размножающиеся особи, в том числе беременные самки (Смирнов и др., 2017). Эти находки, а также косвенные данные,

например, о соотношении полов в тёплый период при предыдущих исследованиях, позволяют заключить, что здесь также имеется и небольшая выводковая колония этого вида.

Зимующие *R. ferrumequinum* по нашим наблюдениям встречаются в Ак-Монайских каменоломнях разреженными скоплениями от 10–20 до 300 особей. При выборе условий для зимнего сна предпочтение здесь отдают не очень влажным и относительно тёплым участкам с температурой +9–+12 °С. Вблизи с зимующими *R. ferrumequinum* отмечены отдельные особи *Pl. austriacus*.

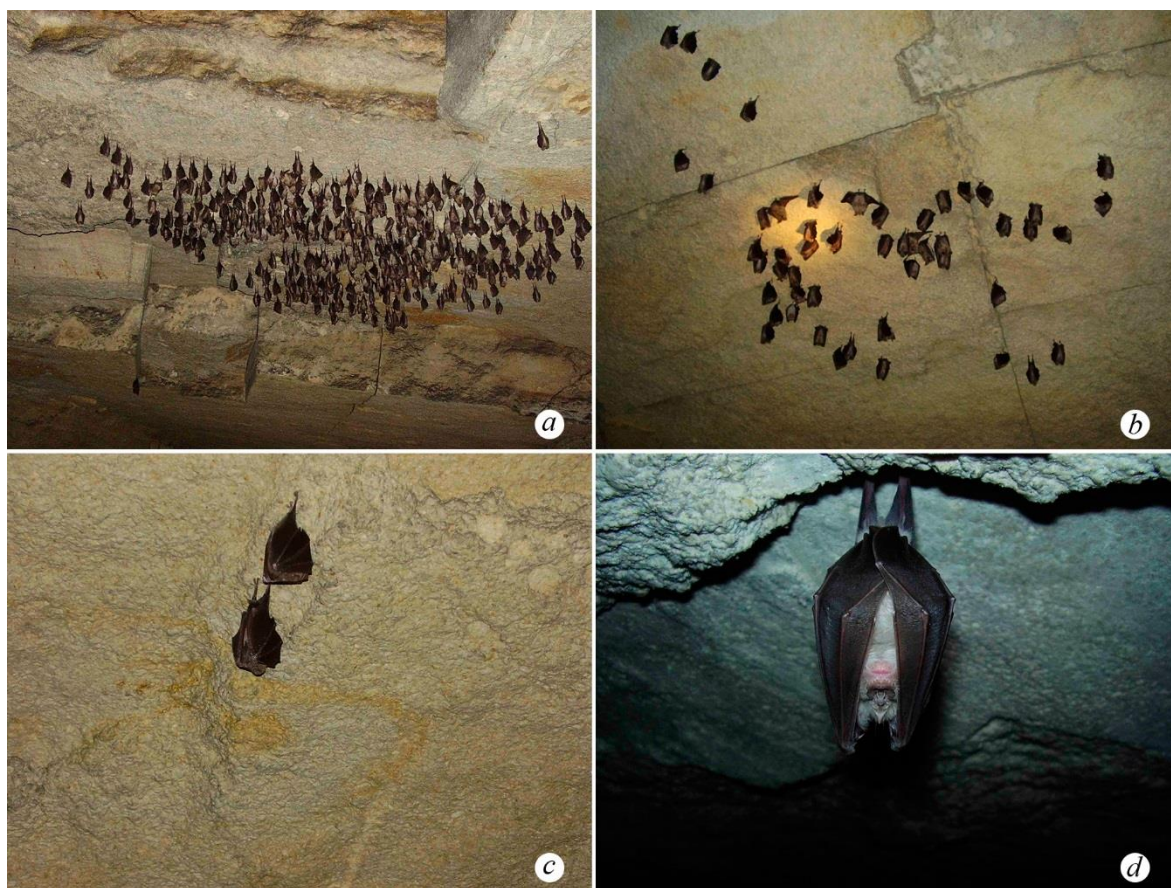


Рис. 3. *Rhinolophus ferrumequinum* в Ак-Монайских каменоломнях

***Myotis davidii* (Peters, 1869) / *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817) – степная ночница / «усатая» ночница**

Эти виды-двойники из группы «*mystacinus*» довольно плохо различимы как по зубной системе, так и по окрасу меха, особенно это касается *M. davidii*, найденных в Восточном Крыму. Однако детальное изучение краниометрических признаков позволило отнести этих мелких ночниц из Ак-Монайских каменоломен именно к виду *M. davidii* (Смирнов и др., 2017). Наши последние исследования в Восточном Крыму показывают широкое распространение *M. davidii* в регионе (Смирнов и др., 2017; Иваницкий и др., 2018). Однако в прежние посещения мелких ночниц группы «*mystacinus*» не разделяли на эти виды, поэтому мы также приводим здесь *M. mystacinus sensu lato* без различия на виды. Отдельные особи *M. mystacinus s. lato* встречаются в Ак-Монайских каменоломнях в колониях, среди *M. blythii*, как на зимовке, так и в период размножения. Впервые здесь найден А. И. Константиновым в феврале 1961 года (колл. ЗИН РАН), а в тёплый период 1972 года крымскими исследователями здесь были добыты 10 особей, в том числе 9 самок (Дулицкий, Коваленко, 2003). Нами

постоянно регистрировался этот вид в количестве до 20 особей. Известные находки *M. mystacinus* s. lato в Ак-Монайских каменоломнях свидетельствуют о размножении этого вида и зимовке в этом убежище.

***Myotis blythii* (Tomes, 1857) – остроухая ночница**

M. blythii – наиболее многочисленный вид Ак-Монайских каменоломен, формирующий здесь огромные скопления, иногда достигающие 3500 особей (рис. 4а). Первые находки *M. blythii* относятся к зиме 1961 года (колл. ЗИН РАН, сборы Дмитриевой В. П. и Константинова А. И.), также несколько экземпляров обоего пола этого вида есть в сборах 1971–1973 годов Костина Ю. В. и Дулицкого А. И. (Дулицкий, Коваленко, 2003). Вышеупомянутые находки ленинградских зоологов в начале 1961 года впервые установили факт зимовки *M. blythii* в Крыму. Нами здесь наблюдались остроухие ночницы при всех посещениях с 2004 по 2019 год, отмечены как зимовочные, так и материнские колонии этих вида. Колония «краснокнижной» *M. blythii* в Ак-Монайских каменоломнях, известная как минимум 60 лет, является одной из самых крупных в Крыму, и в России в целом, что делает это убежище важным для сохранения этого вида. Интерес представляют также наши находки здесь довольно редких в природе случаев альбинизма у летучих мышей: двух особей *M. blythii* и одного *R. ferrumequinum* (рис. 4б).



Рис. 4. Один из крупных кластеров зимовочной колонии *Myotis blythii* в 2019 году (а) и альбинос в колонии *M. blythii* (б)

Зимние колонии *M. blythii* формируются в относительно влажных и прохладных районах каменоломни с температурой воздуха +7–+9 °С. Здесь животные собираются в несколько больших кластеров с большой плотностью по несколько сот особей, общей численностью около 1500 особей и более. Кроме того, отдельные особи сидят в щелях поодиночке, либо небольшими группками. В конце зимовки – 4 апреля 2019 года – нами зарегистрировано около 3000 особей, в состоянии зимнего сна. В эти дни стояла холодная погода, по температуре воздуха снаружи мало отличавшаяся от таковой зимних месяцев. Такое изменение численности, кроме возможного недоучёта при обследовании в прежние годы, можно объяснить перемещением некоторых особей из близлежащих убежищ во время коротких ранневесенних оттепелей.

Материнская колония *M. blythii* в Ак-Монайских каменоломнях по нашим наблюдениям могла достигать 3000 и более особей. Выводковая колония отмечена нами и 2 июля 2019 года. Число наблюдаемых и отловленных здесь животных этого вида только у одного из входов позволяет предположить, что численность её была, по меньшей мере, многие сотни особей. Сетью отловлены 4 самца (у одного из них увеличенные семенники) и 7 самок (5 лактирующих и 2 яловых). Наличие в начале июля здесь лактирующих самок, у которых при нажатии на сосок выделялось молоко, свидетельствует о растянутости сроков рождения и

выкармливания потомства этих ночниц в Крыму, так как через 3 дня на Карадагской биостанции мы отлавливали уже молодых *M. blythii*, ставших на крыло. Эти фенологические данные могут быть использованы при планировании посещений каменоломен для смягчения эффекта фактора беспокойства.

***Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) – рыжая вечерница**

Один зимующий самец найден 18.02.2001 в узкой щели в Ак-Монайских каменоломнях, в 10 м от входа (Годлевская, 2003).

***Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) / *Pipistrellus pygmaeus* (Leach, 1825) – нетопырь-карлик**

Два самца *P. pipistrellus* (либо его вида-двойника *P. pygmaeus*) были отловлены сетью у входа в Ак-Монайские каменоломни 28.06.2004 (Годлевская и др., 2009). Оба эти вида имеют широкое распространение в Крыму.

***Pipistrellus kuhlii* (Kuhl, 1758) – средиземноморский нетопырь**

Этот синантропный вид приводится для Арабатской стрелки, а также для ряда расположенных вблизи с Ак-Монайскими каменоломнями населённых пунктов – Щёлкино, Владиславовка и других (Бескаравайный, 1985).

***Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) – поздний кожан**

У входа в Ак-Монайские каменоломни нами 2.07.2019 отловлен один самец этого вида. Ранее, 01.06.1971 здесь же Ю. В. Костиным добыты 5 самок (Дулицкий, Коваленко, 2003), а украинскими исследователями (Годлевская и др., 2009) приводятся данные о трёх самцах отловленных сетью у входа в Ак-Монайские каменоломни 28.06.2004 и одном позднем кожانه, найденном на зимовке (22.02.2005). *E. serotinus* – широко распространённый в Крыму, синантропный вид, иногда встречающийся в подземельях.

***Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774) – европейская широкоушка**

В Ак-Монайских каменоломнях на зимовке, 23.02.2005 найдена одна особь этого редкого вида (Годлевская и др., 2009).

***Plecotus austriacus* (Fischer, 1829) – серый ушан**

Нами отмечался серый ушан регулярно с 2004 по 2019 годы, во все сезоны, особи обоего пола, в том числе беременные самки, что свидетельствует о круглогодичном использовании данного убежища (рис. 5). Однако крупных скоплений вид здесь не образует, здесь встречаются единичные особи. Вместе с тем, Ак-Монайские каменоломни – одно из немногих известных убежищ этого вида в России, большинство из которых расположены на Керченском полуострове.

***Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817) – обыкновенный длиннокрыл**

Ак-Монайские и близлежащие Петровские каменоломни – ещё одни пункты, наряду с пещерой Красной (Кизил-Коба) и гротом Мышиная щель на Карадаге, откуда известен в Крыму *Min. schreibersii*. Если из Карадага и пещеры Красной, кроме публикаций, имеются массовые серийные коллекции в различных хранилищах бывшего СССР, то из Ак-Монайских и Петровских каменоломен *Min. schreibersii* известен только по литературе на основании сообщения таксидермиста, занимавшегося заготовками животных (Стрелков, 1974). Уже в начале 1961 года, при том, что здесь собраны *R. ferrumequinum*, *M. mystacinus* s. lato и *M. blythii* (колл. ЗИН РАН), отсюда не известно ни одного экземпляра высоко колониального *Min. schreibersii*. Также *Min. schreibersii* отсутствует в серийных сборах из «Каменского» в 1971–1973 годы (Дулицкий, Коваленко, 2003). Ак-Монайские каменоломни как место находки не указывается для *Min. schreibersii* и в капитальной сводке по млекопитающим Крыма (Дулицкий, 2001). По всей видимости, *Min. schreibersii* перестал встречаться в Ак-Монайских

Рис. 5. *Plecotus austriacus* из Ак-Монайских каменоломен

каменоломнях ещё в 1950-е годы или даже раньше, и связывать его исчезновение здесь надо не только с прямым уничтожением на месте, но и с истреблением этого вида в приморских гротах Карадага, где ранее существовала колония в несколько тысяч особей. Между убежищами Карадага и Ак-Моная менее 50 км по прямой, что в разы меньше предельных дистанций между убежищами, используемыми *Min. schreibersii* одной колонии в разные периоды своей жизни. Кольцеванием установлено, что для этого совершающего сезонные кочёвки вида характерно не только круглогодичное использование одного и того же убежища, но и перелёты между несколькими убежищами для зимовки и размножения в различных подземельях (Ivanitsky, 2009; Иваницкий, 2015). Вероятнее всего, в Ак-Монайских каменоломнях могли зимовать небольшое количество *Min. schreibersii*, размножающихся в горно-лесном Крыму. К слову, убежища этого троглофильного вида – это не только естественные подземелья – пещеры и гроты, но и искусственные – шахты, штольни, каменоломни и тому подобное. Рукотворные убежища используются и на крайней периферии распространения, как например, ближайшая к Ак-Монаю, известная в настоящее время колония в штольне у пос. Дербентский Краснодарского края (Газарян, 1999), расположенной на расстоянии примерно в 235 км по прямой.

Ранее нами отмечался интересный факт (Смирнов и др., 2017) обнаружения высокой зараженности *M. blythii* из Опукских и Ак-Монайских каменоломен гамазовыми клещами *Ichoronyssus scutatus* (Kolenati, 1857), специфичными для *Min. schreibersii* и встречающимися на других видах только при обитании с ним в совместных колониях, что является косвенным свидетельством существования колонии *Min. schreibersii* в Крыму.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Ак-Монае проходит северная граница таких троглофильных видов как *R. ferrumequinum* и *R. hipposideros*, *M. blythii*, *Min. schreibersii*, а также зимующей в пещерах *B. barbastellus*. Этому способствует наличие здесь крупных подземных полостей. При этом зарегистрированные здесь колонии *M. blythii* и *R. ferrumequinum* по численности соответствуют известным на сегодня крупнейшим колониям этих видов в России. Кроме того, это убежище одно из немногих известных в России, где регулярно на протяжении многих лет регистрируется *Pl. austriacus* (в пределах России этот вид найден только в Крыму). Эти

обстоятельства делают Ак-Монайские каменоломни ключевым убежищем рукокрылых в Крыму.

Все отмеченные в Ак-Монайских каменоломнях и их окрестностях за весь период исследований виды рукокрылых включены в Красную книгу Республики Крым (Красная книга..., 2015), а 5 видов (*R. hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *M. blythii*, *B. barbastellus* и *Min. schreibersi*) – также в подготавливаемую Красную книгу РФ (Проект приказа..., 2016). Наличие такого крупного скопления редких, «краснокнижных» видов летучих мышей логично требует организации специальных мер охраны этих животных. Тем более что в каменоломнях регулярно проводятся соревнования по подземному ориентированию, круглогодично (особенно в тёплый период) подземелья посещают также местные жители, спелеологи и туристы, некоторые при этом разжигают внутри огонь, что, несомненно, является мощным фактором беспокойства для рукокрылых. Наиболее эффективным методом защиты рукокрылых является охрана убежищ. Руководствуясь этим, крымские исследователи предлагали заповедание Ак-Монайских каменоломен ещё 35 лет назад (Дулицкий и др., 1986). Мы также считаем необходимым придание природоохранного статуса Ак-Монайским каменоломням. Кроме того, на наш взгляд, здесь требуется проведение инженерных работ, направленных на ограничение проникновения посетителей в каменоломни, по крайней мере, в наиболее важные для рукокрылых районы, например установка металлических антивандальных решёток. Также считаем обязательным условием учитывать наличие данного убежища для крупных колоний при подготовке крупных инфраструктурных проектов и развитии рекреационной зоны в этой части побережья Азовского моря. Хочется надеяться, что существующее уже, по меньшей мере, 70 лет население рукокрылых Ак-Монайских каменоломен не исчезнет, что может стать значительным вкладом в сохранение этих уязвимых, малочисленных, и вместе с тем столь полезных для сельского и лесного хозяйств животных.

Благодарности. Авторы благодарят научных сотрудников Института проблем эволюции и экологии РАН к. б. н. Д. А. Васенькова и к. б. н. Н. В. Сидорчук, а также учащихся феодосийских школ в разное время принимавших активное участие в наших полевых исследованиях.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А19-119012490044-3 (Изучение особенностей структуры и динамики сухопутных экосистем в различных климатических зонах).

Список литературы

- Аркадьев В. В. Геологические экскурсии по Крыму. – СПб: Изд-во РГПУ им. А.И. Герцена, 2010. – 132 с.
- Бескаравайный М. М. О новой находке средиземноморского нетопыря в Крыму // Вестник зоологии. – 1985. – № 4. – С. 82–83.
- Газарян С. В. Новые данные по обитанию длиннокрылов (*Miniopterus schreibersi*) в пещерах Западного Кавказа // *Plecotus et al.* – 1999. – № 2. – С. 88–93.
- Годлевская Е. В. Сведения о рукокрылых Керченского полуострова (Крым) // *Plecotus et al.* – 2003. – № 6 – С. 29–36.
- Годлевская Е. В., Гхазали М. А., Постава Т. Современное состояние троглофильных видов рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Крыма // Вестник зоологии. – 2009. – Вып. 43 (3). – С. 253–265.
- Дулицкий А. И. Млекопитающие Крыма. – Симферополь: Крымск. уч.-пед. гос. изд-во, 2001. – 224 с.
- Дулицкий А. И., Коваленко И. С. Материалы по рукокрылым Крыма в зоологических собраниях Украины и России // Вопросы развития Крыма: Проблемы инвентаризации крымской биоты. – Симферополь: «Таврия-Плюс», 2003. – Вып. 15. – С. 197–210.
- Дулицкий А. И., Стенько Р. П., Карпенко О. В. Об охране летучих мышей в Крыму // Вестник зоологии. – 1986. – Вып. 20, № 1. – С. 54–55.
- Иваницкий А. Н. К биологии и фенологии троглофильных рукокрылых Абхазии // *Plecotus et al.* – 2015. – № 18. – С. 26–33.
- Иваницкий А. Н., Сидорчук Н. В., Васеньков Д. А. Новые данные по рукокрылым восточной части Южного берега Крыма // Экосистемы. – 2018. – Вып. 16 (46). – С. 117–122.

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

Паллас П. С. Наблюдения, сделанные во время путешествия по южным наместничествам Русского государства в 1793–1794 годах. – М.: Наука, 1999. – 246 с.

Проект приказа министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 01.09.2016 «Об утверждении Списков объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации» [Электронный ресурс]. – 2016. Режим доступа: <http://oopt.aari.ru/docbio/> (дата обращения: 20.07.2019).

Смирнов Д. Г., Курмаева Н. М., Иваницкий А. Н. К изучению рукокрылых (Chiroptera) на Востоке Крыма // *Plecotus et al.* – 2017. – № 20 – С. 17–29.

Стрелков П. П. Проблемы охраны рукокрылых // Материалы Первого Всесоюзного совещания по рукокрылым. – Л., 1974. – С. 49–55.

Ivanitsky A.N. Study of Common Bentwing Bat (*Miniopterus schreibersii*) migration and protection of their refuges in Abkhazia // 1st International Symposium on Bat Migration. – Berlin, 2009. – P. 78.

Ivanitsky A. N., Rozenberg O. G., Shorenko K. I. Aq-Monay limestone mines – important refuge for bats in the Eastern Crimea // *Ekosistemy*. 2019. Iss. 20. P. 140–148.

Aq-Monay limestone mines are the most important refuge for bats in the Eastern Crimea. There are 11 species recorded here at different times: *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *Myotis davidii* (*M. mystacinus* s. lato), *M. blythii*, *Nyctalus noctula*, *Pipistrellus pipistrellus* s. lato, *P. kuhlii*, *Eptesicus serotinus*, *Barbastella barbastellus*, *Plecotus austriacus* and *Miniopterus schreibersii*. The most numerous species here is *M. blythii*, which forms wintering and maternal colonies, numbering 1000–3000 and more individuals. The next most numerous is *R. ferrumequinum*, which forms winter clusters of up to 300 individuals here. Other species are known by the findings of single individuals or small colonies of these species (maximum of up to 20 individuals), either by trapping them near the entrances to the mines. *Min. schreibersii* has not been found in Aq-Monay limestone mines over the past half century; the species is given here based on published data (Стрелков, 1974). Large colonies of troglophilic species, which are included in the regional and federal Red Data Books, are found in the mines. Therefore, special measures are required to protect this refuge. We propose to give the conservation status for Aq-Monay limestone mines, as well as to carry out engineering work in the mines to restrict visits to the most important for bat parts of the dungeons.

Key words: bats, Aq-Monay limestone mines, Eastern Crimea, fauna, reproduction, hibernation, protection.

Поступила в редакцию 12.08.19

УДК 574.34

Состояние популяций зайца-беляка (*Lepus timidus*) и зайца-русака (*L. europaeus*) в лесостепи Казахстана

Вилков В. С., Пашков С. В.

Северо-Казахстанский государственный университет имени М. Козыбаева
Петропавловск, Казахстан
sergr2001@mail.ru

В результате сельскохозяйственного освоения территории Северного Казахстана, особенно в ходе целинной кампании, и многократно возросшем антропогенном прессинге, биотопы лесостепной зоны претерпели значительное изменение, что вылилось в ухудшение условий местообитания и сужение ареалов многих животных и, в частности, зайцев беляка и русака. Помимо этого, популяции данных животных, имевших некогда широкое распространение (заяц-беляк после акклиматизации в 1936–1940 годы в соседних областях стал фоновым зверьком лесостепи Казахстана), в результате чрезмерно завышенных норм изъятия и слабо контролируемого отстрела, – стали стремительно сокращаться. В статье дается характеристика экологического состояния популяций зайцев беляка и русака в условиях ухудшения качества среды их обитания и усиления деятельности человека. Рассмотрены особенности биотопического распределения зверьков на территории лесостепной зоны Северного Казахстана и компаративный анализ плотности популяций. Приведена динамика численности зайцев беляка и русака в многолетнем аспекте. Систематизация и аналитическая обработка анкетных данных охотников за 1990–2017 годы позволили оценить послепромысловые ресурсы данных видов. Изучение современного состояния популяций указанных видов позволило выявить ряд особенностей, определяющих внутрипопуляционные процессы и тенденции – их развития в лесостепи Казахстана. Установлено, что экологическая емкость биотопов лесостепи Северного Казахстана в отношении зайца-беляка составляет 16,5–18,3, а зайца-русака – 13,9–14,7 тысяч особей, что в 2–3 раза ниже, чем возможная. Одной из мер по снижению антропогенной нагрузки на зверьков должно стать создание на месте залежных и неиспользуемых сельскохозяйственных угодий сети микрозаказников с естественными ремизами, с полным или частичным режимом заповедования.

Ключевые слова: биотопы, колки, охота, предпромысловые ресурсы, послепромысловая численность, ремизные условия, Северо-Казахстанская область.

ВВЕДЕНИЕ

Зайцы – беляк и русак, являются неотъемлемым компонентом биоты лесостепной зоны и основным объектом зимней охоты. Сочетание благоприятных природных условий, в первую очередь для беляка, – предопределило его высокую численность, которая еще в 50–60 годы прошлого века достигала 100 и более особей на 1000 га лесных угодий (Утинов, 1973). К настоящему времени ресурсы, в силу ряда причин антропогенного характера, существенно сократились. Однако, по данным официальной статистики – учетов, проводимых охотничьими хозяйствами, – количественные показатели практически не изменились, что, в свою очередь, приводит к сохранению выделяемых квот на добычу и продолжению интенсивной охоты на данный вид. Подобная ситуация характерна и для русака, лишь с той разницей, что объем его добычи меньше, чем у первого вида, поскольку охота троплением или с собаками в лесостепной зоне Казахстана не распространена. В то же время степень хозяйственного воздействия на биотопы зайца-русака значительно выше.

Цель исследований – оценка современного состояния популяций зайца-беляка (*Lepus timidus*) и зайца-русака (*L. europaeus*) в условиях лесостепной зоны Казахстана и трендов развития их популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала проводился на территории Северо-Казахстанской (6 районов) и Костанайской (1 район) областей Казахстана с 2005 по 2019 год. В 2010–2013 годах проведено

изучение распределения рассматриваемых видов по биотопам на основании учетов их численности. В качестве основного метода использовался зимний маршрутный учет (Приклонский, 1973). Проложено 34 учетных маршрута общей протяженностью 353 км. В ноябре – декабре 2009–2012 годов было осмотрено в добыче охотников 67 особей зайца-беляка, а с 2005 по 2013 год – 74 зайца-русака добытых в 4 административных районах. Определение возраста и числа эмбрионов проводилось общепринятым способом (Груздев, 1971; Березин, 2002). Для оценки объема добываемых зверьков в 2005–2014 годы проведено анкетирование и опрос 9481 охотников.

Заяц-беляк

Типология угодий. В условиях лесостепи Северного Казахстана беляк использует в качестве биотопа не только лесные и кустарниковые массивы, но и прилегающие к ним степные участки, побережье тростниковых озер и болот, некоторые типы агроценозов. В южной части рассматриваемой территории и там, где степи глубоко вклиниваются в колючую лесостепь, зайцы используют совершенно безлесные ландшафты, что неоднократно отмечалось рядом исследователей (Слудский и др., 1980). Но наиболее оптимальные условия существования беляка обеспечивает все же древесно-кустарниковая растительность. Исходя из этого, с учетом опыта предыдущих классификаций лесов Северного Казахстана (Борисова и др., 1957; Сборник трудов..., 1971), в работе использована типология угодий, оптимальная для применения при учетах численности беляка в условиях лесостепной зоны Казахстана.

Древесно-кустарниковые биотопы:

1. Березово-осиновые колки. Занимают около 90,5 % лесной площади. В зависимости от соотношения и состояния древесной и травянистой растительности, морфологии занимаемого ими участка рельефа, меняются и условия существования для рассматриваемого вида. Выделяются:

1.1. Березняк костяничный. Наиболее распространенный тип угодий, занимает около 56 % общей площади (рис. 1а). Основной древеснообразующий вид – береза бородавчатая (*Betula verrucosa* (Roth)). В пределах таких колков обычны незначительные понижения, поэтому, в весеннее время, они могут ненадолго заливаться талыми водами.

Условия для обитания зайца-беляка – удовлетворительные в летнее время (рис. 1), плохие весной и, особенно, зимой.

1.2. Березняк ивовый. Занимает около 20 % лесопокрытой площади. Образован березой со значительной долей осины. Подрост – густой, из названных видов растений. Подлесок средней густоты, преимущественно из различных видов ив. По краям колков встречается шиповник. Травяной покров развит хорошо. Приурочен к небольшим понижениям в рельефе. Весной заливается талыми водами, которая иногда держится до середины – конца мая. Защитные и кормовые условия для беляка хорошие, особенно привлекают они его зимой.

1.3. Березняк злаковый. На его долю приходится 9,5 % площади всех колков. Распространен на слегка возвышенных или ровных местах, поэтому в весеннее время водой не заливается. Осина в составе колка – редкое исключение. Хорошо выражен подрост, подлесок – бедный, образован шиповником и единичными кустами ивы. Травяной покров развит хорошо. Качество таких угодий невысокое во все сезоны года. Зимой зверьки их обычно избегают.

1.4. Березняк осоковый. В структуре березово-осиновых колков занимает всего 5 %. Произрастает в пониженных местах. Центральная часть обычно занята кочкарником, окруженным кольцом ивовых зарослей, а затем берез. Характерна обильная поросль из тонких искривленных осин и берез, много валежника. Подлесок представлен ивой. Травянистый покров густой. В весеннее время значительная часть таких колков заливается водой, которая может сохраняться в центральной заболоченной части долгое время. Условия для обитания беляка – хорошие, особенно зимой.

2. Осиновые колки. Характеризуются доминированием, реже полным преобладанием осины в структуре колков. На их долю приходится всего около 8 % от лесной площади. Приурочены к понижениям в рельефе, поэтому обычно слегка заболочены. Подрост хорошо выражен. Подлесок не густой и представлен различными видами ив, а ближе к периферии – шиповником. Травяной покров варьирует от густого до очень редкого.



Рис. 1. Стации обитания зайца-беляка и зайца-русака в лесостепи Казахстана

a – разновозрастный подрост костяничных березняков – место укрытия и отдыха зайца-беляка (Мамлютский зоологический заказник, 2016 г.); *b* – тростниковые заросли и окрестности озер – место укрытия зайца-беляка (июль, 2018 г.); *c* – двухлетний полынный бурьян на черноземах обыкновенных южной лесостепи ($h \geq 1,7$ м, Кызылжарский р-н, январь 2017 г.); *d* – заяц русак в типчаково-ковыльной степи Северо-Казахстанской области (июль, 2018 г.). Фото С. Пашкова (*a*, *c*) и И. Яковлева (*b*, *d*).

3. Ивовые болота. Обычно образуют самостоятельные группировки, реже примыкают к лесным колкам или находятся среди них. Образованы различными видами ив, часто с разбросанными по всей территории редкими, угнетенными березами. В центральной части возможны кочкарники. Травяной покров густой, но однообразный, с доминированием осок. Очень ценные в летне-зимнее время ремизные условия. Но, поскольку, занимают всего 1,5 % площади древесно-кустарниковой растительности, определяющего влияния на ресурсы не оказывают.

4. Искусственные древесно-кустарниковые насаждения. Занимают очень небольшую площадь (менее 0,5 %). Представлены самостоятельными посадками сосны различного возраста, или вкраплениями ее в березово-осиновые колки. В эту группу включены полевозащитные и околодорожные лесополосы, состоящие преимущественно из акации желтой. Значение этих угодий для зайца определяется возрастом насаждений, участием одной или нескольких культур, местоположением и функциональным назначением и так далее

5. Пойменные угодья. Представляют интразональный ландшафт. Поскольку все реки пересекают рассматриваемую территорию почти с юга на север, занимают очень ограниченную площадь, всего 2,2 тыс. га. Определяющего влияния на численность беляка не оказывают. В годы высоких весенних паводков полностью выпадают из жизненного цикла. Представлены, преимущественно, кустарниками. Березово-осиновые колки встречаются лишь по склонам коренных берегов.

Нелесные угодья:

1. Тростниковые заросли и окрестности озер и болот. Как места обитания включают прибрежную часть тростниковых водоемов, обычно заросших гидрофильными растениями, а зимнее время и участки на акватории (рис. 1 б). Обладают высокими защитными свойствами. Плотность населения зайца-беляка низкая, но обычно стабильная.

2. Залежь. Занимает небольшую площадь (0,1–0,3 % площади пахотных земель). Сформировалась в результате неиспользования части земель под агрокультуры (рис. 1 с). Характеризуются удовлетворительными кормовыми и хорошими защитными свойствами. Используются беляком во все сезоны года, особенно в условиях низкого качества естественных мест обитания.

Распределение по биотопам и численность. Изучение качества угодий и особенностей распределения зайца-беляка в январе – марте 2010–2013 годов, позволило выявить наиболее предпочитаемые им места обитания и определить плотность населения, что необходимо для дальнейшего расчета послепромысловых ресурсов.

Установлено, что наибольшую ценность в зимний период для рассматриваемого вида представляют ивовые болота, в которых средняя плотность зверька достигает 51,8 особей на 1000 га угодий. По годам этот показатель изменяется от 45,9 до 66,4 особей. Причем, в годы с глубоким снежным покровом, концентрация беляка в ивовых болотах возрастает, что было отмечено, например, в 2010 и, особенно, в 2013 годах. Но, несмотря на благоприятное сочетание защитных и кормовых условий, роль данного типа угодий в формировании суммарных ресурсов беляка – невелика, поскольку на долю ивовых болот приходится всего около 1,5 % площади древесно-кустарниковой растительности.

Благоприятные условия и, соответственно, высокая численность зверька отмечена в березняках ивовых, осиновых колках и березняках осоковых. В первых из них средняя плотность составляет 18,6 особей на 1000 га, при крайних показателях от 12,5 до 24,7 особей. В осиновых колках средний показатель плотности почти в 2 раза ниже – 14,9 особей. Минимальная плотность в этих угодьях, отмеченная в 2010 году, составила 12,5 особей, а максимальная в 2011 году – 17,5 особей (различия статистически достоверны). Таким образом, существенных колебаний населения осиновых колков по годам не отмечено, что свидетельствует, на наш взгляд, о стабильных условиях в их пределах.

Березняки осоковые так же, как и предыдущие биотопы, обеспечивают беляку необходимые условия существования в зимний период. В этой связи средняя плотность за 5 лет составила 14,8 особей на учетную площадь. Причем, различия с осиновыми колками статистически не достоверны. В 2010 году был зарегистрирован максимальный, для этого типа угодий, показатель – 19 зверьков на 1000 га, а минимальный, в 1,6 раза ниже, в 2012 году – 11,9 особей.

Зависимость между высотой снежного покрова и численностью зайца установить не удалось. Вероятной причиной является вытянутость территории в широтном направлении и связанные с этим различия в распределении снежного покрова в ее западной и восточной части.

Довольно высокая плотность беляка характерна и для пойменных угодий рек Тобол и Ишим. Река Убаган, в силу небольшой ширины поймы, существенного влияния на распределение зверьков не оказывает. Средняя численность зайца достигает 19,6 особей на 1000 га, при крайних показателях – 16,9–25,2. Однако, не смотря на это, рассматриваемые угодья определяющего влияния на формирование суммарных ресурсов не оказывают, так как на них приходится всего 4 тыс. гектаров.

Все оставшиеся типы угодий имеют значительно меньшую плотность населения зайцем-беляком. Так, в березняках костяничных в январе – марте численность достигает в среднем 6,7 особей на 1000 га, при максимальной – 9,3. В березняках злаковых средняя плотность составляет всего 4,5 особей, при крайних показателях от 3,9 до 5 особей.

Искусственные древесно-кустарниковые насаждения, тростниковые заросли озер и болот, а так же залежь, хотя и используются беляком как зимние места обитания, но имеют очень низкую плотность – от 1,9 особи в залежи до 2,7 особей – в искусственных насаждениях. Поэтому, их роль в формировании ресурсов незначительна.

Динамика численности и послепромысловые ресурсы. На основании результатов изучения распределения беляка по биотопам были рассчитаны послепромысловые ресурсы этого вида в лесостепной зоне. С 2010 по 2013 год самая высокая численность была отмечена в 2010 году и составила 6512 особей. В течение всего рассматриваемого периода происходило постепенное сокращение его поголовья, которое в указанном году достигло 4400 особей, то есть, уменьшилось, по сравнению с начальным периодом исследований, в 1,5 раза.

За все годы наблюдений определяющую роль в формировании ресурсов рассматриваемого вида играли 2 типа угодий из 10 выделенных. Это березняки костяничные и березняки ивовые. На их долю в разные годы приходится от 51 % до 62,7 % общей численности зайца-беляка. В остальных 8 типах угодий сосредоточено соответственно от 37,3 до 49 % животных. Причём, среди последних можно выделить лишь осиновые колки, на которые в разные годы приходится от 12,3 до 22,6 % всех ресурсов. Доля оставшихся мест обитания, за исключением искусственных посадок и пойменных угодий, примерно одинакова – по 4–6 %. Роль искусственных посадок не превышает по годам 0,2–0,3 %, а пойменных угодий – 0,6–0,9 %.

Таким образом, несмотря на наличие на территории лесостепной зоны Казахстана продуктивных угодий, как, например, ивовые болота, в которых средняя плотность достигает 51,8 особи на 1000 га, осиновые колки – 14,9 особей, березняки осоковые – 14,8 особей, определяющую роль играют всего 2 типа. Их степень участия примерно одинаковая, но решается по-разному: березняки – костяничные имеют невысокую плотность, в среднем за 5 лет – 6,7 особей на учётную площадь, но занимают большую площадь (56 % от площади лесов и кустарников). Березняк ивовый, наоборот, отличается высокой плотностью (в 2,8 раза больше, чем предыдущий тип), но занимает площадь, в 2,8 раза меньшую.

Исходя из этого, следует, что численность популяции зайца-беляка в значительной степени зависит от состояния всего двух рассмотренных биотопов. Любые воздействия человека на их структуру и площадь неизбежно скажутся на популяции рассматриваемого вида.

В этой связи необходимо обратить внимание на тот факт, что по сравнению с 60-ми годами XX века, плотность беляка по различным биотопам существенно изменилась. Так, по данным С. Утинова (1973) количество зверьков, по всем типам лесных угодий в лесостепи Казахстана в 1965–1971 годах, достигало в среднем 37,2 особей на 1000 га. В 1999 году этот показатель составлял всего 12,5 особей. К 2012 и 2013 годам плотность беляка ещё снизилась до 9,0 особей или в 4,1 раза меньше, чем в 60-х годах. Как никакой другой о катастрофическом падении численности зверька красноречиво свидетельствует тот факт, что еще в 30-х годах прошлого века на территории Северного Казахстана ежегодно заготавливали 400 тыс. шкурок беляка (абсолютный максимум был зафиксирован в 1931 году – 573 тыс. штук), добывалось до 500 тонн высококачественного мяса, в то время как к 50–60-м годам среднегодовые заготовки снизились до 2382 шт., что объясняется, как обвалом численности зверька вследствие усиления агрогенного прессинга после целинного освоения лесостепных биотопов зверька, так и снятием требования к охотникам сдавать шкурки добываемых зверьков.

Анализ литературных источников свидетельствует о существенных колебаниях численности зайца по годам и наличие 6–8 летних циклов динамики его популяции (Утинов, 1973). Проводимые нами учёты с 1994 года на территории Узынкольского района Костанайской области и 6 районов Северо-Казахстанской области (СКО), и последующий экстраполяционный пересчёт на всю лесостепь, не выявили резких перепадов в численности

по годам и её цикличности. Так, максимальная за 13 лет послепромысловая численность зайцев отмечена в 1995 году и составила 7,8 тыс. особей. Высокая численность наблюдалась и в 1997 году – 7,4 тыс. Минимальное количество зайцев пришлось на 2012 год – 3,6 тыс. особей, что в 2,2 раза меньше максимального показателя. В остальные годы наблюдались изменения численности в сторону увеличения или уменьшения, но не более 2 тыс. особей.

Половозрастная структура и плодовитость. Внутренняя структура популяции зайца-беляка на территории лесостепи юга Западной Сибири и Казахстана довольно хорошо изучена (Бедак, 1940; Утинов, 1973; Березин, 2004 и др.). Но, учитывая, что большинство исследований было сделано в 1950-х – 1960-х годах, а интенсивно развивающиеся сельское и охотничье хозяйства вносят ежегодные коррективы в условия существования и численность рассматриваемого вида, проведено изучение современного состояния данного вопроса.

В течение 2009–2012 годов было осмотрено 67 добытых в ноябре – декабре зверьков. Из них взрослые особи составляли 35,8 %, а молодые – 64,2 %. Таким образом, в среднем на одного взрослого зайца приходится 1,79 молодых особей, что соответствует данным 30–40-летней давности (Слудский и др., 1980).

Соотношение самцов и самок, по литературным сведениям (Березин, 2003), у беляка примерно равное – 1:1,06. В годы низкой численности обычно преобладают самцы (1,14:1), а в годы высокой – самки.

Наши исследования свидетельствуют, что в среднем за 8 лет наблюдений доминировали самцы всех возрастов, доля которых составляла 52,2 %, или на 1 самку приходилось 1,1 особи самца. Среди взрослых особей, доля самцов ещё более высокая – 54,2 %, а на 1 самку приходится 1,18 особи самца. Так как полученные результаты превышают аналогичные для других регионов лесостепной зоны Западной Сибири, то, вероятно, причиной являются не только и не столько погодно-климатические и другие естественные причины, сколько последствия агрохозяйственной деятельности населения.

Исследования плодовитости подтвердили имеющиеся сведения о трех помётах, которые приносит самка беляка за один год (Колосов, Лавров, Наумов, 1965). Полученные результаты свидетельствуют о том, что первый помёт, в основном, приходится на апрель, второй – на июнь и третий – на август. Реальной границы между ними не существуют, поскольку различия в физиологическом состоянии взрослых самок и, тем более молодых, приводит к тому, что сроки размножения растянуты до 35 дней. Кроме того, в зависимости от характера погодных условий, они могут быть сдвинуты на более позднее время. Поэтому, новорожденные зайчата встречаются, начиная с конца марта и по начало сентября. Так, в 2000 году, в Есильском районе СКО, 1–3 дневные зайчата были найдены: 23 и 27 марта, 25 апреля, 20 мая, 27 июня и 10 августа. Но основной окот происходит все же в указанные ранее сроки.

В результате анализа количества эмбрионов у беременных самок ($n=26$) было установлено, что минимальное количество составляет 2, а максимальное – 8. Хотя С. Утиновым (1973) для этой же территории в 60-х годах приводится максимальное количество эмбрионов в 10 штук. В среднем за 12 лет на одну зайчиху приходится 4,7 эмбриона. Основное количество самок имеет по 4–5 эмбрионов – 53,8 %, значительно реже – по 6 (15,4 %) и 3 (11,5 %), 8 эмбрионов имеет всего 3,9 % самок. Величина 1-го, 2-го и 3-го помётов существенно отличаются. Наибольшее количество эмбрионов обнаружено в июне (второй помёт) – 5,2, доля самок имеющих по 5–6 эмбрионов составляет 57,1 % от числа обследованных. В период первого помёта у самок насчитывается в среднем 4,4 эмбриона.

Сравнивая наши результаты с аналогичными, полученными другими исследователями (Утинов, 1973), можно сделать заключение: величина первого и второго выводка у зайца-беляка в лесостепи Казахстана в 2010–2012 годах оказалась меньше, чем 40 лет назад, соответственно на 1,1 и 1,3 эмбриона. Третий выводок – соответствует литературным данным.

В целом, репродуктивные возможности рассматриваемого вида являются высокими, так как за 1 сезон размножения зайчихи могут приносить от 9,6 зайчат (при двух выводках) до 13,1 (при трех выводках). Однако эти потенциальные возможности реализуются не полностью. Прежде всего, для беляка установлена резорбция эмбрионов, достигающая 6 % (Слудский и др., 1977). Кроме этого, не все самки 3 раза участвуют в размножении.

Установлено, что первый помет имеют около 86,6 % самок, второй – 100 % и третий – всего 14,3 % (Утинов, 1973). В затяжные, холодные весенние месяцы степень участия самок в размножении и его результативность еще более снижаются (Березин, 2003). Много молодых зверьков погибает в первые месяцы от хищников, болезней, деятельности человека.

Рассматривая успех размножения зайца-беляка в лесостепной зоне Казахстана, было установлено, что в начале ноября на 1 взрослую самку приходится всего 3,6 особи молодых зверьков. Таким образом, при двух пометах, сокращение выводка составляет 2,5 раза или гибнет 59,4 % особей. При трех пометах соответственно 3,4 раза и 70,3 %.

Предпромысловые ресурсы и изъятие. На основании изучения послепромысловых ресурсов беляка, соотношения полов, плодовитости и успеха размножения, – был проведен расчёт предпромысловых ресурсов с 2010 по 2013 год. При этом установлено, что максимальная за последние 5 лет численность отмечена в 2010 году и достигала 20412 особей. В последующие годы происходило уменьшение поголовья, которое в 2012 году составило 15475 особей. Сравнивая полученные результаты с официальными данными предпромысловых ресурсов, обращает на себя внимание следующее: официальные данные оказались выше, например в 2011 году – на 7836 особей. Основной причиной этого, по нашему мнению, является проведение маршрутного учёта с большими нарушениями или вообще полное отсутствие учётов в ряде хозяйств, в результате чего ресурсы определяются на глазок. Кроме этого, в хозяйствах понимают, если численность животных будет очень низкой, им могут запретить охоту на данный вид. А поскольку заяц – основной вид зимней охоты, такое решение означает прекращение поступления денежных средств в и без того скудный бюджет. Чтобы избежать этого, указывают численность, которая позволяет избежать указанной ситуации.

Проведенный расчёт объема добываемых зайцев, по результатам анкетирования охотников (n=9481), свидетельствует о его незначительных колебаниях по годам – в 1,3 раза. Максимальное количество добытых зверьков отмечено в 2007 году и составило – 8251 особь, а минимальное в 2012 году – 6417. Связь объёма добычи с численностью не установлена. Определяющим фактором в этом вопросе являются, по нашим наблюдениям, сроки установления снежного покрова ограничивающего передвижение автомобилей, так как около 98 % охотников лесостепи используют автотранспорт для перемещения по угодьям.

Оценивая степень воздействия охоты на популяцию зайца-беляка установлено, что на протяжении 5 последних лет (с 2010 по 2013 год) процент изъятия изменялся от 39,2 до 49,3 % (в среднем 44,8 %) от промысловой численности. Таким образом, если исходить из низкого качества угодий, соответствующих III–IV-му бонитету, то допустимое использование популяции не должно превышать 40 %. Следовательно, охота в лесостепной зоне, наряду с другими естественными процессами, является важным ограничивающим фактором.

Заяц-русак

Освоение лесостепной зоны данным видом началось, очевидно, в начале XX века (Кудрявцева, Смирнов, 2008). Основным направлением естественного расселения было северо-западное, при котором особи из расположенного к северу от Каспийского моря Волго-Уральского региона по долинам рек Тобола, а затем Убагана и Ишима и проникали на рассматриваемую территорию. Второй путь связан с акклиматизацией русака в 30-х годах XX века, когда были сделаны удачные выпуски зверьков в Омской и Новосибирской областях, а также и в Казахстане, хотя последствия этой работы не установлены.

Так или иначе, к 1960-м годам русак прочно вошел в число не только постоянных обитателей лесостепной зоны, но и стал объектом регулярной охоты. И это несмотря на то, что освоение им территории и рост численности совпал с преобразованием целинных земель, сократившим пригодные для обитания угодья в несколько раз и ухудшившим качество оставшихся. В конце XX – и начале XXI веков, русак, по-прежнему, является одним из объектов охоты, причём местами он еще довольно многочислен, встречаясь даже вблизи населенных пунктов (рис. 1 d).

В этой связи возникает вопрос о том, каким же образом русак выживает в сложившихся условиях, какова его фактическая численность и основные показатели популяции. С этой целью с 1990 года по настоящее время проводились полевые исследования, которые позволили ответить на поставленные вопросы.

Типология угодий. Изучение особенностей современного распределения зайца-русака по территории лесостепной зоны позволило выделить основные места обитания, которые играют важную роль в его жизни. Кроме того, знание особенностей типологии угодий обеспечивает проведение качественных учетов численности животных

Открытые угодья.

1. Степные угодья. Несмотря на то, что на их долю приходится всего 38,8 % площади открытых территорий, играют основную роль в жизни русака. Сохранились обычно в виде небольших участков вокруг колков, озер и болот, на склонах балок и оврагов. Представлены 4 типами растительных сообществ, отличающихся защитной и кормовой базой.

1.1. Красноковыльно-разнотравные сообщества. Распространены небольшими участками в междуречье Тобола и Ишима. Характеризуются большим видовым разнообразием и проективным покрытием, достигающим 80–90 %. Хорошо выражена ярусность. Обладают хорошими кормовыми и защитными условиями. Но, занимая небольшие площади, и будучи инсулированными, ввиду изоляции друг от друга пахотными землями, – теряют доминирующее значение.

1.2. Типчаково-ковыльно-разнотравные сообщества. Занимают сравнительно большие площади, чем предыдущий тип. Видовой состав растительности беднее, но ярусность и проективное покрытие – высокие. Обеспечивают необходимые потребности русака и являются основными местами его зимнего пребывания.

1.3. Типчаково-разнотравные сообщества. Формируются на местах деградации, вследствие интенсивного выпаса скота, красноковыльно-разнотравных угодий. Из травостоя выпадают ковыли, некоторые бобовые, но увеличивается доля плохо поедаемых растений. Проективное покрытие достигает 70–80 %. Встречаются в окрестностях населенных пунктов и местах выпаса скота. Качество угодий низкое. Русаком используются лишь во время сезонных и кормовых перемещений.

1.4. Злаково-разнотравные сообщества. Обычны в понижениях вокруг колков, часто в комплексе с типчаково-разнотравными. Видовая насыщенность небольшая (30–40 шт./м²). Фон образуют злаки. Проективное покрытие – высокое, до 85–90 %. Представляют ценные угодья для рассматриваемого вида во все сезоны года.

Половозрастная структура. Биология и экология русака детально изучена в XX веке, практически на всей территории его ареала (Ильин, 1962; Груздев, 1967), в том числе и в Казахстане (Фадеев, 1969; Утинов, 1973). Но, как видно из приведенного перечня, основное количество работ приходится на 1930–1960 годы XX века, то есть на период интенсивного сельскохозяйственного освоения лесостепной зоны. За последующие четыре десятилетия в этом регионе произошли разительные перемены, которые практически привели к полному уничтожению степных и луговых территорий и трансформации уцелевших. Достаточно отметить, что доля пашни в различных районах (в границах административных) лесостепи Казахстана колеблется от 30–36 до 50–55 %, в среднем – 41 %, а соотношение, сохранившихся небольшими участками вдоль колков и озёр, луговых и степных биотопов, к пашне составляет 1:1,6.

Кроме этого, для изучаемого региона, как и для сопредельных территорий юга Западной Сибири, за последние 20–25 лет нет ни одной работы, рассматривающей популяцию русака в сложившихся условиях. Поэтому, для восполнения имеющегося пробела и для расчета предпромысловых ресурсов, нами, с 1990 по 2003 год были проведены исследования, позволившие выявить внутривидовые особенности.

С 2005 по 2013 год нами было осмотрено 74 добытых зайца-русака, добытых в ноябре – декабре месяце в 4 административных районах лесостепной зоны. Среди них взрослые особи составляли 39,2 %, молодые – 60,8 %. Следовательно, на 1 половозрелое животное приходилось всего 1,6 молодых особи, что намного ниже, чем средние данные по Казахстану

– 2,8 молодых (Слудский и др., 1980). Возможной причиной низкой эффективности размножения является существование вида в довольно суровых для него условиях, практически на северной границе ареала, при неблагоприятном воздействии абиотических и биотических факторов в постэмбриональный период. Сравнивая полученные результаты с аналогичными по зайцу-беляку, видно, что у последнего соотношение взрослых и молодых особей достигает 1:1,8, хотя у русака плодовитость и прирост, а, следовательно, и доля молодых зверьков должны быть выше (Колосов, 1941).

Рассматривая соотношение полов в популяции, необходимо констатировать примерно одинаковую долю самцов и самок среди всех возрастных групп. Такая ситуация полностью соответствует представлениям на этот счёт некоторых авторов (например, Колосов, 1941), которые отмечают их возможные колебания в ту или иную сторону в зависимости от климатических и кормовых условий года. Следовательно, несмотря на обитание в северной части ареала, в суровых природных и антропогенных условиях рассматриваемый вид характеризуется устойчивой внутренней структурой, свидетельствующей о его благополучии.

Среди взрослых особей за годы наблюдений незначительно преобладали самцы – 51,7 %, против 48,3 % самок. Среди молодых зверьков в ноябре – декабре преобладали самки – 51,1 %. Сравнивая полученные результаты с литературными (Колосов, 1941), необходимо констатировать их полную идентичность.

Таким образом, половозрастная структура популяции зайца-русака, за исключением низкой доли молодых особей, является благополучной.

Плодовитость и успех размножения. Вопрос является актуальным, поскольку именно от него зависит продуктивность популяции, а, следовательно, и успех её существования. Между тем, небольшое количество молодых зверьков к началу охотничьего сезона на взрослую особь, вызывает определенные опасения.

В изучении вопроса о размножении и плодовитости русака основным является определение количества помётов, приносимых одной самкой за сезон. Вопрос этот не до конца исследован, поскольку различия в физиологическом состоянии взрослых и молодых особей, усиливаемые влиянием погодно-климатических условий, приводят к значительной разновременности начала размножения по годам, а существующие полевые методы определения числа пометов по форме и состоянию желтых тел, несовершенны.

Зайчата (1–5-дневные), в различных районах лесостепной зоны, обнаружены нами: 25 апреля, 12, 20 и 27 мая, 27 июня, 10 июля, 10 августа. Более ранние находки выводков русака нам не известны, а поздние – до 10–12 сентября, по сведениям респондентов ($n=2$), встречаются. Исходя из этого, период появления молодых в лесостепи растянут на 4,5–5 месяцев. А время рождения зайчат первого помёта начинается с 20 апреля и продолжается до 5–10 июня, то есть в течение 45–50 дней. Основанием для такого вывода служит вскрытие в 2010–2013 годах 6 беременных самок, добытых в указанные сроки и не имевших признаков предыдущего помёта. Второй выводок появляется с конца мая, и растянут до июля, включительно. В отдельные, затяжные и холодные весны, – может включать и август. При этом мы считаем, что третий выводок у рассматриваемого вида в лесостепи, скорее исключение, чем правило, и возможен у части 2–3–4-летних самок в годы с благоприятным сочетанием климатических условий весной и в начале лета.

Анализ числа эмбрионов ($n=20$) у беременных самок свидетельствует о значительных вариациях этого показателя. Так, минимальное отмеченное количество составило 2, а максимальное – 8. Но в среднем по Казахстану пределы варьирования установлены от 1 до 9 эмбрионов (Фадеев, 1969). Имеющие в данном случае различия с нашими результатами могут быть объяснены двумя причинами:

1) частота встречаемости очень больших и тем более, маленьких выводков, представленных 1 эмбрионом, незначительна. Поэтому, при увеличении выборки они могут попасть в число характерных для лесостепи;

2) вполне вероятно, что приведенные величины выводков, особенно в 1 эмбрион, являются скорее исключением и характерны для физически ослабленных или больных особей

или присущи части популяции в годы с экстремальными условиями. За период работы подобных ситуаций отмечено не было.

В среднем за 12 лет наблюдений на 1 самку приходится $5 \pm 0,17$ эмбрионов, 90 % от числа всех самок имеют от 3 до 7 эмбрионов. Среди них 50 % – 4–5. Особи имеющие соответственно 2 и 8 эмбрионов, составляют всего 10 %.

Репродуктивные возможности зверьков в апреле – мае и июне – августе – существенно различаются. Так, средняя величина 1 помёта определена в $4,9 \pm 0,12$ особи. При этом пределы варьирования количества эмбрионов составляют от 3 до 7 штук. Основное же количество самок – 57,1 %, имеют 4–5 зародышей. Сравнивая полученные результаты с литературными (Галака, 1970), выясняется значительное их расхождение, которое, прежде всего, можно объяснить различием условий в местах сбора материала и, поэтому, возможными вариациями в пределах адаптивной нормы.

Второй помёт является наиболее продуктивным, с точки зрения количества эмбрионов. Так, средний показатель в это время равен $6 \pm 0,2$. В отличие от периода первого помёта в июне – июле отсутствуют самки, имеющие по 3 эмбриона, но появляются имеющие – по 8. Основное же количество самок – 75 %, насчитывало от 5 до 7 эмбрионов, в соотношении – по 25,0 %. Необходимо отметить, что выявленная потенциальная плодовитость русака за 1 генерацию является довольно высокой и, по мнению исследователей (Слудский и др., 1980), определяется благоприятными условиями, которые в это время года в лесостепи действительно обеспечивают все потребности русака.

Третий помёт, как мы отмечали ранее, вероятнее всего, является продолжением более растянутого второго. Средняя его величина в августе составляет всего 3,6 эмбриона.

На основании изложенного следует, что репродуктивные возможности русака за весенне-летний сезон очень высоки: 1 самка приносит от 10,9 особей при 2 помётах, до 14,5 – при 3-х. Но для рассматриваемого вида, в такой же степени, как и для беляка, характерна резорбция эмбрионов. По данным В. А. Фадеева (1969), она достигает величины в 5 % при первом помёте, 2,4 % – при втором и до 9,6 % – при третьем. С учётом этого средняя величина выводков сокращается соответственно до 4,7, 5,9 и 3,3.

На основании собранных данных проведен расчёт продуктивности популяции зайца-русака в лесостепи на 1000 половозрелых самок. Его результаты свидетельствуют:

- 1) в среднем на 1 самку за сезон размножения приходится 10,3 зайчонка, что на 4,2 особи меньше по сравнению с количеством эмбрионов;
- 2) на первый помёт приходится 35,6 % рождающихся за сезон молодых особей, на второй – 51,1 % и на третий – 12,4 %;
- 3) в целом, на 1000 особей за сезон рождается 10276 зайчат.

Рассматривая соотношение взрослых и молодых особей в ноябре, было установлено, что на 1 взрослого зверька приходится всего 1,6 молодых, или на каждую самку – 3,2 особи. Таким образом, отход молодняка достигает 68,9 % от количества родившихся.

Динамика численности и послепромысловые ресурсы. Учёты численности русака в 6 охотничьих хозяйствах с 2010 по 2014 год (табл. 1) позволили рассчитать его послепромысловые ресурсы и проследить динамику этого процесса. Прежде всего, на себя обращает внимание отсутствие значительных колебаний численности. За 6 лет наблюдений максимальные показатели отмечены в 1999 году, когда было учтено 7156 зверьков. Минимальная численность, пришедшаяся на 2001 год, составляла 4840 особей, что в 1,5 раза меньше максимального показателя. В остальные годы ресурсы варьировали в очень незначительных пределах – от 4933 до 5477 зверьков. Сложившаяся ситуация может быть объяснена или достаточно благоприятными условиями за последнее десятилетие, или незначительным воздействием охоты и другой хозяйственной деятельности, или, что наиболее вероятно, численность русака практически достигла наименьшего показателя.

В целом, наибольший предел колебания численности русака в лесостепи составляет 3,9 раза. В то время, как в литературе имеются сведения о ее изменениях в 100 и более раз (Фадеев, 1969).

Таблица 1

Послепромысловые ресурсы зайца-русака в 2010–2014 годы

Тип угодий	Площадь, тыс. га	2010 г.		2011 г.		2012 г.		2013 г.		2014 г.	
		Средняя плотность	Ресурсы	Средняя плотность	Ресурсы	Средняя плотность	Ресурсы	Средняя плотность	Ресурсы	Средняя плотность	Ресурсы
Степные	1431	4	5724	3,1	4436	2,8	4007	2,9	4150	3	4290
Агроценозы	2054,3	0,3	616	0,3	616	0,2	411	0,2	411	0,2	411
Залежь	205,1	1,6	328	1,5	308	1,4	287	1,2	246	1,3	267
Тростниковые заросли	89,9	1,4	126	1,3	117	1,5	135	1,4	126	1,3	117
Древесно-кустарниковые растения	402,5	0,9	362	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего			7156		5477		4840		4933		5088

Примечание к таблице. В 2011–2014 годах в древесно-кустарниковых угодьях русака зафиксировано не было.

Поскольку сохранившиеся угодья и используемые в настоящее время зайцем-русакom имеют разную степень заселения, в 2010–2014 годах было проведено изучение роли каждого из 5 выделенных типов в формировании послепромысловых ресурсов. Установлено, что основную роль играют уцелевшие степные, луговые и полевые угодья (табл. 1). На их долю приходится от 80,0 до 84,4 % всей зимне-весенней численности русака. Причём, в течение 5 последних лет роль степных участков неуклонно возрастала, при довольно постоянной плотности населения. Из других типов угодий можно выделить агроценозы, характеризующиеся низкой плотностью зверьков на 1000 га – 0,2–0,3 особи, но занимающие очень большую площадь: среди угодий открытого типа – 55,7 %. Поэтому, в разные годы здесь обитало от 8,1 до 11,2 % общей численности зайцев. В 1999 году около 5,1% ресурсов русака учтено в пределах древесно-кустарниковых биотопов. В последующие годы, в них отмечены единичные особи. Роль остальных типов угодий существенного влияния на формирование ресурсов не имеет.

Предпромысловые ресурсы и изъятие. Проведенный расчёт предпромысловых ресурсов с 1994 по 2003 год, позволил установить, что за рассматриваемый период они составляли от 5954 особей в 1995 году до 8930 голов – в 1994 году, то есть изменения не превышали 1,5 раза. Уменьшения ресурсов русака за период наблюдений в лесостепи не отмечено. Сравнивая полученные данные с официальными расчётами предпромысловых ресурсов установлено, что последние завышены в 1,9–2,2 раза.

Оценивая степень влияния охоты на популяцию рассматриваемого вида, по результатам анкетирования охотников (n=8335), установлено, что в разные годы добывается 1411–2120 зверьков (табл. 2). Связи между численностью и объёмом добычи не отмечено. В большей степени величина отстрела русака связана с сочетанием погодных и иных факторов.

Степень изъятия зверька с 2005 по 2014 год находилась в пределах 15,8–24,4 %. Следовательно, ежегодный объём добычи не оказывает определяющего влияния на численность русака, если исходить из принятых в Казахстане норм добычи в 30 %.

Между тем, имеющиеся рекомендации об изъятии до 40 % особей от осенней численности русака, для лесостепной зоны не пригодны, так как за последние 4 года прирост популяции, по нашим данным, к осени достигает от 33,1 % в 2011 году, до 37,5 % – в 2012 и 2013 годах. Поэтому, максимально допустимая добыча, в сложившихся условиях, не может превышать 20 %, а учитывая естественный отход зверьков и после окончания охоты, – еще меньше. Фактическое изъятие составляет свыше 20 % в течение последних 8 лет. Таким образом, в процессе охоты и естественной смертности погибает практически всё ежегодное пополнение популяции и прирост ее практически равен нулю.

Таблица 2

Предпромысловые ресурсы русака и его добыча в лесостепи Казахстана
в 2005–2014 годы

Показатели	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.
Предпромысловая численность (особей)	8930	8701	8472	8763	7744	7893	8141
Объем добычи (особей)	1411	2120	1781	1833	1770	1608	1734
Степень изъятия (%)	15,8	24,4	21	20,9	22,9	20,4	21,3

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прежде всего, установлено, что половозрастная структура обоих видов зайцев незначительно, но отличается от распространенных представлений на этот счет (Колосов, 1941; Колосов, Бокеев, 1947; Фадеев, 1969), что может быть лишь проявлением специфических особенностей обитания в рассматриваемой зоне.

Аналогичная ситуация складывается и с плодовитостью. В ходе исследований по этому вопросу не было отмечено принципиальных различий как по сравнению с серединой XX века, так и с сопредельными территориями Казахстана и юга Западной Сибири. Потенциальные возможности размножения беляка и русака являются высокими, что позволяет им, при эвентуальных условиях, увеличить свою численность в несколько раз за 1–2 сезона.

В то же время, если эмбриональное развитие соответствует видовым характеристикам, то постэмбриональное и, в конечном счете, успех размножения – являются очень низкими. Например, у зайца-беляка до ноября выживает всего 29,7–39,6 % особей от числа родившихся. У русака этот показатель составляет 31,1 %. Приведенные цифры свидетельствуют о неблагоприятных условиях в лесостепи после появления молодых особей. Такое заключение позволяет сделать то обстоятельство, что для беляка в различных частях видовой ареала характерна смертность от 40 до 50 % (Березин, 2006). Для русака, хотя и отмечены факты гибели до 66 % молодняка, например, в Польше и 50 % – в Венгрии, тем не менее, в большинстве случаев, смертность в лесостепи Казахстана не превышает 40–50 %.

Таким образом, в рассматриваемом регионе существуют факторы, которые в значительной степени снижают воспроизводственные возможности рассматриваемых видов. Среди них выделим основные: 1. низкие ремизные условия; 2. влияние сельского хозяйства на численность и условия существования; 3. высокая численность хищников; 4. влияние охоты.

Оценивая качество угодий, нами, в 2016 году, была проведена их бонитировка. Для беляка учитывалось состояние лишь лесных угодий по методике, изложенной в «Методических указаниях по проведению внутрихозяйственного охотустройства в РК» (Об утверждении..., 2015). В результате чего было установлено, что всего 14,5 % лесных угодий относятся к 1-му и 2-му бонитету, то есть обладают очень хорошими и хорошими кормовыми и защитными свойствами. 36,8 % угодий характеризуются удовлетворительными условиями, а еще 33,6 % – плохими. Кроме этого, 15,1 % лесов и колков используются животными лишь во время переходов и 5–7 % – полностью непригодны для жизнедеятельности. К их числу относятся лесные уголья, находящиеся в окрестностях населенных пунктов, или полностью выбитые скотом, или расположенные в виде небольших группировок среди массивов пахотных земель и так далее. В целом, на долю угодий со средними и плохими свойствами приходится 70,4 % площади лесов.

Для русака ситуация усложняется тем, что основная часть типичных для него мест обитания, в значительной степени преобразована человеком и занята пашней. Уцелевшие же – утратили часть ценных свойств. Поэтому, на долю угодий среднего и плохого качества (3–4 бонитет) приходится всего 11 % площади пригодной для обитания, а преобладают территории очень плохого качества 89 %.

Из приведенной оценки угодий становится вполне объяснимой высокая постэмбриональная смертность молодняка, особенно у зайца-русака. А именно: расположение степных и полевых участков (сельскохозяйственных неудобий), спорадично среди пахотных земель, привлекает сюда различных хищников (лиса (*Vulpes vulpes* (L. 1758)), корсак (*Vulpes corsac* (L. 1768)), барсук (*Meles meles* (L. 1758)), енотовидная собака (*Canis procyonoides* (Gray 1834)), хорь (*Mustela putorius* (L. 1758)) и др.).

Плохие ремизные условия биотопов определяют использование беляком и русаком в качестве мест обитания части агроценозов и, соответственно, влияние на их популяции сельского хозяйства. В процессе выращивания продукции растениеводства и выпаса скота отмечена повышенная гибель зайчат.

Третьей причиной высокой смертности, в том числе молодых особей, является высокая численность хищников, в первую очередь лисы и корсака. Установленные 20 % нормы их изъятия, а так же высокая стоимость разрешения на лису, – ограничивает поддержание их численности на невысоком уровне. В то же время зайцы составляют часть рациона указанных видов (Никитин, 2005). К указанным двум видам следует добавить обычного в лесных и степных районах лесостепи барсука и появившуюся 25–30 лет назад енотовидную собаку, которые в не меньшей степени, чем первые два вида, снижают численность зайцев. В летне-зимнее время, по нашим наблюдениям, на зайцев охотятся беркут, филин и особенно полярная сова, которая в отдельные годы бывает очень многочисленной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги выше сказанному, следует отметить, что популяции зайцев беляка и русака в лесостепи Казахстана в настоящее время находятся в депрессии: численность стала снижаться сразу после освоения целинных и залежных земель. Восстановление ее в перспективе возможно, но только при проведении комплекса охранных и биотехнических мероприятий, временном ограничении или даже запрещении охоты (особенно, в малоснежные зимы), борьбой с весенними низовыми пожарами и отжигом травы лесниками и сельскохозяйственными землепользователями, снижением численности лисицы и енотовидной собаки и других хищников. В случае реализации выше указанных мероприятий численность зверьков обеих популяций, согласно расчетам экологической емкости биотопов, способна возрасти в 2–3 раза.

В лесостепи Казахстана, в результате формального подхода к управлению охотничьим хозяйством, отмечена высокая степень изъятия рассматриваемых видов во время охоты – до 40–50 % от предпромысловой численности. При современном состоянии популяций зайцев – это недопустимо, особенно для русака. В условиях рассматриваемого региона охота на этот вид должна проводиться с учетом его реальной численности. В то время как до сих пор в разрешениях, выдаваемых на охоту, указывается – «зайцы».

Синергирующее действие всех перечисленных факторов, на фоне влияния абиотических условий, и предопределяет невысокую численность беляка и русака. Учитывая продолжающееся ухудшение состояния биотопов, численность рассматриваемых видов, в последующие десятилетия, будет постепенно снижаться, хотя периодические подъемы – вполне вероятны. Чтобы предотвратить данный процесс, необходимо срочно перестроить подходы к управлению и ведению охотничьего хозяйства и сельскохозяйственного землепользования, а так же изменить отношение к этому вопросу природоохранных органов.

Список литературы

- Бедак А. Л. Заяц-беляк Западной Сибири // Труды института БИН при Томском университете, 1940. – Вып. 7. – С. 62–79.
- Березин А. В. Заяц-русак // Естественные науки и экология: межвузовский сборник научных трудов. Омск, 2002. – С. 159–163.
- Березин А. В. Зайцы Омской области // Животные в антропогенном ландшафте: материалы 1 международной научно-практической конференции. – Астрахань, 2003. – С. 7–9.

- Березин А. В. Биология зайца-беляка и зайца-русака Омской области: автореф. ... канд. биол. наук. – Омск, 2004. – 27 с.
- Березин А. В. Особенности биологии зайца-беляка – *Lepus timidus* Linnaeus, 1758 и зайца-русака – *Lepus europaeus* Pallas, 1778. Сообщение 1. Заяц-беляк // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск, 2006. – С. 155–159.
- Борисова И. В., Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. О лесостепи в Северном Казахстане // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42, № 5. – С. 677–690.
- Груздев В. В. Колебания численности зайца-русака на юге европейской части СССР // Фауна и экология грызунов 1966. – Вып. 8. / [Ред. А. Н. Формозов]. – М.: Изд-во Московского университета, 1967. – С. 63–84.
- Груздев В. Определение возраста зайца // Охота и охотничье хозяйство. – 1971. – № 2. – С. 17–18.
- Ильин В. Заяц-русак в Иркутской области // Сельское хозяйство Сибири. – 1962. – № 12. – С. 71.
- Колосов А. М. Биология размножения зайца-русака // Зоологический журнал. – 1941. – № XX (1). – С. 78–96.
- Колосов А. М., Бокеев Н. Н. Биология зайца-русака. – М., 1947. – 105 с.
- Колосов А. М., Лавров Н. П., Наумов С. П. Биология промысловых зверей и птиц. – М., 1965. – 416 с.
- Кудрявцева Т. В., Смирнов М. Н. Роль климатических факторов в размещении населения и динамике численности зайца-русака (*Lepus europaeus* Pall.) на юге Средней Сибири // Вестник КрасГАУ. – 2008. – Вып. 3. – С. 148–153.
- Никитин В. А. Лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes* L., 1758) на сопредельной территории заповедника «Хакасский» в Ширинском районе // Научные труды заповедника «Хакасский». – 2005. – Вып. 3. – С. 184–191.
- Об утверждении Правил ведения охотничьего хозяйства в Республике Казахстан / Постановление Правительства Республики Казахстан № 18-2/501 от 29 мая 2015 г.
- Приклонский С. Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Труды Окского государственного заповедника. – 1973. – Вып. 9. – С. 35–62.
- Сборник трудов геоботанической экспедиции. – Львов: Изд-во Львовского университета, 1971. – 175 с.
- Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А. и др. Млекопитающие Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1977. – Т. 1. – Ч. 2. – 536 с.
- Слудский А. А., Бернштейн А. Д., Шубин И. Г. и др. Зайцеобразные. – Алма-Ата, 1980. – 236 с.
- Утинов С. Р. Экология зайца-беляка в лесостепной зоне Северного Казахстана: автореф. ... канд. биол. наук. – Алма-Ата, 1973. – 24 с.
- Фадеев В. А. Заяц-русак в Казахстане: автореф. ... канд. биол. наук. – Алма-Ата, 1969. – 21 с.

Vilkov V. S., Pashkov S. V. The state of the populations of white hare (*Lepus timidus*) and hare (*L. europaeus*) in the forest-steppe of Kazakhstan // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 149–162.

As a result of agricultural development of the territory of Northern Kazakhstan, especially during the virgin campaign, and repeatedly increased agrogenic pressure, biotopes of the forest-steppe zone have undergone considerable change that has developed into deterioration in conditions of the habitat and narrowing of many animals areas and, in particular, the white hare and hare. In addition, populations of these animals who had once wide spreading (the white hare after acclimatization in 1936–1940 in the neighboring areas became a background animal of the forest-steppe in Kazakhstan), began to be reduced promptly as a result of excessively overestimated norms of withdrawal, owing to shooting. In the article the ecological condition of populations of white hare and hare in the light of their habitat and human activity is studied. Features of biotopical distribution of small animals in the territory of a forest-steppe zone of Northern Kazakhstan and the comparative analysis of density of populations are considered. Natural and anthropogenic factors of dynamics of number the white hare and hare are characterized. Systematization and analytical processing of hunter data for 1990–2017 have allowed estimating of post-trade resources of these types. Studying of the current state of populations of the white hare and hare has allowed revealing a number of the features defining intra population processes and specifics of agroecologic impact on their number in the forest-steppe of Kazakhstan. It is defined that the ecological capacity of biotopes of the forest-steppe of Northern Kazakhstan concerning the white hare is 16.5–18.3, and the hare – 13.9–14.7 thousand individuals that is 2–3 times higher, than actual. One measures for decrease in hunting and agrogenic load of small animals there has to be a creation of network of microwildlife areas with natural remises, with the full or partial mode of a reserving in the places of agricultural marginal lands.

Key words: biotopes, kolky, hunting, pretrade resources, posttrade number, heddle conditions, North Kazakhstan region.

Поступила в редакцию 10.06.19

УДК 574.1(477.75)

Пространственное распределение показателей биологического разнообразия и типов местообитаний в разрезе структурных элементов экологической сети Крымского полуострова

Горбунов Р. В.¹, Смирнов В. О.², Снегур А. В.², Горбунова Т. Ю.¹,
Приймак А. С.¹, Дрыгваль А. В.¹

¹Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского Российской академии наук
Севастополь, Россия

karadag_station@mail.ru, gorbunovaty@gmail.com, 123klimova321@gmail.com, drygval95@mail.ru

²Научно-образовательный центр ноосферологии и устойчивого ноосферного развития

Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

Симферополь, Республика Крым, Россия

svo.84@mail.ru, sneguraw@gmail.com

Для территории Крымского полуострова на региональном уровне (операционно-территориальные единицы – элементы экологической сети) выявлены закономерности пространственной дифференциации величин биологического разнообразия и типов местоположений (местообитаний, пространственные характеристики которых обусловлены особенностями геоморфометрии территории конкретного структурного элемента экосети), получены их картографические модели. Выполнен анализ пространственной дифференциации показателей взаимосвязи разнообразия местоположений и биологического разнообразия в разрезе структурных элементов экосети Крымского полуострова. Используя две категории коэффициентов пространственной взаимосвязи (коэффициент линейной регрессии и коэффициент ранговой корреляции Спирмена), выявлена тесная и устойчивая пространственная взаимосвязь между распределением величины биологического разнообразия и величины разнообразия базовых местоположений в пределах структурных элементов экологической сети, что подтверждает гипотезу о том, что разнообразие местоположений главным образом определяет разнообразие местообитания, что в свою очередь в условиях территории Крымского полуострова определяет разнообразие экотопических условий экосистем и, как следствие, определяет уровень биологического разнообразия на региональном пространственном уровне дифференциации экосистем.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, типы местообитаний, базовые местоположения, экологическая сеть, Крымский полуостров.

ВВЕДЕНИЕ

Биоразнообразие является одной из наиболее показательных характеристик экосистемы, исходя из которой можно сделать ряд выводов об условиях существования в ней организмов. В настоящее время сохранение и изучение биоразнообразия играет особую роль, так как выступает решающим фактором на пути достижения устойчивого развития территории как на внутри-, так и на межгосударственном уровне (Ojea et al., 2010). Само понятие «биоразнообразие» не ограничивается определением количества видов на территории и, кроме этого, включает в себя разнообразие мест обитания и генетическое разнообразие (Огуреева, Котова, 2002).

С развитием компьютерных технологий приобретает актуальность картографирование биоразнообразия посредством использования ГИС-технологий и других программ. В мировой практике использование ГИС-технологий значительно упрощает решение данной задачи и позволяет охватить территорию, большую по площади (Fook et al., 2007; Nagendra, Rocchini, 2008; Ferrier et al., 2017). ГИС-технологии дают возможность изучать биоразнообразие как флоры (Hernandez-Stefanoni, Ponce-Hernandez, 2004; Guo et al., 2017), так и фауны (Cardillo et al., 1999; Baltensperger, Huettmann, 2015) экосистем. Причём в качестве объектов исследования выступают как наземные (Carlson et al., 2007), так и морские (Peterson, Herkül,

2019) экосистемы разного масштаба. Описание использования ГИС-технологий для картографирования биоразнообразия даётся в работах (Черненко и др., 2012, Prasad et al., 2014).

В качестве источников данных для формирования ГИС служат:

1) картографические материалы (топографические и общегеографические карты, карты административно-территориального деления, кадастровые планы и др.);

2) данные дистанционного зондирования (ДДЗ) Земли – все шире используются для формирования баз данных ГИС. К ДДЗ, прежде всего, относят материалы, получаемые с космических носителей.

В зависимости от выбора единицы картографирования, можно выделить два подхода:

1) в качестве единицы картографирования выступает отдельный вид;

2) в качестве единицы картографирования выступает структурная единица ландшафта: фация, урочище и так далее (Огуреева, Котова, 2002). Таким же образом можно классифицировать географические пространственные данные:

1) геометрические (размеры и местоположения);

2) атрибутивные (качественные и количественные);

3) временные (Розенберг и др., 2012).

Исследования многих авторов посвящены картографированию биоразнообразия и имеют успешный опыт составления графических материалов с использованием ГИС-технологий. Например, картографирование ландшафтного разнообразия территории Белоруссии представлено в работе (Соколов, 2016), составление карт биоразнообразия территории Крымского полуострова можно отметить у авторов работ (Казанджян и др., 2017; Королева и др., 2019). Регистрация и моделирование объектов и процессов биоразнообразия представлено в работе (Бешенцев и др., 2017) на примере территории объекта всемирного природного наследия «Озеро Байкал».

На территории Крымского полуострова систематические исследования биологического и ландшафтного разнообразия начаты в 1997 году после проведения в Гурзуфе Международного семинара по оценке необходимости поддержки биологического разнообразия Крыма. Результатом многолетней работы крымских учёных стал целый ряд научных публикаций (Биоразнообразие Крыма..., 1997; Биологическое и ландшафтное разнообразие..., 1999; Вопросы развития Крыма..., 1999; Выработка приоритетов..., 1999; На пути к национальному парку..., 2000; Артов и др., 2002; Перспективы создания единой..., 2002; Разработка схемы региональной..., 2008; Природа Восточного Крыма..., 2013), содержащих информацию о биологическом и ландшафтном разнообразии Крыма, проектировании экологической сети, биологическом и ландшафтном разнообразии её элементов. Кроме того, раз в два года проводятся научные конференции под общим названием «Заповедники Крыма», которые подводят итоги работы по изучению биологического и ландшафтного разнообразия Крыма (<http://zapovedniki-crimea.cfuv.ru/arxiv.html>).

Исследования биоразнообразия обеспечивают выявление закономерностей формирования богатства и разнообразия биоты и сообществ, определяемых процессами и факторами, действующими в границах морфологических частей ландшафтов (Лебедева и др., 2002). Крымский полуостров является одним из 8 европейских регионов с высоким уровнем биологического разнообразия (Выработка приоритетов..., 1999). Однако оценки биоразнообразия на его территории проводились только посредством сеточного картографирования (Королева и др., 2018; Попов и др., 2008). Вопросы же комплексного анализа пространственного распределения показателей биологического разнообразия, их связи с разнообразием местоположений в пределах элементов экологической сети в настоящее время являются неразработанными. Нахождение связи между разнообразием местообитаний (местоположений) и биологическим разнообразием территории открывает возможности изучения изменения биологического разнообразия в условиях изменения среды, а также оценки потенциального или восстановленного биологического разнообразия на мало изученных или антропогенно преобразованных территориях.

В основу выполнения данной работы положено изучение показателей биоразнообразия с использованием различных пространственных данных. Местоположение принималось за элементарную геометрическую единицу ландшафта, через которую определённым образом проходят потоки вещества и энергии (Горбунов и др., 2019).

Целью работы явилось выявление пространственной взаимосвязи между величиной биоразнообразия и разнообразием местообитаний в Крыму на региональном уровне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу исследования положена существующая схема экологической сети Крыма (Разработка схемы региональной..., 2008). Схема экологической сети была векторизована и добавлена в картографический проект в виде отдельного слоя с соответствующей картографической привязкой (WGS_1984_UTM_Zone_36N), что позволило проводить анализ совместно с картографической моделью базовых местоположений, полученной в предыдущей работе авторов (Горбунов и др., 2019). Для каждого из структурных элементов экологической сети на основе данных, представленных в (Биоразнообразие Крыма..., 1997; Биологическое и ландшафтное разнообразие..., 1999; Вопросы развития Крыма..., 1999; Выработка приоритетов..., 1999; На пути к национальному парку..., 2000; Артов и др., 2002; Перспективы создания единой..., 2002; Боков и др., 2005; Разработка схемы региональной..., 2008; Природа Восточного Крыма..., 2013; <http://zapovedniki-crimea.cfuv.ru/archiv.html>) была составлена соответствующая база данных относительно показателей биоразнообразия и пространственных параметров структурных элементов. Данные приводятся в разрезе числа видов высших сосудистых растений, числа эндемиков и числа редких видов. Это обусловлено тем, что высшие сосудистые растения формируют основу растительного покрова, как компонента ландшафта, который, в свою очередь, тесно связан в своем пространственном рисунке с геотопологическими параметрами территории.

На основе представленных параметров возможен расчет различных индексов, характеризующих разнообразие базовых местоположений в пределах контуров операционно-территориальных единиц. В работе выбраны показатели, представленные в таблице 1.

С целью определения степени пространственной взаимосвязи биологического разнообразия и типов местообитаний (местоположений) использованы две категории коэффициентов пространственной взаимосвязи:

- коэффициент линейной регрессии, как базовый, первичный и наиболее простой подход к определению взаимосвязи между параметрами;
- коэффициент ранговой корреляции Спирмена, как специализированный коэффициент для нахождения именно пространственной взаимосвязи количественных параметров.

С технической точки зрения методика определения данных коэффициентов заключается в работе с базой данных при помощи статистических инструментов ArcGIS и MS Excel. Данные программные продукты позволяют реализовать в автоматическом режиме расчет коэффициентов на основании общей сводной базы данных параметров с оценкой достоверности получаемых зависимостей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Пространственное распределение показателей биологического разнообразия в разрезе структурных элементов экологической сети Крымского полуострова на основании значений плотности видов, плотности эндемиков и редких видов, показателей индексов видового богатства представлено на рисунке 1.

Максимальные значения плотности видов высших сосудистых растений присущи Юго-западному приморскому экоцентру. Общий диапазон колебания величины составляет от 0,37 до 15. Это достаточно большой диапазон, говорящий о высокой степени дифференциации биологического разнообразия региональных экосистем. Высокие значения плотности видов

Таблица 1

Показатели разнообразия базовых местоположений в пределах операционно-территориальных единиц

№	Показатель	Формула для расчета	Состав формулы
1	Разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км ²)	N / S	N – число видов в пределах контура операционно-территориальной единицы. S – площадь каждого контура операционно-территориальной единицы
2	Общее разнообразие видов	S/N	
3	Индекс видового богатства Маргалефа	$D_{Mg} = \frac{S-1}{\ln N}$	
4	Индекс видового богатства Менхиника	$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$	
5	Разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км ²), занесенных в охранные списки	N / S	N – число редких видов в пределах контура операционно-территориальной единицы. S – площадь каждого контура операционно-территориальной единицы
6	Разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км ²), эндемичные виды	N / S	N – число эндемичных видов в пределах контура операционно-территориальной единицы. S – площадь каждого контура операционно-территориальной единицы

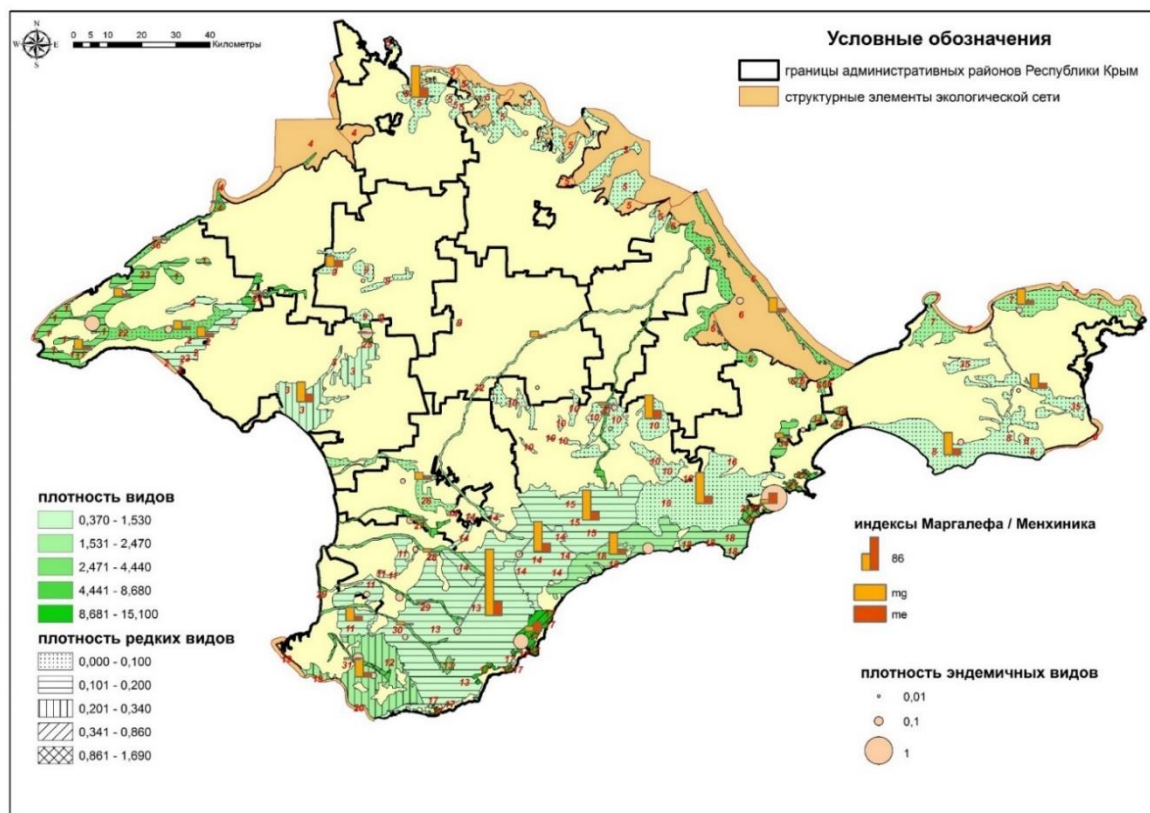


Рис. 1. Биологическое разнообразие элементов экологической сети Крымского полуострова

имеют структурные элементы Тарханкутского экоцентра, Карадагского экоцентра в диапазоне от 4,4 до 8,6 видов на 1 км². Близкие к ним значения имеют экокоридоры вдоль рек северо-западного макросклона – Бельбекский, Качинский, Альминский. Рассматриваемая величина здесь может достигать 7,1.

Преимущественная часть Горного Крыма в пределах Северного макросклона и Внутренней и Внешней гряды Крымских гор на территории Бахчисарайско-Ялтинского, Центрально-Крымского и Восточно-Крымского экоцентров имеет относительно небольшую величину показателя в пределах 1,5–1,7. Чуть большие значения имеет Западно-Крымский (Байдарский) горный экоцентр. Диапазон величины составляет 2,6 в среднем по структурным элементам.

Среди структурных элементов экосети Равнинного Крыма и Керченского полуострова выделяется Казантипско-Караларский экоцентр и Восточно-Сивашский экоцентр со значениями плотности видов в пределах 2,4–3,0 видов на 1 км². Остальные структурные элементы экологической сети в данном регионе имеют меньшие значения. Это касается Опускско-Чаудинского экоцентра, Центрально-Присивашского экоцентра, Первомайско-Донузласвского экоцентра, Сасыкского экоцентра и соответствующих экокоридоров. Здесь значения наиболее низкие при рассмотрении плотности видов. Величины колеблются в диапазоне 0,7–1,5. Отметим выделяющийся Центрально-Керченский экокоридор с несколько большими значениями.

Пространственные различия плотности эндемичных и редких видов менее ощутимы, как и диапазон колебания величины, что обусловлено, в целом, меньшим числом рассматриваемых показателей и видов, как таковых.

Величина колебания плотности редких видов по всем охраняемым спискам составляет 0,1–1,6 вида на км², а плотность эндемичных видов едва достигает 1. Максимальное значение показателей присуще для Карадагского экоцентра, далее идет Юго-Западный приморский экоцентр (плотность редких видов здесь чуть выше 1, а плотность эндемиков составляет около 1 на км²).

Юго-восточный приморский и Байдарский экоцентры имеют значения в диапазоне 0,2–0,3 по редким видам и 0,1 по эндемичным видам. Подобное распределение представлено в пределах Бельбекского, Качинского и Альминского экокоридоров, Тарханкутского экоцентра.

Остальные структурные элементы экосети по рассматриваемым показателям имеют низкие величины.

Далее рассмотрим наиболее интересные и значимые индексы богатства видов, специально разработанные для характеристики биологического разнообразия и его пространственного характера, призванные подчеркнуть данные различия.

Характер построения индексов таков, что их формулы позволяют несколько снизить зависимость значений от непосредственной площади структурных элементов и сгладить различия за счет неравномерности площадей операционно-территориальных единиц. Данная диспропорция присуща и элементам экологической сети Крыма. Так, максимальные площади имеют территории Бахчисарайско-Ялтинского, Центрально-Крымского и Восточно-Крымского экоцентров, по сути охватывающих практически весь Горный Крым.

Особенно четко это видно при расчете индекса Маргалефа (mg), для которого в пределах рассматриваемых территорий присущи максимальные значения. Далее пространственные различия индекса несколько снижаются и следующую позицию по величине индекса занимают, что вполне логично, экоцентры в пределах Южного макросклона Крымских гор. Далее следуют структурные элементы экосети Тарханкутского полуострова, где значения индекса Маргалефа (mg) примерно в 5 раз меньше. Остальные структурные элементы экосети имеют крайне низкие значения индекса, что обусловлено меньшими площадями и меньшим числом видов.

В целом структура индекса, на наш взгляд, не в полной мере отображает распределение величины биологического разнообразия на региональном уровне, акцентируя внимание на крупных структурных элементах.

По своим пространственным различиям своеобразное промежуточное значение имеет индекс Менхиника, занимающий промежуточное положение между простой плотностью видов и индексом Маргалефа, делая акцент на площадь операционно-территориальных единиц. На наш взгляд, данный индекс видового богатства является наиболее компромиссным в условия использования структурных элементов экосети Крыма для оценки биологического разнообразия.

Структура индекса такова, что он позволяет несколько снизить диспропорции при оценке биологического разнообразия между структурными элементами экологической сети Северного и Южного макросклонов Крымских гор. Максимальные значения индекса при этом присущи Западно-южнобережному экоцентру и Карадагскому экоцентру, а далее с небольшим разрывом от них следуют экоцентры Северного макросклона Крымских гор. Чуть меньшие значения имеет Байдарский экоцентр. Отметим высокие значения и в Центрально-Присивашском экоцентре. Расчет индекса показывает снижение величины биологического разнообразия в экокоридорах в долинах рек, что, в принципе, подтверждается и логическими заключениями.

Средние значения индекса богатства видов свойственны для Белогорского и Сасыкского экоцентров, а также остальных структурных элементов данного района. Подобные значения с небольшим уменьшением наблюдаются в Казантипско-Караларском экоцентре и Осовинской степи. Минимальные значения индекса Менхиника характерны для Тарханкутского полуострова.

Приведенные индексы свидетельствуют о том, что в зависимости от выбора подхода к оценке биологического разнообразия на региональном уровне за счет специфики формализованного выражения данных индексов, пространственные диспропорции биологического разнообразия могут быть оценены по-разному. И при разных индексах и показателях один и тот же структурный элемент экосети получает разную позицию при оценке, причем часто она может быть диаметрально противоположной.

На наш взгляд, наиболее объективным и простым для понимания является простая плотность видов, а для оценки соотношения площади и разнообразия видов приемлемым является индекс Менхиника. В общем, проведенный анализ позволяет выявить пространственные различия распределения величины биологического разнообразия на региональном уровне, пространственные различия при этом явные и четко выраженные, как в фактическом, так и пространственном характере. Анализ позволяет выявить регионы с максимальным и минимальным биологическим разнообразием, промежуточные позиции регионов.

Следующим этапом анализа разнообразия региональных экосистем по показателю типов местообитаний выступает рассмотрение разнообразия местообитаний (базовых местоположений) в пределах структурных элементов экологической сети. Соответствующая карта-схема приведена на рисунке 2. На рисунке 3 приведена общая карта-схема пространственной дифференциации базовых местоположений в разрезе структурных элементов экологической сети Крыма.

Представленные детализированные схемы позволяют выявить неоднородность структуры базовых геотопов и наглядно демонстрируют различия в данной структуре в каждом элементе экосети. Даже визуально выявляются доминирующие позиции базовых геотопов, а также идентифицируются различия каждого экоцентра и экокоридора. Кроме того, явно идентифицируется формирование базовых местоположений из элементарных местоположений (ячеек) с однородными значениями геотопологических параметров. Четко идентифицируется контур и площадь большинства базовых местоположений.

Общее число базовых местоположений в пределах структурных элементов экосети составляет 5440040 единиц элементарных местоположений (ячеек), 1048576 базовых местоположений, 235 уникальных типов базовых местоположений, средняя площадь базового местоположения составляет 1278 м² (0,12 га), средний периметр контура – 138 м, максимальный размер базового местоположения 701938 м² (70,1 га), минимальный – 900 м²

Пространственное распределение показателей биологического разнообразия
и типов местообитаний в разрезе структурных элементов экологической сети Крымского полуострова

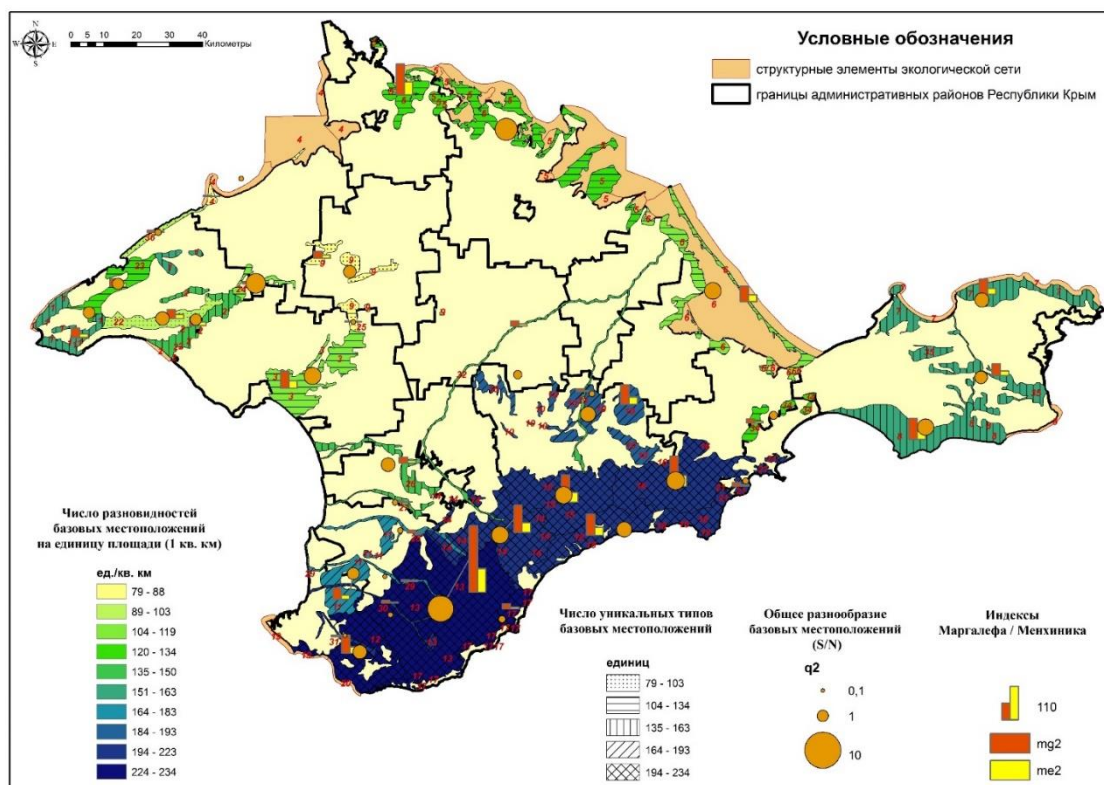


Рис. 2. Разнообразие базовых местоположений в пределах структурных элементов экологической сети

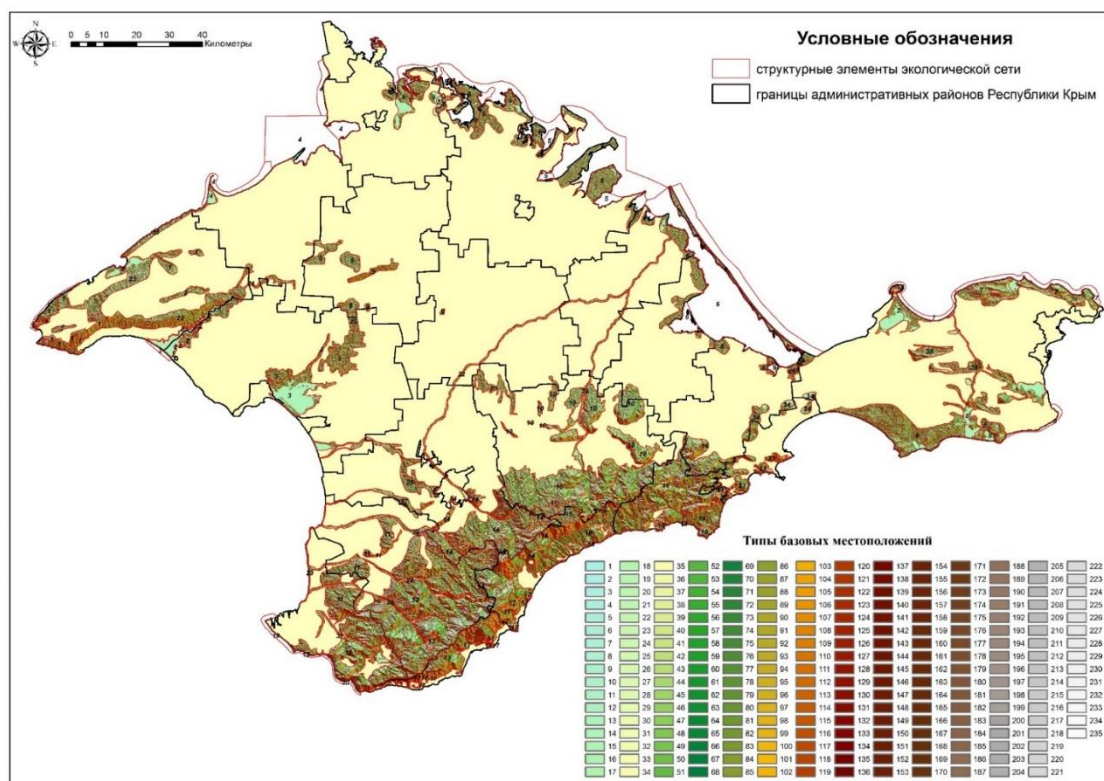


Рис. 3. Типы базовых местоположений в разрезе структурных элементов экологической сети

(0,09 га), преимущественное число местоположений имеет площадь в диапазоне 1200–1800 м² (0,12–1,8 га).

Преобладающее по площади местоположение имеет порядковый номер 14 (579760 элементарных местоположений) в соответствии с легендой карта-схемы базовых местоположений, далее следует номер 116 (193058 элементарных местоположений), 164 (185080 элементарных местоположений), 68 (160035 элементарных местоположений), 118 (149142 элементарных местоположений), 70 (132290 элементарных местоположений), 188 (124688 элементарных местоположений).

Всего в пределах элементов экологической сети представлены все 235 типов базовых местоположений. Наиболее редким является местоположение 19, представленное всего лишь 1 контуром, 18 – 2 контура, 17 – 20 контуров, 232 – 39 контуров.

Распределение базовых местоположений со средним числом элементарных местоположений и площадями достаточно разнообразно. Так, например, местоположение под номером 90 имеет 1125 контуров, номер 227 – 10453 контура, номер 29 – 33821 контур.

Отметим, что пространственные характеристики местоположений достаточно разнообразны и обусловлены особенностями рельефа территории конкретного структурного элемента экосети, они могут быть вытянуты вдоль склона, быть приурочены к склонам балок, вершин, иметь неправильную и правильную многоугольную форму.

Полученные слои показателей биологического разнообразия и разнообразия типов местообитаний (местоположений) в разрезе структурных элементов экологической сети позволяют выполнить оценку их пространственной взаимосвязи. Результаты расчетов отображены в таблице 2. Критерий Спирмена для каждой пары показателей и для каждого коэффициента принят на уровне 0,01.

Коэффициент линейной корреляции для пары «число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км²) / разнообразие видов на единицу площади (уточненная) (плотность видов на 1 км²)» показывает высокую пространственную взаимосвязь. Величина коэффициента в пределах 0,676 в условиях опыта поиска подобных зависимостей для территории Крыма уже само по себе достаточно велика.

Расчет линейной корреляции для специализированных индексов при паре «индекс видового богатства Маргалефа / индекс Маргалефа для базовых местоположений» показывает еще большее статистически значимое значение коэффициента в 0,792 единицы, что свидетельствует об углублении пространственной взаимосвязи при использовании углубленных подходов к определению величины разнообразия экосистем. Это подтверждает и расчет пары «индекс видового богатства Менхиника / индекс Менхиника для базовых местоположений», когда коэффициент корреляции имеет схожее высокое значение в 0,767 единиц.

Углубление данных показателей для краснокнижных и эндемичных видов не показало наличие высоких значений пространственной взаимосвязи, а в некоторых случаях и вообще ее отсутствие. Так, расчет коэффициента линейной корреляции для пары «число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км²) / разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км²), занесенных в охранные списки» имеет значение в 0,491 единицу, что говорит о наличии определенной связи при общей более сложной системе факторов формирования пространственного распределения рассматриваемых величин.

Расчет пары «число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км²) / разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км²), эндемичные виды» – показывает отсутствие пространственной взаимосвязи с коэффициентом корреляции на уровне 0,174.

Поиск корреляционных зависимостей линейным методом для смешанных пар показателей также дает высокие результаты при использовании величины общего разнообразия местоположений. Так для пар «общее разнообразие базовых местоположений (S/N) / индекс видового богатства Маргалефа» и «общее разнообразие базовых местоположений (S/N) / Индекс видового богатства Менхиника» величины коэффициента

линейной корреляции составили 0,731 и 0,750, что также составляет достаточно высокую величины. Кроме того, величины данных коэффициентов показывают, что индекс видового богатства Менхиника и индекс видового богатства Маргалефа практически идентичны с точки зрения оценки точности определения величины биологического разнообразия видов и оба могут быть равнозначно использованы в данном спектре исследований.

Таблица 2

Показатели пространственной взаимосвязи разнообразия местоположений и биологического разнообразия в разрезе структурных элементов экосети Республики Крым

№	Пары показателей	Коэффициенты пространственной взаимосвязи	
		Коэффициент линейной регрессии	Коэффициент ранговой корреляции
1	Число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км ²) / Разнообразие видов на единицу площади (уточненная) (плотность видов на 1 км ²)	0,676	0,827
2	Индекс видового богатства Маргалефа / Индекс Маргалефа для базовых местоположений	0,792	0,859
3	Индекс видового богатства Менхиника / Индекс Менхиника для базовых местоположений	0,767	0,813
4	Число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км ²) / Разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км ²), занесенных в охранные списки	0,491	0,532
5	Число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км ²) / Разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км ² , эндемичные виды	0,174	0,161
6	Общее разнообразие базовых местоположений (S/N) / Индекс видового богатства Маргалефа	0,731	0,808
7	Общее разнообразие базовых местоположений (S/N) / Индекс видового богатства Менхиника	0,750	0,784

Следующим шагом выступает определение величин рангового коэффициента корреляции для рассматриваемых пар. Ожидаемо здесь значения корреляции выше, так как по своей механике ранговый коэффициент корреляции призван подчеркнуть более контрастные пространственные связи.

Данный коэффициент в географии и ландшафтоведении часто используется для поиска неявных пространственных зависимостей, когда коэффициент линейной корреляции показывает отсутствие или незначительную пространственную взаимосвязь. Из опыта исследований величина ранговой корреляции на уровне 0,6–0,7 единиц – это уже большая величина и пространственная связь является статистически значимой и явной. В нашем случае величины существенно выше. Так, максимальное значение рангового коэффициента было получено при сравнении индекса Маргалефа, как меры разнообразия биоты и местообитания. Пара «индекс видового богатства Маргалефа / индекс Маргалефа для базовых местоположений» имеет величину параметрической связи в 0,859. Это максимальное и крайне высокое значение коэффициента. За весь опыт работы авторов с данным коэффициентом при поиске взаимосвязей пространственных параметров экосистем Крыма при изучении

ландшафтной, геофизической, климатической структур данная величина в подобном значении получена впервые.

Не меньшее значение имеет коэффициент ранговой корреляции при работе с базовыми индексами разнообразия. Пара «число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км^2) /разнообразие видов на единицу площади (уточненная) (плотность видов на 1 км^2)» имеет параметрическую взаимосвязь на уровне 0,827. Чуть меньшие, однако статистически значимые и также крайне высокие значения имеет и пространственная взаимосвязь биологического разнообразия и разнообразия местообитаний при использовании индекса Менхиника. Здесь коэффициент для пары «индекс видового богатства Менхиника / индекс Менхиника для базовых местоположений» составляет 0,813.

Как в случае и с линейной регрессией расчет показателя полихорической параметрической взаимосвязи при использовании коэффициента ранговой корреляции для видов, включенных в охранные списки, и эндемичных видов в пространственной взаимосвязи с местоположениями не показал значимых результатов. Так, значения для пар «число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км^2) / разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км^2), занесенных в охранные списки» и «число разновидностей базовых местоположений на единицу площади (1 км^2) / разнообразие на единицу площади (плотность видов на 1 км^2), эндемичные виды» составляют 0,532 и 0,161. В первом случае связь крайне слабая и зависимость имеется еще и от других факторов, во втором случае взаимосвязь фактически отсутствует.

Ранговый коэффициент в смешанных парах при использовании общего разнообразия базовых местоположений также показывает высокие статистические результаты, чуть выше, чем в случае линейной регрессии. Для пар «общее разнообразие базовых местоположений (S/N) / индекс видового богатства Маргалефа» и «общее разнообразие базовых местоположений (S/N) / индекс видового богатства Менхиника» величина ранговой корреляции составляет соответственно 0,808 и 0,784.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований получены картосхемы, иллюстрирующие пространственную дифференциацию биологического разнообразия и разнообразия типов местоположений (местообитаний) в пределах элементов экологической сети Крымского полуострова. Выполнен анализ пространственной дифференциации рассматриваемых показателей.

Поиск корреляционных зависимостей показал наличие тесной пространственной взаимосвязи между распределением величины биологического разнообразия и величины разнообразия базовых местоположений в пределах структурных элементов экологической сети. Взаимосвязь статистически значима, устойчива и подтверждает гипотезу исследований о взаимосвязи рассматриваемых показателей на региональном уровне. Причем величины показателей характеризуются высокими значениями, что позволяет сделать заключение о том, что разнообразие местоположений в преобладающей роли определяет разнообразие местообитания, что в свою очередь в условиях территории Крыма определяет разнообразие экотопических условий экосистем и, как следствие, определяет уровень биологического разнообразия на региональном пространственном уровне дифференциации экосистем.

Благодарности. Работа выполнена по теме государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Изучение пространственно-временной организации водных и сухопутных экосистем с целью развития системы оперативного мониторинга на основе данных дистанционного зондирования и ГИС-технологий», регистрационный номер АААА-А19-119061190081-9.

Список литературы

- Артов А., Боков В., Дулицкий А., Ена А., Паршинцев А., Рудык А. Состояние сохранения биоразнообразия в Крыму. 5 лет после Гурзуфа: 1997–2002. Аналитический доклад. – Симферополь, 2002. – 66 с.
- Бешенцев А. Н., Гармаев Е. Ж., Намжилова Л. Г., Будаева Д. Г. Геоинформационное обеспечение мониторинга биоразнообразия на ООПТ (объект всемирного наследия «Озеро Байкал») // Известия АО РГО. – 2017. – № 2 (45). – С. 91–100.
- Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. Вопросы развития Крыма. Научно-практический и дискуссионно-аналитический сборник. Вып. 11. – Симферополь: Сонат, 1999. – 180 с.
- Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения: Материалы, представленные на международный рабочий семинар (ноябрь, 1997 г.; Гурзуф) / [Под ред. В. В. Корженевского, В. А. Бокова, А. И. Дулицкого]. – К., 1997. – 131 с.
- Боков В. А., Карпенко С. А., Лычак А. И. и др. Региональная программа формирования национальной экологической сети в Автономной Республике Крым на период до 2015 года. – Симферополь: ДиАйПи, 2005. – 72 с.
- Вопросы развития Крыма. Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. Выпуск 13. Материалы к Красной книге Крыма. – Симферополь: Таврия-Плюс, 1999. – 164 с.
- Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму. Результаты программы «Оценка необходимости сохранения биоразнообразия в Крыму, осуществленной при взаимодействии Программы поддержки биоразнообразия BSP». – Вашингтон, 1999. – 257 с.
- Горбунов Р. В., Смирнов В. О., Горбунова Т. Ю. Оценка разнообразия типов местообитаний (базовых местоположений) ландшафтов Крымского полуострова // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2019. – № 2 (10). – С. 53–66.
- Казанджян И. М., Аристархова Е. А., Королева Е. Г. Картографирование охраняемого биоразнообразия Крымского полуострова с использованием ГИС-технологий // Научные исследования на заповедных территориях: Всероссийская научная конференция, посвященная 160-летию со дня рождения основателя Карадагской научной станции, доктора медицины, приват-доцента Московского университета Терентия Ивановича Вяземского, а также Году особо охраняемых природных территорий и Году экологии в России (Курортное, 09–14 октября 2017). – Симферополь, 2017. – С. 24.
- Королева Е. Г., Каширина Е. С., Голубева Е. И. Биогеографические подходы в изучении биологического и ландшафтного разнообразия Крыма // Ландшафтная география в XXI веке: Международная научная конференция «Третий ландшафтно-экологические чтения, посвященные 100-летию со дня рождения Г. Е. Гришанкова» (Симферополь, 11–14 сентября 2018). – Симферополь, 2018. – С. 283–285.
- Королева Е. Г., Каширина Е. С., Казанджян И. М. Картографический анализ охраняемых растений и животных республики Крым // Экосистемы. – 2019. – № 17. – С. 3–14.
- Лебедева Н. В., Кривошук Д. А., Пузаченко Ю. Г., Дьяконов К. Н., Алещенко Г. М., Смуров А. В., Максимов В. Н., Тикунов В. С., Огурева Г. Н., Котова Т. В. География и мониторинг биоразнообразия. – М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. – 432 с.
- Международная научно-практическая конференция «Заповедники Крыма: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление». – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://zapovednikcrimea.cfuv.ru/arxiv.html>. Дата обращения: 12.08. 2019.
- На пути к национальному парку в Крыму / [Под ред. В. А. Бокова, В. Г. Ены, А. Н. Рудыка]. – Симферополь: Таврия Плюс, 2000. – 80 с.
- Огурева Г. Н., Котова Т. В. Картографирование биоразнообразия // География и мониторинг биоразнообразия. – М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. – Раздел IV. – С. 371–410.
- Перспективы создания единой природоохранной сети Крыма. – Симферополь: Крымчупедгиз, 2002. – 192 с.
- Попов М. А., Кукуль Н. Н., Станкевич С. А., Козлова А. О., Шелестов А. Ю., Корбаков М. Б., Кравченко А. М. Картирование биоразнообразия причерноморского региона Украины с использованием дистанционных данных, реализованное в форме автоматически обновляемого Web-сервиса // Ученые записки Таврического национального университета имени В. И. Вернадского. Серия: география. – 2008. – Т. 21 (60). – С. 120–126;
- Природа Восточного Крыма. Оценка биоразнообразия и разработка проекта локальной экологической сети / [Отв. ред., д.б.н. С.П. Иванов]. – К., 2013. – 272 с.
- Разработка схемы региональной экологической сети Автономной Республики Крым. – Симферополь: Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, 2008. – 321 с.
- Розенберг Г. Н., Саксонов Р. С., Кузнецова Р. С., Сенатор С. А. Космический мониторинг в ландшафтно-экологических исследованиях // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Том 14, № 1. – С. 9–14.
- Соколов А. С. Картографический анализ региональных особенностей ландшафтного разнообразия Белоруссии // Псковский региональный журнал «Природа и экология». – 2016. – № 4 (28). – С. 59–70.
- Черненко Т. В., Пузаченко М. Ю., Морозова О. В., Огурева Г. Н., Королева Е. Е., Кадетов Н. Г. Подходы к оценке пространственной вариативности Восточноевропейских бореальных лесов на основе наземных и дистанционных данных // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Том 14, № 1. – С. 1652–1655.

- Baltensperger A. P., Huettmann F. Predictive spatial niche and biodiversity hotspot models for small mammal communities in Alaska: applying machine-learning to conservation planning // *Landscape Ecology*. – 2015. – Vol. 30, Iss. 4. – P. 681–697.
- Cardillo M., Macdonald D. W., Rushton S. P. Predicting mammal species richness and distributions: testing the effectiveness of satellite-derived land cover data // *Landscape Ecology*. – 1999. – Vol. 14, Iss. 5. – P. 423–435.
- Carlson K. M., Asner G. P., Hughes R. F. et al. Hyperspectral Remote Sensing of Canopy Biodiversity in Hawaiian Lowland Rainforests // *Ecosystems*. – 2007. – Vol. 10, Iss. 4. – P. 536–549.
- Ferrier S., Jetz W., Scharlemann J. Biodiversity Modelling as Part of an Observation System // *The GEO Handbook on Biodiversity Observation Networks*. – 2017. – P. 239–257.
- Fook K. D., Monteiro A. M. V., Camara G. Web Service for Cooperation in Biodiversity Modeling // *Advances in Geoinformatics*. – 2007. – P. 203–216.
- Guo X., Coops N. C., Tompalsk P., Nielsen S. E., Bater C. W., Stadt J. J.. Regional mapping of vegetation structure for biodiversity monitoring using airborne lidar data // *Ecological informatics*. – 2017. – Vol. 38. – P. 50–61.
- Luis Hernandez-Stefanoni J., Ponce-Hernandez R. Mapping the spatial distribution of plant diversity indices in a tropical forest using multi-spectral satellite image classification and field measurements // *Biodiversity and Conservation*. – 2004. – Vol. 13, Iss. 14. – P. 2599–2621.
- Nagendra H., Rocchini D. High resolution satellite imagery for tropical biodiversity studies: the devil is in the detail // *Biodiversity and Conservation*. – 2008. – P. 3431–3442.
- Ojea E., Nunes P. A., Loureiro M. L. Mapping Biodiversity Indicators and Assessing Biodiversity Values in Global Forests // *Environmental and Resource Economics*. – 2010. – Vol. 47, Iss. 329. – P. 329–347.
- Peterson A., Herkül, K. Mapping benthic biodiversity using georeferenced environmental data and predictive modeling // *Marine Biodiversity*. – 2019. – Vol. 49, Iss. 1 – P. 131–146.
- Prasad N., Semwal M., Roy P. S. Remote Sensing and GIS for Biodiversity Conservation // *Recent Advances in Lichenology*. – 2014. – P. 151–179.

Gorbunov R. V., Smirnov V. O., Snegur A. V., Gorbunova T. Yu. Priymak A. S., Drygval A. V. Spatial Distribution of Indicators of Biological Diversity and Types of Habitats by Structural Elements of the Ecological Network of the Crimean Peninsula // *Ekosistemy*. 2019. Iss. 20. P. 163–174.

For the territory of the Crimean Peninsula at the regional level (operational-territorial units are elements of the ecological network) the regularities of spatial differentiation of biological diversity and locations (habitats, which spatial characteristics are due to the territory geomorphometry peculiarities of a particular structural element of the ecological network) types are revealed, their map models are obtained. The spatial differentiation parameters analysis of a locations diversity and biological diversity interrelation in a section of the Crimean Peninsula ecological network structural elements is executed. Using two categories of spatial interrelation coefficients (linear regression coefficient and Spearman rank correlation coefficient), the close and stable spatial relationship between the distribution of the biological diversity's value and the diversity's value of base locations within the structural elements of the ecological network is revealed. It confirms the hypothesis that the diversity of locations determines the diversity of habitats in the dominant role. In turn it determines the diversity of ecotopic conditions of ecosystems in the Crimean Peninsula territory and, consequently, determines the level of biological diversity in the regional spatial level of ecosystem differentiation.

Key words: biological diversity, habitat types, base locations, ecological network, the Crimean Peninsula.

Поступила в редакцию 02.10.19

УДК 502/504(470.56)

К вопросу о функциональной устойчивости природно-территориального комплекса в зонах с исторически сложившимся целинным земледелием

Гривко Е. В., Дулова К. А.

*Оренбургский государственный университет
Оренбург, Россия
grivko-ev@mail.ru, kseniyadulova_eco@bk.ru*

Произведена оценка устойчивости природного потенциала районов по таким параметрам как экологический фонд ($P_{эф}$), коэффициент естественной защищенности ($K_{ез}$). Систематизирован перечень 100 редких видов флоры и фауны по местообитаниям на исследуемой территории Соль-Илецкого городского округа, являющегося типичным участком степной зоны с характерным климатом и структурой производства. Составлен каталог этих видов. Проведена оценка привлекательности природных памятников как элементов устойчивости территории по пяти признакам (живописность, уникальность, познавательная ценность, доступность, сохранность) на основании расчетной методике. На основании полученных данных разработана перспективная схема экологического каркаса территории, включающая эти природные памятники с очагами биоразнообразия редкой флоры и фауны. Произведено ранжирование и долевая оценка всех элементов каркаса по степени преобразованности с целью определения оптимального соотношения измененных и близких к естественным экосистемам всей исследуемой территории, создающих экологический баланс всего природно-территориального комплекса типичных участков степных зон с характерной структурой земледелия и промышленного производства.

Ключевые слова: природно-ресурсный потенциал, экологический каркас территории, природные памятники, очаги биоразнообразия, ценные биологические объекты, экологический баланс, устойчивость природно-территориального комплекса.

ВВЕДЕНИЕ

Экологически не обоснованная распашка земель, чрезмерная нагрузка на пастбища, а также техногенные последствия горнодобывающей промышленности в условиях холмисто-равнинного рельефа, малоснежной зимы, засушливого лета приводит к деградации естественной растительности и разрушению почвенного слоя, то есть снижению адаптационных свойств естественных экосистем.

В связи с этим актуально научное обоснование тезиса, что одновременно с эрозией биоразнообразия природно-территориальные комплексы в зонах с исторически развитым земледелием утрачивается потенциал адаптивности экосистем. Поэтому поддержание биоразнообразия любой территории тесно связан с решением экологических проблем, в первую очередь таких, как поддержание экологического баланса между природными и трансформированными системами на основе разработки природоохранных мероприятий.

Важным критерием такого сбалансированного и устойчивого состояния любой территории является ландшафтно-экологическое равновесие. Данное понятие, по мнению многих авторов, можно определить, как сохранение природных или природно-антропогенных геоэкосистем в устойчивом состоянии в течение достаточно длительного времени (Гривко и др., 2016).

Новая стратегия природопользования в степях должна, с одной стороны, затормозить экологический кризис степной зоны, стабилизировать ситуацию, устранив недостатки предыдущих систем природопользования, а с другой стороны, может быть эффективным способом реализации принципа природоохранного природопользования.

В качестве такого природоохранного мероприятия, которое может лечь в основу государственной программы, разработан подход, называемый «экологическим каркасом». Он представляет собой попытку интеграции различных способов, направленных на

экологическую оптимизацию природно-территориального комплекса (ПТК), в том числе и степного ландшафта.

Экологический каркас территории (в научно-принятой трактовке) – это совокупность ее экосистем с индивидуальным режимом природопользования для каждого участка, образующих пространственно-организованную инфраструктуру, которая поддерживает экологическую стабильность территории, предотвращая потерю биоразнообразия и деградацию ландшафта. Реализация таких схем, включающих такие элементы устойчивости как природные памятники, пастбища, сенокосы, все виды лесного и водного хозяйства, позволяет осуществлять природопользование с регламентированным и щадящим режимом. К их числу относится организация новых и сохранение имеющихся памятников природы как узловых элементов различного значения, содержащие на своей территории биологически ценные объекты. Наличие этих элементов в природно-территориальном комплексе в свою очередь повышает экологическую стабильность, как окружающей местности, так и всей территории региона.

В Оренбургской области как типично степного региона на долю земель сельскохозяйственного назначения приходится от 82,5 % до 90 %, что выступает негативным фактором, нарушающим функциональную устойчивость экосистем всей территории. В Соль-Илецком-городском округе этот процент достигает 86,63 %, а большая доля земель сельскохозяйственного назначения приходится на бахчевые культуры (Государственный доклад..., 2018). В связи с такой структурой производства на данной территории баланс между измененными и естественными ландшафтами нарушен (Гривко и др., 2009).

Цель работы – экологическое обоснование структуры экологического каркаса как критерия устойчивости природно-территориального комплекса участка степной зоны с исторически сложившимся целинным земледелием, горнодобывающей отраслью и развивающимся санаторно-курортным кластером на примере Соль-Илецкого городского округа Оренбургской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для достижения поставленной цели были реализованы следующие задачи. Проанализированы данные инвестиционного паспорта исследуемой территории.

Произведена оценка устойчивости природного потенциала районов по таким параметрам как экологический фонд (P_{cf}), коэффициент естественной защищенности (K_{ez}) (Кочуров, 2013; Гривко, 2016).

Суммарную площадь земель со средо- и ресурсостабилизирующими функциями (P_{cf}) вычисляли по формуле 1:

$$P_{cf} = P_1 + 0,8P_2 + 0,6P_3 + 0,4P_4, (1)$$

где P_1 – площадь земель с минимальной степенью нагрузки, га;

P_2 – площади земель с условной оценкой степени антропогенной нагрузки в 2 балла, га;

P_3 – площади земель с условной оценкой степени антропогенной нагрузки в 3 балла, га;

P_4 – площади земель с условной оценкой степени антропогенной нагрузки в 4 балла, га.

Коэффициент естественной защищенности территории (K_{ez}) определялся по формуле 2:

$$K_{ez} = \frac{P_{cf}}{P_o} (2)$$

Оценку устойчивости ландшафта по коэффициенту естественной защищенности производили по следующей шкале, приведенной в таблице 1.

Проанализированы данные Красной книги Оренбургской области различных годов изданий с целью выявления динамики изменения численности краснокнижной флоры и фауны, встречающейся на участках природных памятников областного значения, как критерия устойчивости всего природно-территориального комплекса исследуемой степной зоны (Красная книга..., 1998; О Красной книге..., 2018). Произведена систематизация по местообитаниям 100 редких видов флоры и фауны территории Соль-Илецкого городского округа, являющегося типичным участком степной зоны с характерным климатом и структурой производства. Соотнесены данные по местам обитания данных видов с природными памятниками областного значения исследуемой территории (О памятниках природы..., 2019). По результатам этого этапа работы составлен каталог данных представителей краснокнижной флоры и фауны.

Таблица 1

Ранжирование ландшафта по устойчивости территориального комплекса

Значение коэффициента естественной защищенности ландшафта (K_{ez})	Степень стабильности ландшафтов
$\leq 0,33$	Нестабильный
0,34 – 0,5	Малоустойчивый
0,51 – 0,65	Среднеустойчивый
более 0,66	Устойчивый

Проведена оценка привлекательности природных памятников как элементов устойчивости территории Соль-Илецкого городского округа по пяти признакам (живописность, уникальность, познавательная ценность, доступность, сохранность) на основании расчетной методики (Мирошниченко и др., 2008). В таблице 2 представлена критериальная шкала, по которой осуществлялась оценка состояния памятников природы областного значения.

Таблица 2

Шкала оценки рекреационной привлекательности памятников природы

Оцениваемый признак	Объективная оценка значимости признака, баллы	Субъективная оценка значимости признака (вербальная и в баллах)		
		«отлично», 5 баллов	«хорошо», 3 балла	«удовлетворительно», 1 балл
Живописность	5	Ярок, вызывает восторг и восхищение	Достаточно живописен, создает хорошее настроение	Безлик, нейтрален, оставляет равнодушным
Уникальность (экзотичность)	4	В рамках региона	В рамках субрегиона	В рамках административного района
Познавательная ценность	3	Очевидна и не требует пояснений	Требуются краткие пояснения	Требуются полные пояснения
Сохранность	2	Сохранился полностью	Частично разрушен (1–10 %)	Сильно разрушен (11–20 %)
Доступность	1	До 0,5 км	0,5–1,5 км	Более 1,5 км

На основании полученных данных разработана перспективная схема экологического каркаса территории с исторически сложившимся пахотным земледелием, бахчеводством и приоритетной горнодобывающей отраслью производства.

Произведено ранжирование и долевая оценка всех элементов каркаса по степени преобразованности с целью определения ландшафтно-экологического равновесия всей исследуемой территории (О памятниках природы..., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Соль-Илецкий городской округ включает в себя 58 населенных пунктов. Площадь территории равна 5,2 тыс. км². В структуре производства приоритетное направление – это сельское хозяйство (растениеводство и животноводство). Крупных хозяйств – 52 единицы, а мелких – 8553. Горнодобывающая отрасль занимается разработкой каменной соли, местными строительными материалами (керамзит, кирпич, цемент) и каменного угля. Также на территории Соль-Илецкого городского округа расположен курорт местного значения «Соленые озера», славящийся лечебными грязями и целебными свойствами вод соленых озер природного происхождения.

Местность Соль-Илецкого городского округа Оренбургской области представляет собой, на большей южной части, плоско-волнистую песчаную равнину (абсолютной высотой 85–125 м н. у. м.), прорезанную меридионально текущими реками, принадлежащими к бассейну Каспийского моря и речной системе реки Урал, и его крупному притоку реке Илек. Среди них наиболее значительными для самовосстанавливающих функций природно-территориального комплекса (ПТК) можно назвать реки бассейна Илек: Мечетка, Елшанка, Ветлянка, Донгуз, Бердянка и других. Основным элементом рельефа являются сырты, образующие несколько массивов, разделенных правобережными долинами притоков рек и оврагов.

Для северной территории муниципального образования характерна крупнохолмистая местность с абсолютной высотой 130–315 м, которую прорезают реки, с весьма разветвленной овражно-балочной и яровой системой. Глубина вреза оврагов и балок до 10–15 м, редко 20–25 м, в основном в северной части территорий.

Рассматриваемая территория расположена в умеренно-континентальном климатическом поясе, который ярко выражен из-за невозможности воздействия на него смягчающих морских воздушных масс. Район характеризуется теплым летом и холодной зимой с устойчивым снежным покровом, относительно малым количеством осадков, а также высокими годовыми амплитудами температур. Эти особенности объясняются быстрым и сильным нагреванием земной поверхности и приземных слоев воздуха днем и летом, соответственно их охлаждением ночью и зимой.

Из-за сравнительно малого количества выпадающих осадков и низкой относительной влажности воздуха наблюдается дефицит влаги в теплый период года. Характер выпадения осадков также влияет на данный показатель, особенно если учесть, что для исследуемого района особенен их ливневый характер и быстрый сток. Ввиду этого выпавшие осадки не успевают впитаться в почву, а просто ударяются о ее поверхность с большой скоростью и не задерживаются на ней, чему в свою очередь способствует расчлененный рельеф и высокие температуры воздуха.

В таблице 3 представлены основные климатические характеристики исследуемой территории.

Поверхность восточной половины территории характеризуется общим уклоном с востока на запад. Самая высокая точка с отметкой 340 м расположена в левобережье реки Илек. Гора Базарбай имеет отметку 331 м и находится в северной половине на Урало-Илекском водоразделе. Самая низкая точка 53 м – в устье реки Илек. Преимущественно преобладают высоты 100–200 м.

Таки образом климатические и орографические условия выступают предпосылкой обитания на исследуемой территории богатого ареала биоразнообразия. Флора и фауна

исследуемой территории является важным элементом природного потенциала Соль-Илецкого городского округа.

Экологическую устойчивость района обеспечивают земли, экстенсивно эксплуатируемые и неэксплуатируемые, то есть земли с низким уровнем антропогенного воздействия. К таким элементам природно-территориального комплекса относятся земли лесного фонда, площадь которого равна 11618 га, что составляет лишь 2,23 % от общей площади округа. Рассчитанные нами по пространственным параметрам показатели устойчивости составляют соответственно: экологический фонд $P_{cf}=2359,134 \text{ км}^2$, а коэффициент естественной защищенности $K_{ez}=0,45$, что можно характеризовать как малоустойчивый ландшафт.

Таблица 3

Основные климатические показатели Соль-Илецкого городского округа

Показатель	Значение
Средняя температура июля	+22 °С
Средняя температура января	-15 °С
Средняя годовая температура	+15 °С
Амплитуда средних температур	36–37 °С
Количество атмосферных осадков	300 мм
Средняя высота снежного покрова	25–30 см
Глубина промерзания почвы зимой	>140 см
Коэффициент увлажнения	0,4

Тем не менее, наличие разнообразных природных ресурсов является одним из главных конкурентных преимуществ территории, важнейшим фактором, обеспечивающим его устойчивое экономическое развитие и создающим базу для разработки и реализации разнообразных инвестиционных проектов по развитию новых секторов экономики.

Поскольку биоразнообразие в пределах любого региона распределено неравномерно, то для описания участков, в пределах которых биоразнообразие превышает некий средний для вмещающей территории уровень, используется понятие «очаг биоразнообразия». Нами были проанализированы несколько изданий Красной книги Оренбургской области.

Основными критериями внесения в региональную Красную книгу являются включение вида в вышестоящую Красную книгу (МСОП, РФ), наличие научно обоснованных сведений, указывающих на резкое снижение численности вида за время, прошедшее с момента опубликования первого издания Красной книги Оренбургской области, до критического уровня, в том числе за счет непосредственной эксплуатации (сбор дикоросов), либо под воздействием иной хозяйственной деятельности (распашка). Исходя из этого, наиболее эффективной следует признать охрану редких видов растений Оренбургской области, осуществляемую путем организации особо охраняемых природных территорий.

Тенденция увеличения числа видов, внесенных в Красную книгу, сохраняется и в животном мире. Однако составители нового издания Красной книги отмечают, что это ни в коем случае не следует считать следствием их вымирания и исчезновения. Большой вклад в расширение списков внесло значительное повышение степени изученности животного и растительного мира Оренбуржья, в том числе и в результате реализации областных природоохранных целевых программ.

В первом издании Красной книги Оренбуржья нет сведений об обитании на исследуемой территории млекопитающих. В итоге, по состоянию на 1996 году в Соль-Илецком городском округе было выявлено 50 видов краснокнижной флоры и фауны. В настоящее время это число увеличилось до 110 видов, то есть в 2,2 раза (Кочуров и др., 2013).

Результаты сравнительной характеристики краснокнижных животных, занесенных в Красную книгу различных годов изданий, представлены в таблице 4.

Таблица 4

Общая численность видового разнообразия флоры и фауны и видов, требующих охраны на территории Соль-Илецкого городского округа

Группы	Количество видов в районе	Виды, занесенные в Красную книгу Оренбургской области (1996 г.)	Виды, занесенные в Красную книгу Оренбургской области (2014 г.)
Высшие растения	2000	12	44
Лишайники	60	-	-
Мохообразные	97	-	-
Папоротники	21	-	2
Грибы	280	-	1
Паукообразные	10	-	1
Насекомые	103	5	14
Птицы	110	31	43
Млекопитающие	47	-	1
Рептилии	8	2	2
Рыбы	32	1	2

На территории Соль-Илецкого городского округа произведенный нами учёт краснокнижной флоры и фауны в соответствии с их местоположением и местообитанием позволил выявить следующую особенность, представленную в таблице 5.

Большая часть очагов биоразнообразия в пределах рассматриваемого муниципального образования относится к двум типам:

1) долина водотока с примыкающим крутым водораздельным склоном и частью водораздела;

2) участки со сложным рельефом, горные хребты с выраженной высотной поясностью.

Расположение памятников природы областного значения исследуемой территории соответствует большинству мест видового богатства Соль-Илецкого городского округа, в том числе и редких видов. Например, окрестностям поселка Троицк соответствует местоположение памятника природы областного значения «Троицкие меловые горы».

Таблица 5

Местоположение очагов биоразнообразия Соль-Илецкого городского округа

Местоположение	Количество зарегистрированных краснокнижных видов			
	Насекомые	Птицы	Растения	Рептилии
Окрестности поселка Троицк	3	5	33	-
Балка Шыбынды	8	21	-	1
Окрестности села Новоилецк	6	21	-	-

Практическая значимость природных памятников, включающих биологически ценные объекты, заключается в следующем:

- поддержание популяций редких видов в дикой природе для сохранения биологического разнообразия;

- восстановление ослабленных популяций методов вегетативного или семенного размножения;

- наличие семенного банка данных местной флоры для интродукции и репатриации;

- пропаганда природоохранных мероприятий и экологического образования, воспитание и просвещение населения путём создания цветной печатной продукции в виде буклетов, календарей, выставок.

Следующим этапом нашей работы была определение ценности природных памятников как узловых элементов перспективного экологического каркаса на территории Соль-Илецкого городского округа (Мирошниченко и др., 2008).

Результаты расчетов приведены в таблице 6, которая представляет собой перечень биотически ценных объектов.

Таблица 6

Памятники природы областного значения Соль-Илецкого городского округа

Название	Описание (ценность), в баллах	Площадь, га	Местоположение	Профиль
1	2	3	4	5
Букобайские яры	Живописность – 25 Уникальность – 12 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 1	135,8	В 3,6 км на восток от с. Михайловка	Геолого-геоморфологический
Верхне-Чибендинские меловые горы	Живописность – 25 Уникальность – 20 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 1	163,0	В 5 км к юго-западу от с. Троицкого (В 10 км на запад-юго-запад от с. Троицкое)	Ландшафтно-геоморфологический, ботанический
Верхнемечетский разрез	Живописность – 15 Уникальность – 12 Познавательность – 9 Сохранность – 10 Доступность – 3	2,0	Северо-западная окраина с. Дивнополье	Геологический
Ветлянские яры	Живописность – 15 Уникальность – 20 Познавательность – 9 Сохранность – 10 Доступность – 1	170,0	Верховья р. Ветлянка. В 13 км на восток-юго-восток от ст. Боевая Гора	Ландшафтно-геологический
Галечный овраг	Живописность – 15 Уникальность – 12 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 1	10,0	В 3,5 км на северо-запад от с. Саратовка	Геологический
Гора Алеутас	Живописность – 25 Уникальность – 12 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 1	0,5	В 10,5 км на юго-восток от с. Перовка	Ландшафтно-геологический
Гора Боевая	Живописность – 25 Уникальность – 20 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 3	50,0	В 700 м от ж/д ст. Боевая Гора	Ландшафтный и геолого-геоморфологический
Гора Змеиная (Ханская гора, Могила хана)	Живописность – 25 Уникальность – 12 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 3	33,2	В 1,5 км на юго-юго-восток от с. Михайловка	Геологический

Таблица 6
Продолжение

1	2	3	4	5
Перовские яры	Живописность – 25 Уникальность – 20 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 3	2,0	Правый берег р. Донгуз. Северная окраина с. Перовка	Геолого-палеонтологический
Соколиные колки	Живописность – 15 Уникальность – 12 Познавательность – 15 Сохранность – 6 Доступность – 1	17,2	В 9,5 км на юго-восток от с. Перовка	Ландшафтно-ботанический
Степной участок Никольский	Живописность – 25 Уникальность – 12 Познавательность – 15 Сохранность – 10 Доступность – 1	190,0	В 10 км на запад-юго-запад от пос. Дружба	Ландшафтный
Троицкие меловые горы	Живописность – 25 Уникальность – 12 Познавательность – 9 Сохранность – 6 Доступность – 1	150,0	В 5 км на юго-запад от с. Троицкое	Геологический, ботанический
Урочище Возрождение	Живописность – 15 Уникальность – 4 Познавательность – 15 Сохранность – 6 Доступность – 1	52,0	В 1 км на восток от с. Возрождение. Соль-Илецкий лесхоз, Соль-Илецкое лес-во, кв. 14	Ландшафтно-ботанический
Урочище Прохладное	Живописность – 15 Уникальность – 4 Познавательность – 15 Сохранность – 6 Доступность – 1	87,5	Верховья р. Куралы. В 12,5 км на юго-восток от с. Перовка	Ландшафтный
Черноольшанник у с. Изобильное	Живописность – 15 Уникальность – 4 Познавательность – 15 Сохранность – 6 Доступность – 1	36,0	В 3,5 км на восток от с. Изобильного, Изобильненское лес-во	Ландшафтно-ботанический
ИТОГО		1099,2		

В соответствии с (О памятниках природы..., 2019) на территории Соль-Илецкого городского округа зарегистрировано 15 памятников природы областного значения занимают всего лишь 0,23 %. Но рассчитанный нами средний балл привлекательности составляет 52,3, что характеризует оцениваемые памятники природы по предлагаемой выше шкале как наиболее привлекательные. А наличие на их территории краснокнижной флоры и фауны при правильной организации природно-территориального комплекса может выступать как критерий его устойчивости.

Для создания баланса между преобразованными и частично сохранными природными комплексами Соль-Илецкого городского округа нами была разработана перспективная схема экологического каркаса территории.

Предлагаемая концептуальная схема формирования природно-экологического каркаса опирается на существующую и перспективную репрезентативную сеть ООПТ как территориальную основу для проведения ландшафтно-экологических исследований и мониторинга устойчивости экосистем.

Разработанная схема экологического каркаса с ключевыми элементами устойчивости представлена в таблице 7.

Таблица 7

Объекты перспективного экологического каркаса Соль-Илецкого района

Основные элементы экологического каркаса	Объекты	Площадь, га	Доля	Основные функции
Узлы	Проектируемый «Троицкий» заказник, Урочище Шубарагаш, зеленое кольцо вокруг Соль-Илецка	45640	8,8	Территории, выполняющие средообразующие функции, непосредственно обеспечивающие поддержание экологического баланса, биоразнообразия
Транспортные коридоры	Русловые комплексы и долины рек, озелененные коридоры вдоль дорог, защитные лесопосадки	31200	6	Основные магистрали вещественно-энергетического обмена между узлами
Локальные (местные) элементы	Памятники природы, Цвиллинский государственный охотничий заказник областного значения	10799,2	2,1	Охрана отдельных уникальных объектов, выполнение ресурсосберегающих, социальных, эстетических функций
Буферные зоны	Лечебно-оздоровительная местность и курорт «Соленые озера», водоохранные зоны, охранные зоны ООПТ	1662	0,3	Предотвращение или минимизация внешних антропогенных воздействий, благоустройство территории
Территории восстановления природы	Донгузская степь, рекультивируемые карьеры, отвалы, восстановленные ландшафты, облесенные вырубки	18000	3,5	Оптимизация, реабилитация, восстановление геосистем
Остальные объекты каркаса	Промышленная индустрия, благоустроенная городская инфраструктура, транспортные системы, пахотные земли	412360	79,4	Удовлетворение основных потребностей населения
Общая площадь района		520000	100	

В настоящее время фактические элементы каркаса занимают менее 1 % Соль-Илецкого городского округа (1099,2 га). А суммарная площадь всех элементов перспективной схемы составит 107601,2 га, что равно 20,7 % от всей площади исследуемого природно-территориального комплекса.

Таким образом, для оптимизации природно-территориального комплекса Соль-Илецкого городского округа необходимо проектирование и построение экологического каркаса территории, который будет способствовать восстановлению баланса между природной и антропогенной составляющей.

Спроектированный каркас включает в себя как пять функционирующих ядер: одно – на северо-западе округа, два – на юге, четвертый – в центре, а пятый – на юго-востоке; так и перспективные элементы, охватывающие территории природных памятников с 1 по 4, 7, с 9 по 11 и 13.

Разработанная схема экологического каркаса исследуемой территории, представленная на рисунке 1.

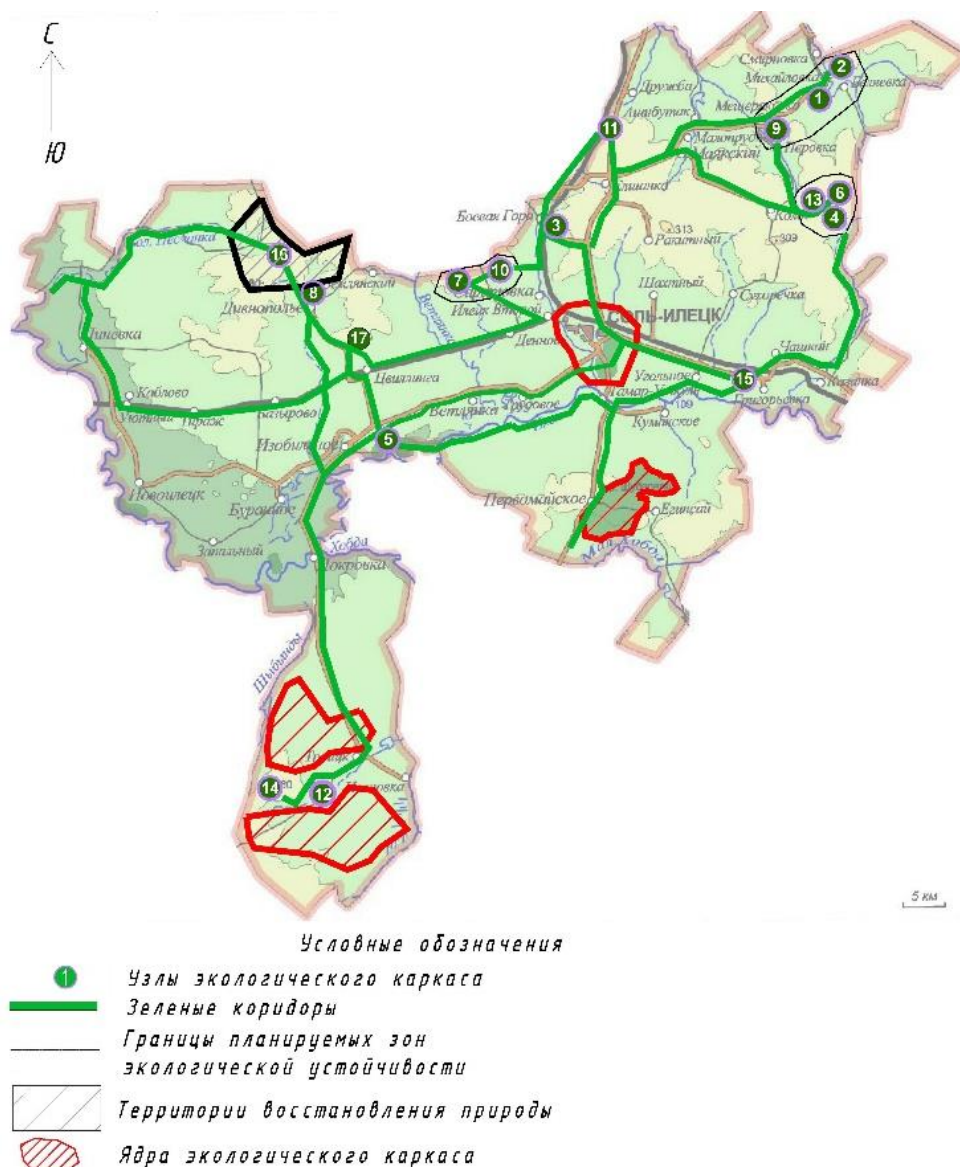


Рис. 1. Проектируемый экологический каркас территории Соль-Илецкого городского округа
1 – Гора Змеиная, 2 – Букобайские яры, 3 – Гора Боевая, 4 – Урочище Прохладное, 5 – Черноольшаник у с. Изобильное, 6 – Гора Алеутас, 7 – Ветлинские яры, 8 – Верхнемечетский разрез, 9 – Перовские яры, 10 – Галечный овраг, 11 – Степной участок Никольский, 12 – Троицкие меловые горы, 13 – Соколиные колки, 14 – Верхне-Чибендинские меловые горы, 15 – Урочище Возрождение, 16 – Донгузская степь, 17 – Цвиллингский сурчинный охотничий заказник.

Поскольку суммарная площадь всех элементов предлагаемой модели составляет 107601,2 га, что составляет 20,7 % от всей площади исследуемого природно-территориального комплекса, а с учетом земель лесного фонда и земель сельскохозяйственного назначения с меньшей, чем у пашен, антропогенной нагрузкой (сенокосы, пастбища, земли запаса), и сбалансированным распределением между основными компонентами этого комплекса данный показатель составит более 50 %, что позволяет классифицировать природно – территориальный комплекс как среднестабильный.

Таким образом, на территории Соль-Илецкого городского округа воссоздастся экологический баланс путем создания стабилизирующей сети природных территорий с закреплением за ней соответствующего режима их использования и расширения площадей природных памятников.

Произведенное нами ранжирование всех блоков разработанного экологического каркаса по степени преобразованности представлено в таблице 8.

Таблица 8

Классификация объектов перспективного экологического каркаса Соль-Илецкого городского округа по степени преобразованности природно-территориального комплекса

Категории преобразованности элементов экологического каркаса	Объекты экологического каркаса	Доли, %
Природные	Русловые комплексы и долины рек (зеленые коридоры), памятники природы	29
Природно-антропогенные	Донгузская степь, рекультивируемые карьеры, отвалы, восстановленные ландшафты, облесенные вырубki, проектируемый «Троицкий» заказник, Урочище Шубарагаш, озелененные коридоры вдоль дорог, защитные лесопосадки, Цвиллингский государственный охотничий заказник областного значения, лечебно-оздоровительная местность и курорт «Соленые озера», водоохранные зоны, охранные зоны ООПТ	21
Антропогенные	Индустриальные и агропромышленные объекты, городская инфраструктура	50

Как видно из таблицы для поддержания экологического равновесия на территориях с исторически сложившимся целинным земледелием соотношение между преобразованными ландшафтами и менее измененными или близкими к природным системам должно составлять приблизительно 50 на 50.

Подводя итог, можно сделать общий вывод о том, что отдельные охраняемые природные территории, в том числе заповедные, могут выполнять функции сохранения ландшафтного и биологического разнообразия. Но для решения стратегической задачи поддержания экологического баланса на локальном, региональном и макрорегиональном уровнях – их недостаточно. Поэтому наиболее эффективный способ решения этой задачи является способ создания экологических (природно-экологических) каркасов.

ВЫВОДЫ

1. На территории любого региона степной зоны, ориентированного на производство продукции сельскохозяйственного назначения, в результате интенсивного ведения хозяйства нарушен баланс между природной и антропогенной составляющей.

2. Помимо сельского хозяйства в исследуемом городском округе расположен курорт местного значения, в котором сосредоточены основные туристские ресурсы. Туристическая нагрузка в этом месте велика, поэтому необходимо равномерное распределение всех видов деятельности по территории муниципального образования, так как здесь имеются природные достопримечательности, которые могут быть использованы для развития регионального рекреационного кластера.

4. Проанализированные памятники природы областного значения по шкале рекреационной привлекательности характеризуются как наиболее привлекательные. Среднее значение ценности данных объектов приравнивается к 52,3 баллам.

5. Поскольку климатические и орографические условия выступают предпосылкой обитания на исследуемой территории богатого ареала биоразнообразия. То, опираясь на концепцию защиты степного природопользования, памятники природы с концентрацией представителей краснокнижной флоры и фауны следует включать в экологический каркас городского округа. Они будут играть немаловажную роль в поддержании баланса между природными и антропогенными экосистемами.

6. Разработанная схема экологического каркаса территории представляет собой пример природоохранного природопользования. Перспективная суммарная площадь данного комплекса, должна составлять 20,7 % от всей исследуемой территории. С учетом же земель сельскохозяйственного назначения, используемых под сенокосы, земель запаса, земель лесного и водного фонда этот показатель увеличивается до 50 %. Это позволяет классифицировать ландшафт ПТК как среднеустойчивый.

7. Для решения стратегической задачи поддержания экологического баланса на локальном, региональном и макрорегиональном уровнях – их недостаточно. Наиболее эффективный способ решения этой задачи является способ создания экологических (природно-экологических) каркасов.

Список литературы

Гривко Е. В., Степанов А. С., Шайхутдинова, А. А. К вопросу об оптимизации природно-территориального комплекса Восточного Оренбуржья // Известия Оренбургского аграрного университета. – 2016. – № 2 (58). – С. 125–127.

Гривко Е. В., Тухтаназарова К. Р., Дулова К. С. Устойчивость административно-территориального района Центрального Оренбуржья // Известия Оренбургского аграрного университета. – 2016. № 3 (59). – С. 179–182.

Гривко Е. В., Шабанова С. В. Сравнительный анализ состояния природно-территориальных комплексов г. Сулак и г. Хановая // Степи Северной Евразии: материалы пятого международного симпозиума. – Оренбург: ИПК «Газпромнефть» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2009. – С. 237–240.

Кочуров Б. И., Лобковский В. А., Смирнов А. Я. Концепция эффективного природопользования в аспекте устойчивого развития // Проблемы региональной экологии. – 2013. – № 3 (май – июнь). – С. 136–143.

Мирошниченко О. В., Калинина В. А. Туристско-рекреационный потенциал региона [Амурская область]: проблемы оценки // Вестник Амурского государственного университета. Серия Естественные и экономические науки. – 2008. – Вып. 43. – С. 79–84.

О памятниках природы областного значения Оренбургской области. – Постановление Правительство Оренбургской области от 25.02.2015 N – 121-п. (с изменениями на 29.05.2019 N 333-п). Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/424084888>. Дата обращения: 20.06.2019 г.

О Красной книге Оренбургской области (вместе с «Положением о Красной книге Оренбургской области», «Перечнем (списком) видов живых организмов, занесенных в Красную книгу Оренбургской области (по состоянию на 1 марта 2014 года)»). – Постановление Правительства Оренбургской области от 26.01.2012 N 67-п (с изменениями на 03.09.2018 N 562-п). Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/952014811>. Дата обращения: 23.06.2019 г.

Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Оренбургской области в 2018 г. Под ред. министра природных ресурсов, экологии и имущественных отношений Оренбургской области, К.П. Костюченко. Режим доступа: <http://mpr.orb.ru/upload/medialibrary/8cf/8cf8549c61356859bcb41694910e554.pdf>. Дата обращения: 21.06.2019 г.

Красная книга Оренбургской области / [Ред. Л. Г. Евдокимова, Е. Г. Байдакова] – Оренбург: Оренбургское книжное издательство, 1998. – 176 с.

Grivko E. V., Dulova K. A. To the question of the functional stability of the natural-territorial complex in areas with historically developed virgin farming // *Ekosistemy*. 2019. Iss. 20. P. 175–187.

An assessment was made of the sustainability of the natural potential of the districts by such parameters as the Ecological Fund (R_{ef}) and the coefficient of natural protection (K_{ns}). A list of 100 rare species of flora and fauna by habitat in the study area of the Sol-Iletsky urban district, which is a typical section of the steppe zone with a characteristic climate and production structure, is systematized. A catalog of these species has been compiled. The attractiveness of natural monuments as elements of the territory's stability was assessed on five grounds (picturesque, uniqueness, cognitive value, accessibility, preservation) based on the calculation method. Based on the data obtained, a promising scheme of the ecological framework of the territory has been developed, including these natural monuments with foci of biodiversity of rare flora and fauna. All elements of the framework were ranked and shared according to the degree of conversion to determine the optimal ratio of altered and close to natural ecosystems of the entire study area, creating an ecological balance of the entire natural-territorial complex of typical sections of steppe zones with a characteristic structure of agriculture and industrial production.

Key words: natural resource potential, ecological framework of the territory, natural monuments, foci of biodiversity, valuable biological objects, ecological balance, sustainability of the natural-territorial complex.

Поступила в редакцию 20.08.19

УДК 581.557.24

Динамика восстановления растительности и микоризы на рекультивированных и нереккультивированных участках золоотвала Верхнетагильской ГРЭС (Средний Урал)

Лукина Н. В., Чибрик Т. С., Глазырина М. А., Филимонова Е. И.

Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина
Екатеринбург, Россия
natalia.lukina@urfu.ru

В статье представлены результаты долговременных (40–45-летних) исследований восстановления растительности и микоризных ассоциаций на рекультивированных и нереккультивированных участках золоотвала Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТ ГРЭС) (г. Верхний Тагил, Средний Урал). Показано, что рекультивационные мероприятия (покрытие золы полосами грунта) ускоряют формирование лесных фитоценозов с доминированием раннесукцессионных видов: *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L. К 20–30-летнему возрасту в составе лесных сообществ появляются позднесукцессионные виды: *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour. На нереккультивированных участках золоотвала восстановление растительности задерживается на 10–15 лет: к 35–40-летнему возрасту формируется лесной фитоценоз с преобладанием *P. tremula*, *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula*, с подростом *P. sylvestris* и *P. obovata*. С увеличением возраста растительных сообществ происходит рост числа и доли микоризных видов. Большинство видов, произрастающих в условиях золоотвала, являются слабомикотрофными. Показатели микотрофности ниже, чем в естественных растительных сообществах. К 40–45-летнему возрасту в растительных сообществах на золоотвале ВТ ГРЭС формируется широкий спектр микоризных ассоциаций (типов микориз), характерных для лесных растительных сообществ бореальной зоны. Разнообразие спектров микоризных ассоциаций в значительной степени определяется зонально-климатическими условиями, а также зависит от эдафических особенностей и рекультивационных мероприятий.

Ключевые слова: микориза, нарушенные промышленностью земли, золоотвал, формирование растительности, рекультивация.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из форм антропогенного нарушения целостности ландшафта являются золоотвалы тепловых электростанций, представляющие собой гидротехнические сооружения, намываемые из золошлаковых материалов в процессе их складирования. После заполнения золоотвалов на высыхающих участках начинают поселяться первые растения. Формирование растительности идет по типу первичных сукцессий, поскольку зольный субстрат не содержит диаспор растений (Работнов, 1983; Миркин и др., 2000). Фитоценозы золоотвалов – результат сложного взаимодействия зонально-климатических и конкретных экологических условий: чем условия благоприятнее, тем ближе к зональному типу формирующиеся растительные сообщества. Последовательность смен растительности, направленность процессов зарастания и предполагаемые конечные стадии в значительной степени определяются свойствами субстрата (Чибрик, Елькин, 1991).

В настоящее время установлено, что в сукцессионных изменениях сообществ принимают участие микоризные грибы, определяя их направление и влияя на видовое разнообразие растений (Gange et al., 1990; Booth, 2004; Alguacil et al., 2011; Horn et al., 2014; Horn et al., 2015). Закономерности растительной сукцессии определяются микоризной зависимостью растений, а также зависят от доступности микоризного инокулюма. Есть данные, что вначале нарушенные местообитания заселяются немикоризными растениями (например, видами сем. Chenopodiaceae, Brassicaceae и Polygonaceae). Далее происходит замещение данных растений факультативными, а позже и облигатными микотрофами. Сначала появляются, как правило, арбускулярно-микоризные растения. Затем, даже после серьезных нарушений растительных

сообществ, быстро восстанавливаются эктомикоризные растения (Ozinga et al., 1997). Возрастающее с течением времени разнообразие микобионтов приводит к повышению видового разнообразия растений в сообществе и увеличению его продуктивности (Allen et al., 1995; Ozinga et al., 1997 и др.). Известно также, что микоризы определенного типа доминируют в определенных фитоценозах и различаются в разных широтах (Read, 1984; Read, Perez-Moreno, 2003).

Для прогноза направлений и скоростей восстановления нарушенных земель, для разработки способов биологической рекультивации данных территорий важным является комплексное изучение динамики восстановления экосистем.

Цель работы – изучить процессы восстановления растительности и микоризных ассоциаций в ходе сукцессий на рекультивированных и нерекультивированных участках золоотвала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС (ВТ ГРЭС), расположенном на Среднем Урале в Свердловской области в 5 км от города Верхний Тагил (таежная зона, подзона южной тайги). Площадь золоотвала составляет 125 га, высота дамб от 0 до 25 м. Золоотвал образован золой бурых углей Челябинского (Коркинский разрез, Калачевские шахты) и Богословского месторождений. По гранулометрическому составу зола представлена фракциями песка и пыли с примесью измельченного шлака. Аэрация золы от 40 до 58 %, водопроницаемость – в 5–8 раз выше, чем почвы, теплопроводность – слабая. Зола золоотвала ВТ ГРЭС крайне бедна азотом (практически его не содержит), достаточно высоко обеспечена подвижными фосфатами (23,5 мг/100 г золы), и имеет низкое обеспечение калием (7,0 мг/100 г золы). Реакция среды слабощелочная (Чибрик и др., 2011; Chibrik et al., 2016).

Биологическая рекультивация на золоотвале ВТ ГРЭС была начата в 1968 году (через 3 года после прекращения подачи пульпы) и продолжалась в последующие годы. На высохшую часть золоотвала был нанесен глинистый грунт, взятый из расположенного рядом карьера. Глина наносилась полосами шириной 5–7 м, толщина наносимого слоя – 15–20 см. Полосы с покрытием чередовались с полосами золы такого же размера. Направление полос – перпендикулярно господствующему направлению ветров. По гранулометрическому составу нанесенный субстрат – глина (частиц <0,005 мм содержится от 30 до 60 %). Субстрат не засолен, pH водной вытяжки – 6,5–7,5. Содержание общего азота – 30,0 мг/100 г субстрата; P₂O₅ – 9,0 мг/100 г субстрата; K₂O – 10,7 мг/100 г субстрата. Большинство полос было засеяно многолетними травами (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Festuca rubra* L., *Medicago media* Pers., *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. и др.), часть золоотвала была оставлена под самозаращение (Чибрик и др., 2011).

Обследование золоотвала проводилось детально-маршрутным методом с описанием растительности (Корчагин, 1964; Понятовская, 1964). За основной критерий сформированности растительного сообщества принималось проективное покрытие (ПП) растениями (Курочкина, Вухпер, 1987). Обилие видов оценивалось по шкале О. Друде (Миркин и др., 1989): sol – растения единичные; sp – растения редкие; sor₁ – растения довольно обильны; sor₂ – растения обильны; gr – растения произрастают группами. В ходе исследования определяли тип микориз (Brandrett, 2004), оценивали долю участия микоризных видов в растительных сообществах. Для изучения микоризы травянистых растений отбирали корни в десятикратной повторности, высушивали и обрабатывали в лабораторных условиях по общепринятой методике с окрашиванием в анилиновой сини после мацерации в КОН. Были изучены такие параметры, как: частота встречаемости микоризной инфекции (F, характеризует равномерность распределения гриба в корне); степень микотрофности (D, отражает обилие гриба в корнях растений); интенсивность микоризной инфекции (C, отражает как распределение огрибленных участков корня, так и обилие гриба в нем) (Селиванов, 1981). Статистическая обработка материалов проведена с использованием пакета прикладных программ Statistica 6,0.

Формирование растительности и восстановление микоризных связей на золоотвале ВТ ГРЭС было изучено как на рекультивированной территории с полосным нанесением грунта, оставленной под самозарастание (экотоп 1), так и на нерекультивированной золе (экотоп 2). Исследования проводили с 1970 года по 2015 год через 5–10 лет.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На первично рекультивированной территории с полосным нанесением грунта (экотоп 1) в течение 48 лет было прослежено формирование лесных фитоценозов.

Исследования показали, что на участке золоотвала после покрытия его поверхности полосами глинистого грунта уже в первый год произрастало 15 видов растений (*Persicaria linicola* (Sutul.) Nenjuk., *Sonchus arvensis* L., *Chenopodium album* L., *Galeopsis ladanum* L., *Tussilago farfara* L., *Polygonum aviculare* L. (sp gr), *Achillea millefolium* L., *Alchemilla xanthochlora* Rothm. (sp), *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Fallopia convolvulus* (L.) A. Löve, *Linaria vulgaris* L., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sisymbrium loeselii* L., *Viola arvensis* Murr. (sol). Общее проективное покрытие (ОПП) растениями не превышало 5–10 %. Через год число видов увеличилось до 54. Через 5–8 лет на участке появились первые древесные виды: *Betula pendula* Roth, *Alnus incana* (L.) Moench, *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L. (sol–sp).

К 10-летнему возрасту на данном участке произрастало 5 видов деревьев: *Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula*, *P. tremula*, *A. incana* (sp), *P. sylvestris* (sol); и 7 видов кустарников: *Rosa acicularis* Lindl., *Rubus idaeus* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková, *Salix caprea* L., *S. phylicifolia* L., *S. triandra* L., *S. viminalis* L. Древесные виды чаще росли на полосах грунта, высота подроста деревьев достигала 2–3 м. Полосы грунта были частично размыты. В травянистом ярусе доминировали *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Artemisia absinthium* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Trifolium pratense* L., образующие взаимопроникающие группы. ОПП травянистого яруса составляло 80–90 %.

К 20-летнему возрасту видовой состав древесных растений увеличился до 15 видов за счет появления *Picea obovata* Ledeb., *Populus alba* L., *Salix myrsinifolia* Salisb., эдификаторная роль древесных значительно возросла. Количество деревьев и кустарников в среднем составило 54,7 особей на 100 м². Из травянистых видов преобладали *D. cespitosa*, *F. rubra*, *Agrostis gigantea* Roth, *A. millefolium*.

К 30-летнему возрасту на рекультивированном участке в результате самозарастания сформировался лесной фитоценоз с высоким долевым участием, а иногда с доминированием *P. sylvestris*, *B. pendula*, *B. pubescens*, *P. tremula*. Общее количество древесных растений на 100 м² в среднем составляло 66,8 особей, из них взрослых – 25,7 особей. Видовой состав их увеличился до 20 видов, появились такие виды, как *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Sorbus aucuparia* L., *Padus avium* Mill. Начал формироваться ярус кустарничков и полукустарничков из *Vaccinium vitis-idaea* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola media* Sw. В травянистом ярусе появились такие лесные виды, как *Fragaria vesca* L., *Rubus saxatilis* L., *Heracleum sibiricum* L., *Angelica sylvestris* L., *Aegopodium podagraria* L., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Listera ovata* (L.) R. Br.

К 40-летнему возрасту на рекультивированной территории в результате самозарастания полос золы и грунта сформировались лесные фитоценозы, по видовому составу близкие к зональным. Видовой состав древесных и полудревесных растений увеличился до 28 видов. По уменьшению степени увлажнения, от центра к дамбе, на участке отмечено изменение структуры древостоя от доминирования мелколиственных пород *B. pendula*, *B. pubescens* и *P. tremula* до преобладания *P. sylvestris*. В вертикальной структуре древостоя прослеживались следующие ярусы: 1) верхний древесный ярус, представленный *B. pendula*, *B. pubescens* и *P. tremula*. Высота древостоя варьировала от 18 до 25 м, сомкнутость составляла 0,7–0,9; 2) 2-й ярус представлен подростом этих видов и *P. sylvestris*. Высота древостоя от 10 до 18 м; 3)

ярус подроста и высоких кустарников (*S. caprea*) высотой от 1,3 до 10 м; 4) ярус низких кустарников, высотой до 1,3 м, который был наиболее выражен на полосах грунта.

На полосах с грунтовым покрытием среднее число деревьев и кустарников (48,5 особей на 100 м², из них взрослых – 16,0 особей) было значительно ниже, чем на полосах золы (87,4 особей на 100 м², из них взрослых – 22 особи). При этом морфометрические характеристики древесных (высота, величина крон, диаметр стволов) на полосах грунта были выше, чем на золе. Отмечалось различие в формировании кустарникового яруса: на грунте чаще встречались – *Ch. ruthenicus*, *S. aucuparia*, *P. avium*, на золе – *Salix cinerea* L. и *S. myrsinifolia*, *Viburnum opulus* L.

Травянистый ярус в 40-летних лесных фитоценозах был разрежен, ОПП варьировало от 15 % на золе, до 25–50 % на грунте. Хроноклин, построенный по данным постоянства (встречаемости) преобладающих на этом участке травянистых видов, показал, что за исследуемый период из состава растительных сообществ выпали такие виды, как *Taraxacum officinale* Wigg. и *C. setosum*; произошло снижение постоянства сорно-рудеральных видов, таких как *T. farfara* (от 29 до 1 %), *Ch. angustifolium* (от 60 до 5 %); не изменилось постоянство *D. cespitosa* (29–32 %). Увеличилось постоянство (встречаемость) лесных и лугово-лесных видов, характерных для бореальной зоны, таких, как *F. vesca* (от 8 до 25 %), *Lathyrus pratensis* L. (от 20 до 58 %), *O. secunda* (от 0 до 21 %), *Pyrola rotundifolia* L. (от 0 до 8 %) (рис. 1).

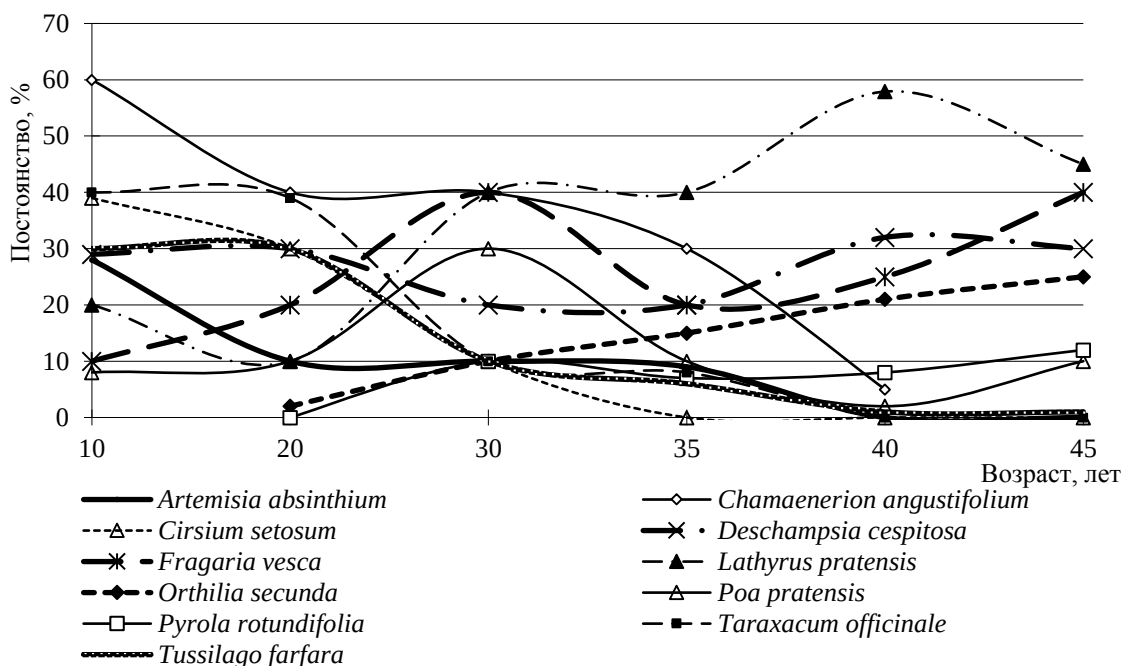


Рис. 1. Хроноклин изменения постоянства преобладающих травянистых видов в лесном фитоценозе (экотоп 1)

К 45-летнему возрасту в лесном фитоценозе на рекультивированной территории преобладали *B. pendula* (cop₂), *P. sylvestris* (cop₁), *P. tremula* (sp–cop₁) и *P. obovata* (sp). В подросте встречались: *B. pendula*, *B. pubescens*, *P. tremula* и *P. sylvestris*. Кустарниковый ярус был представлен *S. aucuparia*, *Ch. ruthenicus* и *S. myrsinifolia*, ОПП – от 5 % до 25 %. В травяно-кустарничковом ярусе отмечены группы *P. rotundifolia*, *O. secunda*, *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *R. saxatilis*, из травянистых видов доминировали *L. pratensis*, *F. vesca* (cop₁), *F. rubra*, *Amoria repens* (L.) C. Presl (sp–cop₁). ОПП травяно-кустарничкового яруса варьировало от 15 % до 50 %; ПП мохово-лишайникового покрова – от 10–30 %. Видовое разнообразие сем. Orchidaceae возросло до 5 видов: *P. bifolia*, *L. ovata*, *M. monophyllos*,

Epipactis helleborine (L.) Crantz, *Goodyera repens* (L.) R. Br. Всего в лесном фитоценозе было встречено 115 видов сосудистых растений.

На нерекультивированной золе (экотоп 2) вдоль дамб также отмечено восстановление лесных фитоценозов с преобладанием лиственных пород. На участках с более влажным субстратом их формированию предшествовали бескильничевые растительные группировки с доминированием *Puccinellia Hauptiana* V. Krecz. и *P. distans* (Jacq.) Parl.; на более сухих участках – *Ch. album* со временем переходящие в кустарниковую стадию – ивняк с участием *Salix dasyclados* Wimm., *S. myrsinifolia*, *S. caprea*, *S. viminalis* и *S. triandra* и другие.

К 25–30-летнему возрасту на данной территории сформировался смешанный лес (сомкнутость 0,6–0,7), характеризующийся довольно высокой плотностью деревьев и кустарников (104,6 особей на 100 м²), а также сложной вертикальной структурой. В верхнем древесном ярусе доминировали мелколиственные породы, такие как *P. tremula* (сор₂), *B. pendula* (сор₂) и *B. pubescens* (сор₁). Высота древостоя в среднем составляла 8–10 м, местами достигая 14 м. Нижний подполог образован хвойными породами: *P. sylvestris* и *P. obovata* (sol), а также ивами: *S. caprea* и *S. cinerea*. В кустарниковом ярусе встречались *Salix pentandra* L., *S. myrsinifolia* и подрост *S. aucuparia*, *V. opulus*, *P. avium*, *Ch. ruthenicus*, *R. acicularis*, высота которых варьировала от 0,7–0,8 м до 3,5 м (ОПП – 15–20 %, местами до 30 %). В разреженном травяно-кустарниковом ярусе (ОПП – 20–25 %) наиболее часто встречались *A. repens*, *T. pratense*, *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (рис. 2); появились представители сем. Pyrolaceae: *P. rotundifolia*, *O. secunda*, *Ch. umbellata* и сем. Orchidaceae: *P. bifolia*, *L. ovata*. Моховой покров не развит, отдельные пятна мхов были приурочены к основаниям стволов деревьев. Всего в смешанном лесу произрастало 62 вида сосудистых растений.

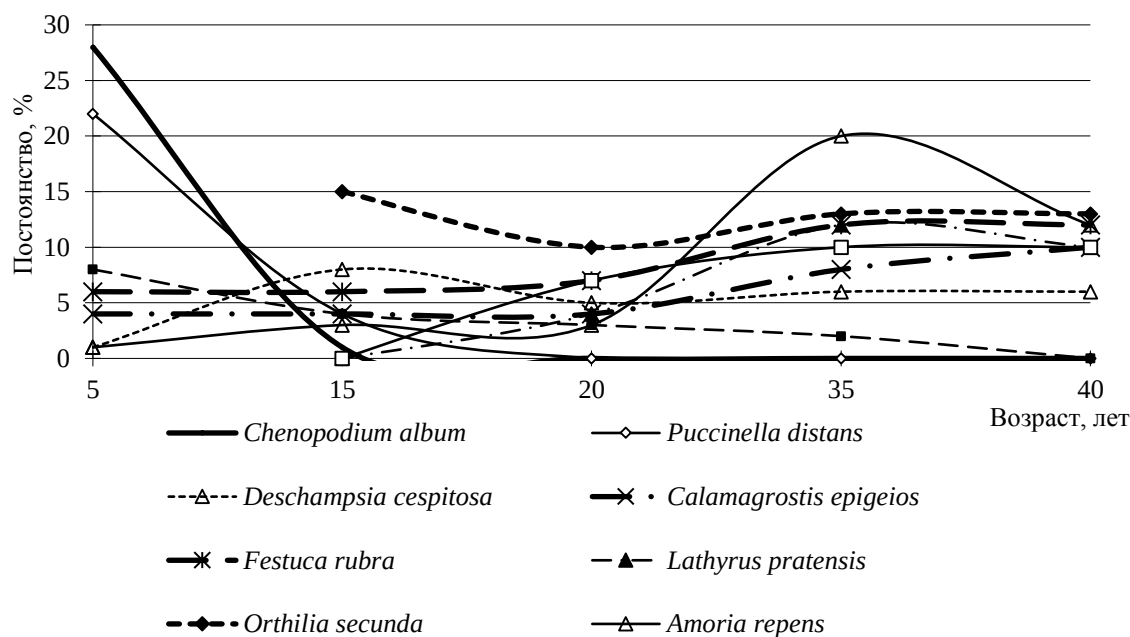


Рис. 2. Хроноклин изменения постоянства преобладающих травянистых видов в мелколиственном лесу (экотоп 2)

К 35–40-летнему возрасту на нерекультивированном участке сформировался лесной фитоценоз с доминированием *B. pendula*, *P. tremula*, *P. sylvestris* высотой до 14–16 м. Из состава нижнего подполога выпали *S. caprea* и *S. cinerea*, что привело к снижению сомкнутости крон до 0,5–0,6.

Слабо выраженный подлесок (ПП 10 %) представлен подростом деревьев: *B. pubescens*, *P. obovata*, *A. sibirica* и кустарников: *Ch. ruthenicus*, *Rosa majalis* Herrm. и *R. acicularis*,

S. aucuparia, *P. avium*, *V. opulus* высотой до 0,8–0,1 м. Разреженный травяно-кустарничковый ярус (ОПП от 10 до 50 %) характеризуется более бедным видовым составом по сравнению с рекультивированной территорией. В его составе преобладают *C. epigeios*, *Poa pratensis* L., *A. repens*, *F. rubra*, *D. cespitosa*, появляются лесные виды: *F. vesca*, *R. saxatilis*, *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *Hieracium umbellatum* L., группами встречаются *Ch. umbellata* (sol), *P. rotundifolia* (cop₁ gr), *O. secunda* (sp gr). *Pyrola chlorantha* Sw. Мхи произрастают только у стволов деревьев, покрытие незначительное.

Изучение динамики микоризообразования в растительных сообществах, формирующихся на золоотвале ВТ ГРЭС, было проведено как на рекультивированной территории с полосным нанесением грунта (экотоп 1), так и на золе (экотоп 2). Результаты изучения арбускулярной микоризы представлены в таблице 1.

Таблица 1

Динамика показателей микотрофности травянистых видов в растительных сообществах, формирующихся на золоотвале ВТ ГРЭС

Возраст растительного сообщества, лет	ОПП травяно-кустарничкового яруса, %	ОПП кустарничкового яруса, %	Сомкнутость древесного яруса, %	Число исследованных видов	Число микоризных видов, шт	Доля микоризных видов, %	Частота встречаемости микоризной инфекции (F), %	Степень микотрофности (D), баллы	Интенсивность микоризной инфекции (C), %
Лесной фитоценоз (рекультивированная территория – экотоп 1)									
1–2	-	-	-	14	8	57,1	20,0±3,6	0,5±0,3	5,6±2,4
10	80–90	<5	-	53	35	66,0	39,1±4,9	0,7±0,2	9,6±1,5
20	80–95	5–10	45–60	37	31	83,8	61,9±5,5	0,9±0,2	28,1±1,9
35	30–70	5–15	50–60	33	28	84,8	25,0±3,4	0,3±0,1	17,0±0,6
40	15–50	5–25	70–90	29	25	86,2	58,1±4,5	0,9±0,1	17,3±1,7
48	15–50	5–25	70–90	47	43	91,5	58,8±4,8	0,8±0,1	17,4±1,1
Лесной фитоценоз на золе (экотоп 2)									
5	0–50	-	-	21	11	52,4	32,7±7,0	0,4±0,1	6,6±1,5
15	70	20–40	-	29	23	79,3	60,2±8,8	0,9±0,1	16,8±1,9
35	20–25	15–20	60–70	25	20	80,0	57,4±5,7	0,7±0,1	14,1±1,6
40	20–35	15–30	60–70	20	18	80,0	43,9±9,1	0,5±0,1	10,4±2,4

Исследования показали, что с увеличением возраста и степени сформированности растительных сообществ происходит рост числа и доли микоризных видов: от 66,0 % в 10-летних растительных сообществах, до 91,5 % – в 45-летних (экотоп 1); и от 52,4 % в 5-летних растительных сообществах, до 80,0 % – в 40-летних (экотоп 2). К 15–20-ти годам доля микоризных видов стабилизируется и приближается к таковой в естественных растительных сообществах. Средние показатели частоты встречаемости и интенсивности микоризной инфекции, а также степени микотрофности значительно ниже, чем в естественных фитоценозах, что свидетельствует об экстремальности эдафических условий (Лукина, Рязанова, 2012). На начальных этапах формирования лесных фитоценозов наблюдается рост показателей микотрофности, а затем с формированием древесного и кустарничкового ярусов,

с увеличением сомкнутости крон происходит затенение травяно-кустарничкового яруса, что ведет к стабилизации или снижению показателей микоризации корней травянистых видов.

В ходе проведенных исследований в растительных сообществах, формирующихся на золоотвале, было обнаружено 6 типов микориз.

Эктомикоризы (ЭМ) древесных видов обнаружены в лесных сообществах золоотвала, как на золе, так и на полосах золы и грунта.

Арбускулярные микоризы (АМ) были обнаружены у большинства травянистых видов растений в обоих исследованных растительных сообществах.

Арбутоидные микоризы (АрМ) были выявлены в лесных фитоценозах у *P. rotundifolia*, *P. chlorantha*, *P. media*, *Ch. umbellata* и *O. secunda*. Изучение микоризы перечисленных видов показало, что на поверхности корней у них имеются рыхлые корневые чехлы, образованные темноокрашенными септированными гифами. На поперечных срезах корней в единичных корневых клетках наблюдаются клубки мицелия и продукты переваривания гриба, а также фрагменты сети Гартига.

Эрикоидный тип микориз (ЭрМ) встречен у *V. vitis-idaea* в лесном фитоценозе (экотоп 1).

Орхидные микоризы (ОМ) были обнаружены у видов сем. Orchidaceae: *M. monophyllos*, *P. bifolia*, *L. ovata*, *E. helleborine*, *G. repens*, произрастающих в лесных растительных сообществах (экотоп 1, 2). Микориза у данных видов представлена септированными гифами и клубками гиф (пелотонами) в субэпидермальных клетках корня.

Монотропоидный тип микоризы (ММ) был встречен у *Hypopitys monotropa* Crantz в лесном фитоценозе (экотоп 1).

Исследования показали, что на золе первыми поселяются немикоризные виды. Рекультивационные мероприятия ускоряют поселение древесных видов, так как завезенный грунт обеспечивает для их развития более благоприятные условия, а также, вероятно, содержит зачатки грибного инокулюма. К 20-летнему возрасту в растительных сообществах золоотвала поселяются виды с арбутоидным типом микориз (представители сем. Pyrolaceae), к 30-летнему – с орхидным типом микориз (виды сем. Orchidaceae) (рис. 3). К 45-летнему возрасту на рекультивированном участке золоотвала обнаружены 6 типов микориз.

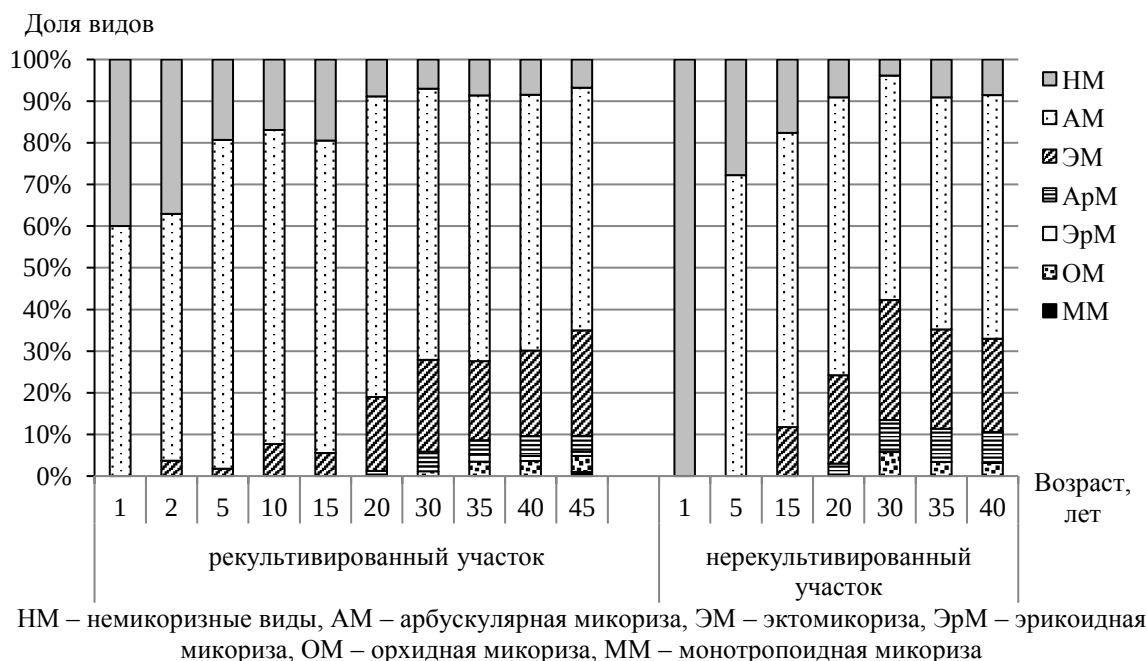


Рис. 3. Динамика восстановления микоризных ассоциаций на золоотвале ВТ ГРЭС

ВЫВОДЫ

1. На рекультивированных и нерекультивированных участках золоотвала Верхнетагильской ГРЭС (Средний Урал) к 40–45-летнему возрасту в процессе самозарастания формируются лесные фитоценозы со сложной пространственной и функциональной структурой.

2. Рекультивационные мероприятия (покрытие золы полосами грунта) ускоряют формирование лесных фитоценозов с доминированием раннесукцессионных видов: *B. pendula*, *P. tremula*, *P. sylvestris*. К 20–30-летнему возрасту в составе лесных сообществ появляются позднесукцессионные виды: *P. obovata*, *L. sibirica*, *A. sibirica*, *P. sibirica*.

3. На нерекультивированных участках золоотвала восстановление растительности задерживается на 10–15 лет: к 35–40-летнему возрасту формируется лесной фитоценоз с преобладанием *P. tremula*, *B. pendula*, *B. pubescens*, с подростом *P. sylvestris* и *P. obovata*.

4. С увеличением возраста растительных сообществ, происходит рост числа и доли микоризных видов. К 40–45-летнему возрасту в лесных фитоценозах на золоотвале формируется широкий спектр микоризных ассоциаций (типов микориз), характерных для лесных растительных сообществ бореальной зоны. Разнообразие спектров микоризных ассоциаций в значительной степени определяется зонально-климатическими условиями, а также зависит от эдафических особенностей и рекультивационных мероприятий.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках выполнения государственного задания УрФУ № 6.7696.2017/БЧ (анализ данных Чибрик Т. С.); РФФИ № 18-04-00714 (полевые работы и анализ данных Лукиной Н. В., Филимоновой Е. И., Глазыриной М. А.).

Список литературы

- Корчагин А. А. Видовой (флористический состав) растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. – М.–Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 39–62.
- Курочкина Л. Я., Вухрер В. В. Развитие идей В. Н. Сукачева о сингенезе // Вопросы динамики биогеоценозов: Докл. на IV ежегодн. чтениях памяти акад. В. Н. Сукачева. – М.: Наука, 1987. – С. 5–27.
- Лукина Н. В., Рязанова С. В. Особенности микоризообразования в техногенных экосистемах // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7. – С. 261–269.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2000. – 264 с.
- Понятовская В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. – М.–Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 209–299.
- Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм, как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 230 с.
- Чибрик Т. С., Елькин Ю. А. Формирование фитоценозов на нарушенных промышленностью землях (биологическая рекультивация). – Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1991. – 220 с.
- Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. – 268 с.
- Alguacil M. M., Torres M. P., Torrecillas E., Díaz G., Roldán A. Plant type differently promote the arbuscular mycorrhizal fungi biodiversity in the rhizosphere after revegetation of a degraded, semiarid land // Soil Biology & Biochemistry. – Vol. 43. – 2011. – P. 167–173.
- Allen E. B., M. F. Allen, D. J. Helm, D. J., Trappe J. M., Molina R. & Rincon E. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity // Plant & Soil. – 1995. – Vol. 170. – P. 47–62.
- Booth M. G. Mycorrhizal networks mediate overstorey – understorey competition in a temperate forest // Ecology Letters. – 2004. – Vol. 7. – P. 538–546.
- Brandrett M. C. Diversity and classification of mycorrhizal association // Biological Reviews. – 2004. – Vol. 79. – P. 473–495.
- Chibrik T. S., Lukina N. V., Filimonova E. I., Glazyrina M. A., Rakov E. A., Maleva M. G., Prasad M. N. V. Biological recultivation of mine industry deserts: facilitating the formation of phytocoenosis in the Middle Ural region, Russia // Bioremediation and Bioeconomy. – Amsterdam: Elsevier, 2016. – C. 389–418.

Gange A. C., Brown V. K., Farmer L. M. A test of mycorrhizal benefit in early successional plant community // *New Phytologist*. – 1990. – Vol. 15. – P. 85–91.

Horn S., Caruso T., Verbruggen E., Rillig M. C., Hempel S. Arbuscular mycorrhizal fungal communities are phylogenetically clustered at small scales // *The ISME Journal*. – 2014. – Vol. 8. – P. 2231–2242.

Horn S., Hempel S., Ristow M., Rillig M. C., Kowarik I., Caruso T. Plant community assembly at small scales: Spatial vs. environmental factors in a European grassland // *Acta Oecologica*. – 2015. – Vol. 63. – P. 56–62.

Ozinga W. A., Van Andel J., McDonnell-Alexander M. P. Nutritional soil heterogeneity and mycorrhiza as determinants of plant species diversity // *Acta Botanica Neerlandica* – 1997. – Vol. 46. – P. 237–254.

Read D. J. The structure and function of the vegetative mycelium of mycorrhizal roots // *The ecology and physiology of the fungal mycelium* / [Edited by D. H. Jennings, A. D. M. Rayner]. – Cambridge: Cambridge University Press, 1984. – P. 215–240.

Read D. J., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? // *New Phytologist*. – 2003. – Vol. 157. – P. 475–492.

Lukina N. V., Chibrik T. S., Glazyrina M. A., Filimonova E. I. The dynamics of vegetation and mycorrhizal restoration on recultivated and non-recultivated sites of the ash dump // *Ekosistemy*. 2019. Iss. 20. P. 188–196.

The article presents the results of long-term (40–45-year) studies of vegetation restoration and mycorrhizal associations in recultivated and non-recultivated areas of the ash dump of the Verkhnetagil state district power plant (VT GRES) (Verkhny Tagil, Middle Urals). It is shown, that recultivation measures (covering the ash with strips of soil) accelerate the formation of forest phytocoenoses with domination of early successive species: *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L. By the age of 20–30 years old late species appear in forest communities: *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour. On non-recultivated areas of the ash dump, vegetation restoration is delayed by 10–15 years: by the age of 35–40 years, forest phytocoenosis is formed with the prevalence of *P. tremula*, *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula*, with undergrowth *P. sylvestris* and *P. obovata*. With increasing age of plant communities, there is an increase in the number and proportion of mycorrhiza species. Most of the species growing in the conditions of the ash dump are weak mycotrophic. Indicators of mycotrophy are lower than in natural plant communities. By the age of 40–45 years, a wide range of mycorrhizal associations (types of mycorrhiza) characteristic of forest plant communities of the boreal zone are formed in plant communities at the ash dump of the Verkhnetagilskaya power station. The diversity of the spectra of mycorrhizal associations is largely determined by the zone-climatic conditions, and also depends on the edaphic features and recultivation measures.

Key words: mycorrhiza, lands disturbed by industry, ash dump, the formation of vegetation, recultivation.

Поступила в редакцию 26.07.19

УДК 58.082.115

Дешифрирование форм и морфологических особенностей древесных растений на снимках, полученных с помощью беспилотных летательных аппаратов

Кабонен А. В., Ольхин Ю. В.

Петрозаводский государственный университет
Петрозаводск, Россия
alexkabonen@mail.ru

В статье описаны и проиллюстрированы фотометрические и морфологические (структурные) признаки дешифрирования форм древесных растений (*Thuja occidentalis* 'Aureospicata', *Th. o.* 'Filiformis', *Pinus pumila* 'Chlorocarpa', *Berberis vulgaris* 'Atropurpurea', *Cornus alba* 'Elegantissima', *Acer platanoides* 'Drummondii', *Microbiota decussata* 'Northern Pride', *Juniperus squamata* 'Meyeri', *Juniperus sabina* 'Mas') на примере результатов аэрофотосъемки с беспилотных летательных аппаратов коллекции арборетума Ботанического сада Петрозаводского государственного университета. Предлагается новый методический подход к проведению описаний морфологических особенностей растений. Установлено, что при высоте полета квадрокоптера 75 метров на снимках дешифрируются цвет кроны, форма проекции кроны и текстура изображения кроны. При 20 метрах на снимках отчетливо видны отдельные побеги, различим тип ветвления побегов, форма и текстура листвы. Статья будет полезна при проведении описаний морфологических особенностей растений в труднодоступных местах изучения природы, дешифрирования аэрофотоснимков, картографирования, проектирования и инвентаризации ландшафтно-архитектурных объектов и коллекций ботанических садов.

Ключевые слова: аэрофотосъемка, беспилотные летательные аппараты, квадрокоптер, дешифрирование, морфология, древесные растения, форма, сорт.

ВВЕДЕНИЕ

Сложившиеся традиционные методические подходы к изучению природно-ландшафтных комплексов требуют инновационных изменений. Современные технологии предлагают новые инструменты для научных исследований. Примером таких инструментов служит аэрофотосъемка природных объектов с помощью беспилотных летательных аппаратов (БПЛА).

Современное качество съемки с БПЛА позволяет не только использовать обширную информационную базу определителей для дешифрирования признаков видового состава, но и в точности определять морфологические особенности таксонов и их линейные параметры, и описывать эти признаки на еще не идентифицированных растениях. При этом дешифрирование аэрофотоснимков в области ботанических исследований является сложным комплексным процессом, требующим обширных знаний.

Коллекция арборетума Ботанического сада (БС) Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ) одна из самых крупных на Северо-Западе России и включает в себя большое разнообразие садовых форм. Для осуществления точечного картирования территории на современном уровне используется аэрофотосъемка с помощью БПЛА. Полученные таким образом детальные изображения территорий и коллекционных образцов служат объектами для дешифрирования.

Зная информацию о таксоне и его изображение на аэрофотоснимке, можно определить основные признаки дешифрирования и уже по этим признакам определять растительность на изображениях, снятых на других территориях. Данный тип работ обширно применяется в изучении природной растительности (Кашкин, Сухинин, 2001; Пузаченко и др., 2008; Малышева, 2012).

Однако не смотря на всю важность дешифрирования аэрофотоснимков природных и природно-антропогенных территорий и обширные научные труды по этой теме, на данный

момент в научной литературе практически отсутствует какая-либо информация о признаках дешифрирования конкретных форм древесных растений и морфологических признаках растений на детальных аэрофотоснимках. Вместе с тем, в настоящее время именно декоративные формы растений часто используются в ландшафтно-архитектурных композициях и коллекциях ботанических садов, а описание морфологических признаков традиционными способами может быть затруднено ввиду недоступности мест произрастания или высоты древесных растений. Таким образом, изучение данных признаков дешифрирования и введение инновационных методических подходов является актуальным.

Цель данного исследования – описать и проиллюстрировать признаки дешифрирования форм древесных растений на снимках, снятых с различной высоты с помощью БПЛА; показать возможным использование современных БПЛА для изучения морфологических признаков растений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования была коллекция форм древесных растений БС ПетрГУ, предметом – признаки дешифрирования и морфологические особенности этой коллекции на аэрофотоснимках.

Для получения данных для дешифровки изображений таксонов декоративного арборетума в августе 2018 года была произведена аэрофотосъемка территории с помощью квадрокоптера DJI Phantom 4 pro. Съемка производилась в дневное время в относительно безветренную погоду, высота полета менялась с целью выявления оптимальной для данного типа работ – с 75 и 20 метров. Для составления полного изображения коллекции полученные данные обрабатывались в единое целое в программе Agisoft Photoscan, в которой реализована автоматизированная современная технология создания моделей высокого качества на основе цифровых фотографий.

Для определения на аэрофотоснимках признаков морфологических характеристик и форм таксонов использовалось визуальное дешифрирование. В качестве признаков дешифровки на снимках учитывалось следующее: цвет кроны изображения, форма проекции кроны, текстура изображения кроны, наличие различных побегов и типов их ветвлений, форма и текстура листвы. Форма проекции крон определялась аналитическим путём при помощи классификации Г. Г. Самойловича (1972). Названия форм таксонов уточнялись согласно научной литературе (Матюхин, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

После проведения аэрофотосъемки и «склеивания» снятых изображений был получен ортофотоплан территории декоративного арборетума с отчётливо видимыми коллекционными образцами (рис.1). На ортофотоплане просматривается с максимальной точностью пространственное размещение существующей коллекции, в том числе видны образцы с размерами менее 0,5 метра, определимы точные диаметры крон.

При детальном (с увеличением масштаба) рассмотрении изображений образцов растений на ортофотоплане, были определены основные признаки дешифрирования форм древесных растений с высоты полета 75 метров (рис. 2). При этом точно дешифрируются цвет кроны, форма проекции кроны и текстура изображения кроны (табл. 1).

При высоте полета квадрокоптера 20 метров (рис. 3) на ортофотоплане дешифрируются и морфологические признаки – отчетливо видны отдельные побеги, различим тип ветвления побегов, форма и текстура листвы (табл. 2).

Исходя из результатов проведенной аэрофотосъемки, рекомендуем высоту проведения съемки выбирать исходя из запросов – чем выше высота, тем менее качественные получаются изображения, но заснятая площадь увеличивается, тем самым сокращается потраченное время. Не следует производить данную съемку и слишком низко – есть вероятность падения квадрокоптера ввиду столкновения с кронами деревьев. Также следует учитывать, что

появление даже незначительного ветра при проведении съемки может существенно повлиять на её качество – некоторые части изображений будут размытыми.

Результаты детальных аэрофотосъемок с применением БПЛА могут быть применены в качестве картографической основы при разработке геоинформационных систем объектов ландшафтной архитектуры (Ольхин, Кабонен, 2016) и ботанических садов (Кабонен, Андрюсенко, 2018).



Рис. 1. Ортофотоплан территории декоративного арборетума с высоты 75 метров



Рис. 2. Формы древесных растений с высоты полета 75 метров
a – Thuja occidentalis 'Aureospicata'; b – Pinus pumila 'Chlorocarpa'; c – Cornus alba 'Elegantissima'; d – Acer platanoides 'Drummondii'; e – Berberis vulgaris 'Atropurpurea'.

Таблица 1

Признаки дешифрирования форм древесных растений с высоты полета 75 метров

Форма растения	Признаки дешифрирования		
	Цвет кроны	Форма проекции кроны	Текстура изображения кроны
<i>Thuja occidentalis</i> 'Aureospicata'	желто-зеленый, на концах побегов ярко-золотистый	округлая	зернистая
<i>Pinus pumila</i> 'Chlorocarpa'	сизо-зеленый	неправильно-округлая	пятнистая
<i>Cornus alba</i> 'Elegantissima'	бело-зеленый	неправильно-округлая	пятнистая
<i>Acer platanoides</i> 'Drummondii'	бело-зеленый	неправильно-округлая	крупнопятнистая
<i>Berberis vulgaris</i> 'Atropurpurea'	фиолетовый	округло-длинновытянутая	полосчатая



Рис. 3. Формы древесных растений с высоты полета 20 метров

a – *Microbiota decussata* 'Northern Pride'; b – *Juniperus squamata* 'Meyeri'; c – *Thuja occidentalis* 'Filiformis'; d – *Juniperus sabina* 'Mas'.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дешифрование данных аэрофотосъемки является перспективным экспресс-методом картографирования объектов природы, коллекций ботанических садов и аналогичных ландшафтно-архитектурных объектов, при этом детальность съемки позволяет описывать и морфологические особенности растений.

Дешифрирование на аэрофотоснимках форм древесных растений, применяемых в ландшафтных композициях и ботанических коллекциях, является актуальным средством получения информации о таксонах и требует должного развития.

Данный метод позволяет получать информацию о растениях на разных этапах сезонного развития, отмечать сроки прохождения фенологических фаз и формировать базу изображений, применяемых в ландшафтной архитектуре.

Таблица 2

Признаки дешифрирования форм древесных растений с высоты полета 20 метров

Форма растения	Признаки дешифрирования				
	Цвет кроны	Форма проекции кроны	Текстура изображения кроны	Побеги	Тип ветвления побегов
<i>Microbiota decussata</i> 'Northern Pride'	светло-зеленый	неправильно-округлая	полосчатая	различимы ростовые и трофические побеги	симподиальное
<i>Juniperus squamata</i> 'Meyeri'	сизо-зеленый	неправильно-округлая	полосчатая	чешуевидные, различимы	моноподиальное
<i>Thuja occidentalis</i> 'Filiformis'	зелено-коричневый	округлая	полосчатая	нитевидные, свисающие, слаборазветвленные, различимы	дихотомическое
<i>Juniperus sabina</i> 'Mas'	сизо-зеленый	округлая	полосчатая	различимы ростовые и трофические побеги	моноподиальное

Благодарности. Авторы выражают благодарность детскому технопарку Петрозаводска «Кванториум Сампо» в лице педагога дополнительного образования К. В. Бетелева за предоставленное оборудование и помощь в проведении аэрофотосъемки.

Работа выполнялась при поддержке РФФИ (проект № 18-44-100002 p_a).

Список литературы

- Кабонен А.В., Андрусенко В.В. Веб-геоинформационная система Ботанического сада Петрозаводского государственного университета [Электронный ресурс] // HORTUS BOTANICUS. – Петрозаводск, 2018. – Т.13. – С. 356–360.
- Кашкин В.Б., Сухинин А.И. Распознавание образов // Дистанционное зондирование Земли из космоса. Цифровая обработка изображений. – М.: Логос, 2001. – С. 145–164.
- Малышева Н.В. Автоматизированное дешифрирование аэрокосмических изображений лесных насаждений. М.: Изд-во МГУЛ, 2012. – 154 с.
- Матюхин Д.Л. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 1. *Juniperus* L., *Cephalotaxus* Sieb. Et Zucc., *Taxus* L., *Torreya* Agn. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 259 с.
- Матюхин Д.Л. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 2. *Picea* A.Dietr., *Thuja* L. (монография). – М., Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 288 с.
- Ольхин Ю.В., Кабонен А.В. Разработка геоинформационной системы объекта ландшафтной архитектуры на примере парка Ямка города Петрозаводска // Экосистемы. – 2016. – Вып.6 (36). – С.46–50.
- Пузаченко М.Ю., Котлов И.П., Черненко Т.В. Технологическая схема мониторинга природных объектов с использованием ДДЗ и ГИС-технологий // Мониторинг биологического разнообразия лесов России. – М.: Наука, 2008. – С. 347–359.
- Самойлович Г. Г. Особенности технологии инвентаризации лесов с использованием аэроснимков при лесоустройстве. – Л., изд. ЛТА, 1972. – 80 с.

Kabonen A.V., Olkhin Y.V. Interpretation of the forms and morphological features of woody plants in pictures obtained bywith unmanned aerial vehicles // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 197–202.

The article describes and illustrates the photometric and morphological (structural) interpretation signs of woody plants forms (*Thuja occidentalis* 'Aureospicata', *Th. o.* 'Filiformis', *Pinus pumila* 'Chlorocarpa', *Berberis vulgaris* 'Atropurpurea', *Cornus alba* 'Elegantissima', *Acer platanoides* 'Drummondii', *Microbiota decussata* 'NorthernPride', *Juniperus squamata* 'Meyeri', *Juniperus sabina* 'Mas') based on the arboretum collection aerial photos (part of Petrozavodsk State University Botanic Garden) captured by unmanned aerial vehicles. A new methodical approach is proposed to conduct descriptions of the morphological features of plants. It was figured out that crown's shape projection, color and texture are interpreted well on the photos taken at a 75 meters hight. Separate shoots, its type of branching as well as foliage texture and type are visible on the photos made from a 20 meters hight. The article could be useful for the following cases: creation of plants morphological features descriptions in hard-to-reach places, aerial photographs interpretation, mapping, designing and inventorying landscape-architectural objects and botanical gardens collections.

Keywords: aerial photography, unmanned aerial vehicles, quadcopter, interpretation, morphology, woody plants, shape, variety

Поступила в редакцию 10.04.19

УДК 502.31+630.53

Анализ структуры системы озеленения поселка Раздольное в Крыму

Потемкина Н. В.¹, Токарь Ю. А.²

¹Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

²Северо-Западное Объединенное Лесничество

Симферополь, Республика Крым, Россия

potnava@mail.ru, tokar.y@mail.ru

Система озеленения поселка и районного центра Раздольное в Республике Крым относится к групповому типу. Фонд зеленых насаждений занимает 25 га без учета приусадебных участков, а объекты общего пользования занимают 10,48 га, что обеспечивает 14,25 м² насаждений на одного жителя и соответствует нормам озеленения курортно-рекреационных территорий юга России. Уровень озелененности поселения с учетом усадеб составляет 35,8 %. Площадь объектов озеленения невелика, что не дает возможности создания в них таких типов насаждений, как массивы и рощи. Проблемой является преобладание открытых пространств в ландшафтах почти всех объектах озеленения и малая доля хвойных растений. Это вызывает необходимость проведения реконструкции зеленых насаждений на многих территориях зеленого фонда. В балансах территорий ограниченного пользования зеленые насаждения занимают 48,1–56,4 %, общественного центра поселка – 25 %, сквера – 49,3 %, а в балансе сельского парка – 7 %. На основании последнего показателя следует рекомендовать проведение частичной реконструкции насаждений парка культуры и отдыха. На обследованных ландшафтных объектах всего произрастает 10808 деревьев, кустарников и лиан. Древесно-кустарниковые породы относятся к 33 семействам, 55 родам и 77 видам, 1 подвиду, 2 межвидовым гибридам и 10 декоративным формам. Состав древесно-кустарниковых пород, слагающих объекты единой системы озеленения, соответствует основному порайонному ассортименту Российской Федерации для зоны сухих степей. Фитосанитарное состояние насаждений в целом хорошее (92 %). Требуется проведение строгого контроля над изменением уровня озелененности поселения, восстановление периферийных защитных насаждений поселка от степных ветров.

Ключевые слова: озеленение населенных мест, сельские поселения, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Озеленение сельских поселений является одним из важнейших направлений создания привлекательных региональных культурно-туристических и курортно-рекреационных комплексов (Яковенко, 2011). Анализ системы озеленения является обязательным разделом обследования поселения для создания проектов ее совершенствования в целях повышения комфортности среды обитания людей (Севастьянов, Конокотин и др., 2012; Боговая, Теодоронский, 2014). Изучение системы озеленения поселка городского типа (пгт) Раздольное в Республике Крым проводится впервые.

Цель настоящих исследований – изучить структуру системы озеленения пгт Раздольное в Республике Крым. Задачи исследования: 1) выявить почвенно-климатические условия местности; 2) выявить типа системы озеленения; 3) определить фонд зеленых насаждений, уровень озелененности функциональных зон поселения и отдельных его объектов; 4) оценить обеспеченность населения зелеными насаждениями; 5) выявить состав дендрофлоры поселка и фитосанитарное состояние насаждений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в пгт Раздольное в 2016–2018 годы. Выявление типа системы озеленения, ее количественных показателей проводили по методике Мытищенского филиала МГТУ им. Н. Баумана (Теодоронский, Боговая, 2016) и на основе нормативных требований (СП 42.13330). Инвентаризацию зеленых насаждений проводили по стандартной методике (Методика инвентаризации..., 1997), сопоставляя с нормативными документами (Нормы

посадки..., 1988). Таксономию дендрофлоры указали по стандартным источникам (The Plant..., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Административный районный центр посёлок городского типа Раздольное расположен на северо-западе равнинной части степной зоны Крымского полуострова – на Присивашской низменности, на юго-западном побережье Каркинитского залива Черного моря. Климат – умеренно континентальный. Высота местности над уровнем моря 9 м. Климат характеризуется неустойчивым зимним периодом, со значительными колебаниями температур, обуславливающийся отсутствием постоянного снежного покрова (Климатический атлас..., 2000). Известный минимум температуры –32 °С, известный максимум +42 °С, средняя многолетняя температура составляет 10,2 °С. Продолжительность безморозного периода отмечается около 6 месяцев (Климатический атлас..., 2000). Среднегодовой уровень осадков не превышает 360 мм. Поверхностный сток проявляется слабо. Очень развита ветровая эрозия, сильно влияние северо-восточных ветров. Поселок расположен вблизи Северо-Крымского канала, ранее наблюдался уровень грунтовых вод 3 м. В настоящее время канал не функционирует, и уровень грунтовых вод постепенно понижается с вероятностью предельных значений 8–10 м. Засоление преимущественно хлоридное и сульфатно-хлоридное, натриевое или магниевое-кальциево-натриевое (Половицкий, Гусев, 1987). Поселение сформировалось на месте полынно-типчачково-ковыльных сухостепных сообществ с каштановыми почвами в сочетании со степными солонцами. Содержание гумуса в верхнем горизонте не превышает 3–4 % (Половицкий, Гусев, 1987).

Основали поселок немцы-евангелисты в 1897 году, назывался он Ак-Шейх. К 1980 году поселок считался одним из самых чистых и озелененных в Крыму. В 70-х годах XX века был заложен парк культуры и отдыха, а в 90-х годах поселок начал приходить в упадок. Основой экономической деятельности в настоящее время является сельскохозяйственное производство (растениеводство). В перспективе поселок может войти в курортно-рекреационный комплекс северо-западной части полуострова.

Согласно переписи 2014 года население поселка составляло 7352 человека. Площадь поселения 440 га. Планировка поселка сетчатого типа. Всего в пгт Раздольное насчитывается 46 улиц, наиболее значительные из которых протянулись на 0,8–2,2 км. Общественный центр занимает 3,5 га (0,8 %). Наибольшую площадь занимает зона жилой застройки, представленная двухэтажными и пятиэтажными домами, а также одноэтажными домами с приусадебными участками – 326 га (74 %). Озеленённость селитебной зоны составляет 45 % с учетом частных малых садов. В агропромышленную зону (7,5 га и соответственно – 1,7 %) входят территории зерноперерабатывающего предприятия, молокозавода, хлебозавода, ремонтно-тракторного предприятия, управления оросительных систем, строительных и энергетических предприятий. Озеленённость промзоны составляет 0,1 %. Остальная территория поселения в 103 га (23,5 %) находится в муниципальном резерве и занята в основном открытыми пространствами с рудеральной растительностью и защитными периферийными насаждениями (6,7 га). Система озеленения группового типа сформирована из объектов разных типов пользования с суммарной площадью 25 га (табл. 1).

Деревья составляют 77,1 %, а кустарники – 22,9 % от всех учтенных пород на обследованных объектах. Лианы используются в озеленении поселка крайне мало (менее 1 %), хотя для этого имеются возможности на территориях школ, больницы и парка. Вероятно, это связано с низкой культурой применения вертикального озеленения в поселениях степного Крыма в целом. Три вида лиан (девичий виноград пятилисточковый, камписис укореняющийся и плющ обыкновенный) находятся в хорошем состоянии, что позволяет рекомендовать их к более широкому использованию в данном поселке. В наибольшем количестве встречаются вяз берест, гледичия трехколючковая, плосковetchник восточный, робиния ложноакация, софора японская, бирючина обыкновенная, жимолость

Таблица 1

Структура фонда зеленых насаждений пгт Раздольное (Республика Крым)
по состоянию на 1 сентября 2018 года

№	Категории объектов ландшафтной архитектуры	Виды объектов озеленения	Преобладающие типы пространственной структуры	Преобладающие древесно-кустарниковые породы	Возраст древесных пород, лет
1	Объекты общего пользования	Сквер (0,4 га)	Полуоткрытые	Можжевельник виргинский, сосна крымская, сирень обыкновенная	50–60
		Парк культуры и отдыха (6,7 га)	Открытые, полуоткрытые	Робиния псевдоакация, софора японская, бирючина обыкновенная	40–45
2	Объекты ограниченного пользования	Школа-лицей № 1 (0,6 га)	Открытые, полуоткрытые	Плосковеточник восточный, ясень обыкновенный, роза садовая гибридная	40–50
		Школа-гимназия № 2 (1,4 га)	Открытые	Плосковеточник восточный, робиния псевдоакация, сирень обыкновенная	40–45
		Больница (1,0 га)	Открытые	Робиния псевдоакация, плосковеточник восточный, абрикос обыкновенный	40–50
		Общественный центр (0,38 га)	Открытые, полуоткрытые	Плосковеточник восточный, орех грецкий, софора японская	40–50
		Кладбище (4,82 га)	Открытые, закрытые	Плосковеточник восточный, сирень обыкновенная	50–60
3	Объекты специализированного пользования	Санитарно-защитные насаждения по периферии поселка (6,7 га)	Открытые, полуоткрытые	Робиния псевдоакация, тополь черный, вяз берест	40–50
4	Насаждения вдоль главных улиц и магистралей	ул. Ленина, ул. 30 лет Победы, Евпаторийское шоссе (3,0 га)	Открытые, полуоткрытые	Робиния псевдоакация, софора японская, ясень обыкновенный	40–60

татарская, сирень обыкновенная. Среди красивоцветущих кустарников единично встречаются бобовник анагириolistный, барбарис обыкновенный (этот вид категорически не рекомендуется выращивать на территориях поселков, граничащих с агроландшафтами полей с зерновыми злаками). В то же время положительным моментом является широкое применение в ландшафтном дизайне территорий розы гибридной садовых групп Грандифлора, Флорибунда и Чайногибридные.

Доля хвойных пород составляет 9,6 % от общей численности древесно-кустарниковых насаждений, которые представлены в основном рядовыми и групповыми посадками на территориях школ и государственных учреждений. Из хвойных пород 97 % от общего

количества экземпляров составляют плосковеточник восточный и можжевельник виргинский. Сосны крымская и брутская пицундская, занесенные в Красную книгу, образуют эффектные дендрогруппы, отделяющие здания от проезжей части улиц.

Таксономический анализ дендрофлоры поселка выявил, что древесно-кустарниковые породы относятся к 33 семействам, 55 родам и 77 видам, 1 подвиду, 2 межвидовым гибридам и 10 сортам. На обследованных ландшафтных объектах всего произрастает 10808 деревьев, кустарников и лиан (табл. 2).

Таблица 2

Состав дендрофлоры пгт Раздольное (Республика Крым)

Вид растения	Количество экземпляров на объекте, шт.									Всего, шт.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Cupressaceae (8,9 %)										
<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	112	39	199	33	456	21	16	33	-	879
<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco 'Globosa'	-	-	3	5	-	-	-	15	-	23
<i>Juniperus virginiana</i> L.	-	-	-	-	24	40	-	-	-	64
Pinaceae (0,7 %)										
<i>Cedrus atlantica</i> Manetti	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Picea pungens</i> Engelm.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Picea pungens</i> Engelm. 'Glaucua'	-	-	-	-	-	8	5	-	-	13
<i>Pinus brutia</i> Ten.	-	-	-	-	-	-	3	-	-	3
<i>Pinus nigra</i> J.F. Arnold ssp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe	16	2	1	-	8	18	4	-	-	49
Taxaceae (0,1 %)										
<i>Taxus baccata</i> L. 'Fastigiata'	-	-	-	-	-	10	-	-	-	10
Adoxaceae (0,02 %)										
<i>Sambucus nigra</i> L.	-	-	1	1	-	-	-	3	-	2
Araliaceae (0,01 %)										
<i>Hedera helix</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Anacardiaceae (0,3 %)										
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	34	-	-	-	-	-	-	-	-	34
Bignoniaceae (0,04 %)										
<i>Campsis radicans</i> (L.) Seem.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2
<i>Catalpa bignonioides</i> Walter	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2
Berberidaceae (0,01 %)										
<i>Berberis vulgaris</i> L. 'Atropurpurea'	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1

Таблица 2
Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Betulaceae (0,2 %)										
<i>Betula pendula</i> Roth.	-	2	4	4	-	5	5	-	-	20
<i>Corylus avellana</i> L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Buxaceae (0,1 %)										
<i>Buxus sempervirens</i> L.	46 п. м	-	1	1	2 шт., 10 пог. м	4 шт., 23 п. м	-	1	-	9 шт., 56 п. м
Cannabaceae (0,2 %)										
<i>Celtis australis</i> L.	29	-	-	-	-	-	-	-	-	29
Caprifoliaceae (2,4 %)										
<i>Lonicera tatarica</i> L.	118	-	13	2	14	-	46 п. м	102 шт., 600 п. м	-	249 шт., 646 п. м
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	16 шт., 440 п. м	-	16 шт., 440 п. м
Cornaceae (0,2 %)										
<i>Cornus sanguinea</i> L.	-	-	1	14	-	1	-	2	-	18
Celastraceae (0,8 %)										
<i>Euonymus europaea</i> L.	84	-	-	-	-	-	-	-	-	84
Elaeagnaceae (0,3 %)										
<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	6	5	11	-	-	-	-	-	9	31
Fabaceae (17,8 %)										
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	63	3	9	4	4	-	-	44	235	362
<i>Laburnum anagyroides</i> Medic.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	388	21	61	92	12	56	23	186	615	1454
<i>Cercis siliquastrum</i> L.	4	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Styphnolobium japonicum</i> (L.) Schott.	63	-	-	1	6	-	10	31	-	111
Fagaceae (0,01 %)										
<i>Quercus petraea</i> Liebl.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Grossulariaceae (0,1 %)										
<i>Ribes nigrum</i> L.	1	-	8	-	-	-	-	-	-	9
Hydrangeaceae (0,5 %)										
<i>Philadelphus coronarius</i> L.	48 шт., 100 п. м	-	-	3	-	-	-	3	-	54 шт., 100 п. м
Juglandaceae (0,6 %)										
<i>Juglans regia</i> L.	3	-	28	3	5	1	6	13	-	59
Malvaceae (0,07 %)										
<i>Hibiscus syriacus</i> L.	-	-	-	1	-	-	-	6	-	7

Таблица 2
Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Moraceae (0,9 %)										
<i>Morus alba</i> L.	-	-	6	18	4	-	1	17	-	46
<i>Morus nigra</i> L.	4	-	10	14	-	1	1	16	-	46
Oleaceae (15,6 %)										
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	62	36	43	6	-	1	9	127	243	527
<i>Fraxinus excelsior</i> L. 'Pendula'	-	-	1	18	-	-	-	-	-	19
<i>Forsythia europaea</i> Degen et Bald.	13	-	-	2	-	-	-	3	-	18
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	752 шт., 727 п. м	6	17	14	15	4 шт., 23 п. м	1 шт., 105 п. м	116 шт., 1240 п. м	-	925 шт., 2095 п. м
<i>Syringa vulgaris</i> L.	44 шт., 213 п. м	2	52	11	38	11	3	36	-	197 шт., 213 п. м
Platanaceae (0,2 %)										
<i>Platanus × acerifolia</i> (Aiton.) Willd	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Platanus orientalis</i> L.	-	-	10	-	-	5	-	-	-	15
Rosaceae (10 %)										
<i>Chaenomeles japonica</i> (Thunb.) Lindl. ex Spach.	78	-	-	-	-	-	-	-	-	78
<i>Cydonia oblonga</i> Mill.	1	-	1	-	-	-	-	-	-	2
<i>Malus domestica</i> L.	8	-	-	-	-	-	-	-	-	8
<i>Padus racemosa</i> L.	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2
<i>Prunus armeniaca</i> L.	15	2	44	34	16	3	-	31	12	157
<i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	25	1	6	13	12	1	2	5	2	67
<i>Prunus cerasifera</i> 'Pissardii' Carr.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2
<i>Prunus cerasus</i> L.	-	-	2	1	-	-	-	-	-	3
<i>Prunus domestica</i> L.	-	-	6	-	-	-	-	-	-	6
<i>Prunus dulcis</i> (Mill.) D.A.Webb.	1	-	10	2	-	-	-	-	-	13
<i>Physocarpus opulifolia</i> L.	4	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Pyrus communis</i> L.	4	-	-	-	-	1	-	-	-	5
<i>Rosa canina</i> L.	289	1	11	-	8	2	-	21	-	332
<i>Rosa × hybrida</i> hort.	7	102	2	15	128	25	60	16	-	355
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<i>Spiraea cantoniensis</i> Lour.	7	-	-	-	-	-	-	-	-	7
<i>Spiraea × vanhouttei</i> (Briot.) Zabel.	43	-	2	-	-	-	-	-	-	45

Таблица 2
Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Salicaceae (28,7 %)										
<i>Populus alba</i> L.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Populus alba</i> L. ' <i>Pyramidalis</i> '	-	2	6	10	-	-	-	-	-	18
<i>Populus nigra</i> L. ' <i>Italica</i> '	22	9	7	-	-	-	-	3047	-	3085
<i>Salix alba</i> 'Pendula' L.	1	-	-	-	-	-	-	-	4	5
Sapindaceae (1,2 %)										
<i>Acer negundo</i> L.	1	1	6	13	-	1	-	5	-	27
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	7	-	20	3	-	8	-	6	-	44
<i>Acer pseudoplatanus</i> L. 'Purpurea'	-	-	2	-	-	-	-	-	-	2
<i>Acer tataricum</i> L.	-	15	18	-	-	-	-	-	-	33
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	1	-	-	3	5	8	1	1	-	19
Simaroubaceae (0,6 %)										
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	-	3	35	9	-	-	4	8	-	59
Solanaceae (0,05 %)										
<i>Lycium barbatum</i> L.	-	-	-	5	-	-	-	1	-	6
Tamaricaceae (0,6 %)										
<i>Tamarix tetrandra</i> Pall.	64	-	-	-	-	-	-	-	-	64
Tiliaceae (0,04 %)										
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	-	-	-	2	-	2	-	-	-	4
Ulmaceae (9,2 %)										
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Ulmus minor</i> Mill.	29	27	67	-	-	-	1	-	824	948
<i>Ulmus pumila</i> Dieck ex Koelue	-	-	3	-	-	-	-	-	-	3
Vitaceae (0,01 %)										
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> Planch.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1

Примечание к таблице. 1 – Парк культуры и отдыха; 2 – Школа-лицей № 1; 3 – Школа-гимназия № 2; 4 – Больница; 5 – Кладбище; 6 – Сквер им. А. А. Омесова и ул. 30 лет Победы; 7 – Администрация, ЗАГС, Полиция; 8 – Улицы Ленина и Евпаторийское шоссе; 9 – Защитные насаждения; п. м. – погонные метры.

Следует отметить разное состояние сосны крымской (49 экз.) и пицундской (3 экз.) на ландшафтных объектах поселка. На территории парка сосна крымская сильно поражена сосновым хермесом, эти растения могут погибнуть в ближайшие 5–10 лет. В хорошем состоянии эта порода находится на других объектах поселения. Особо положительным примером для других поселений служит эффективное применение в озеленении тиса ягодного (10 экз.). Малоценные тополя белый и черный, вяз берест, гледичия трехколючковая многочисленны, они высажены преимущественно в защитных насаждениях по периферии парка и всего поселка. Эти породы успешно поддерживают ветрозащитные, пыле- и газозащитные функции ландшафтов объектов озеленения.

На всех обследованных территориях преобладает открытый тип пространственной структуры, при том, что в условиях степной зоны страны суммарная доля закрытых и

полуоткрытых пространств на объектах озеленения должна суммарно составлять 80–85 % (Боговая, Теодоронский, 2014). По проведенным исследованиям в пгт Раздольное фактический показатель значительно ниже и составляет 46 % (табл. 3). Например, в балансе территории парка культуры и отдыха пустыри с дерновым покрытием занимают 56 % (Токарь, Потемкина, 2015).

Таблица 3

Соотношение типов пространственной структуры на объектах озеленения пгт Раздольное (Республика Крым)

№ п/п	Название объекта озеленения	Типы пространственной структуры (га)			Площадь объекта (га)
		Открытые	Полуоткрытые	Закрытые	
1	Парк культуры и отдыха	3,77	1,87	1,06	6,7
2	Школа-лицей №1	0,55	0,05	-	0,6
3	Школа-гимназия № 2	0,42	0,7	0,28	1,4
4	Сквер им. Ленина, Ул.30 лет Победы	0,14	0,21	0,05	0,4
5	Больница	0,5	0,5	-	1
6	Администрация, ЗАГС, полиция	0,12	0,26	-	0,38
7	Кладбище	2,72	-	2,1	4,82
Всего (га)		8,22	3,59	3,49	15,3
Всего (%)		54	23	23	100

Фитосанитарное состояние зеленых насаждений в поселке преимущественно хорошее: в парке – 93 %, на территории школы-лицей № 1 – 97,5 %, школы-гимназии № 2 – 93,7 %, больницы – 87,2 %, кладбища – 99 %, сквера им. А. А. Замесова и ул. 30 лет Победы – 96 %, общественного центра – 94,5 %, ул. Ленина и Евпаторийского шоссе – 88 %, в защитных насаждениях в хорошем и удовлетворительном – 85 %.

ВЫВОДЫ

1. На территории пгт Раздольное периодически бывают ледяные дожди и постоянно отмечается интенсивная дефляция, поэтому требуется размещение на ландшафтных объектах древесно-кустарниковых пород определенных экологических групп: морозоустойчивых и относительно морозоустойчивых, засухоустойчивых и относительно засухоустойчивых, олиготрофов и мезотрофов, солеустойчивых и средне солеустойчивых растений.

2. Групповая система озеленения пгт Раздольное сформирована ландшафтными объектами всех типов пользования. Однако, площадь объектов невелика, что не дает возможности создания в них таких типов насаждений, как массивы и рощи. Это отражается на общем восприятии архитектурно-пространственных решений поселения. Проблемой является преобладание открытых пространств в ландшафтах почти всех объектах озеленения. Это вызывает необходимость проведения реконструкции зеленых насаждений на многих территориях зеленого фонда.

3. Общий зеленый фонд поселения занимает 25 га без учета приусадебных участков, а объекты общего пользования занимают 10,48 га, что обеспечивает 14,25 м² насаждений на одного жителя и соответствует нормам озеленения курортно-рекреационных территорий юга страны. Уровень озелененности поселения с учетом усадеб составляет 35,8 %.

4. На обследованных ландшафтных объектах всего произрастает 10808 деревьев, кустарников и лиан. Древесно-кустарниковые породы относятся к 33 семействам, 55 родам и 77 видам, 1 подвиду, 2 межвидовым гибридам и 10 сортам. Состав древесно-кустарниковых пород, слагающих объекты единой системы озеленения, соответствует основному порайонному ассортименту Российской Федерации для зоны сухих степей. Фитосанитарное состояние насаждений в целом хорошее (92 %).

5. В балансах территорий ограниченного пользования зеленые насаждения занимают 48,1–56,4 %, общественного центра поселка – 25 %, сквера – 49,3 %, а в балансе сельского парка – 7 %. На основании последнего показателя следует рекомендовать проведение частичной реконструкции насаждений парка культуры и отдыха.

6. Требуется проведение строгого контроля над изменением уровня грунтовых вод почв, чтобы не допустить их вторичного засоления. Поэтому создание и реконструкция объектов озеленения должны ориентироваться на увеличение влажности воздуха в местах отдыха жителей и гостей поселка, восстановление периферийных защитных насаждений поселка и неполивную систему ухода за насаждениями.

Список литературы

- Боговая И. О., Теодоронский В. С. Озеленение населенных мест. – СПб: Лань, 2014. – 240 с.
 Климатический атлас Крыма. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. – 118 с.
 Методика инвентаризации городских зелёных насаждений. – М.: АКХ им. А. Памфилова, 1997. – 10 с.
 Нормы посадки деревьев и кустарников городских зеленых насаждений. – М.: ОНТИ АКХ им. Памфилова, 1988. – 48 с.
 Половицкий И. Я., Гусев П. Г. Почвы Крыма и повышение их плодородия. – Симферополь: Таврия, 1987. – 152 с.
 Севастьянов А. В., Конокотин Н. Г., Кранц Л. А. и др. Градостроительство и планировка населенных мест. – М.: Колос-С, 2012. – 398 с.
 СП 42.13330 «СНиП 2.07.01-89. Градостроительство. Планировка и застройка городских и сельских поселений». – М.: МинСтрой и ЖКХ РФ, 2016. – 98 с.
 Теодоронский В. С., Боговая И. О. Ландшафтная архитектура с основами проектирования. – М.: Форум, 2016. – 304 с.
 Токарь Ю. А., Потемкина Н. В. Комплексная оценка территории Раздольненского парка Республики Крым // Научный альманах. – 2015. – № 7 (9). – С. 1073–1080.
 Яковенко И. М. Стратегия развития туристско-рекреационного комплекса Крыма – 2020 (Проект) / Ассоциация предпринимателей сферы гостеприимства Крыма, Министерство курортов и туризма АР Крым. – Симферополь, МинКиТ, 2011.
 The Plant List. Version 1.1. [Электронный ресурс]. 2013. – Режим доступа: <http://www.theplantlist.org>. (дата обращения 15.09.2018).

Potiomkina N. V., Tokar J. A. Analysis of greenery system in village Razdolnoye in Crimean Republic // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 203–211.

The greenery system of region center settlement Razdolnoye in Crimean Republic belongs to group type. The fund of green plantations occupies 25 hectar without account of homesteads. The landscape objects of common using occupies 10.48 hectar, this reading provides for the green plantations area about 14.25 m² per one villager. This reading up to standard of greenery in heath-resort territories in south regions in Russia. The greenery level of settlement with account of homesteads is 35.8 p.c. The area of landscape objects is not large, that's why there is no opportunities for projection of groves and man-made forests. The main problem of objects are great part of open spaces and small share of coniferous plants in landscapes. This occasion needs the reconstruction of many green plantations. Plantations occupy 48.1–56.4 p.c. in balances of territories of limit using, 25 p.c. of public center in settlement, 49.3 p.c. of public garden and 7 p.c. of country park. That's why we recommend particular reconstruction of green plantations in park. In general 10808 trees, shrubs and climbing plants were discovered in landscape objects. This plants belongs to 33 families, 55 genera, 77 species, 1 subspecies, 2 hybrids and 10 decorative forms. Assortment of decorative plants in united system of landscape objects up to region standard for drysteppe's zone in Russia. Wholly phytosanitary condition of green plantations is good (92 p.c.). It needs regular monitoring of greenery provision of population and creation of green belt of settlement for the protection for steep winds.

Key words: greening in settlements, village settlements, Crimea.

Поступила в редакцию 20.11.18

УДК 581.522.4

К изучению ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* Manden. в Ботаническом саду Воронежского госуниверситета

Лепешкина Л. А.

Воронежский государственный университет
Воронеж, Россия
lilez1980@mail.ru

В работе представлены результаты изучения ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* в ботаническом саду Воронежского госуниверситета. Выявлено 6 ценопопуляций *H. sosnowskyi*, которые входят в состав рудерально-лесных, лесных, опушечно-лесных и луговидных сообществ. Ценопопуляции отнесены к нормальному, регрессивному и ложноинвазионному типу. Альфа – разнообразие фитоценозов с *Heracleum sosnowskyi* насчитывает 8–20 видов на 10 м². Таксономический анализ флоры сообществ с участием *H. sosnowskyi* показал, что наиболее крупными по числу видов являются семейства Asteraceae (12 видов), Rosaceae (9 видов), Lamiaceae (6 видов) и Poaceae (5 видов). Во флоре изученных ценозов с участием *H. sosnowskyi* доминируют синантропные виды растений. Доля их участия колеблется от 62,5 % до 100 %. В основном это растения мезофильного сорно-лугового и сорно-рудерального нитрофильного широколиственного с доминированием длиннокорневищных многолетних биоморф. Доля индигенных луговых и опушечно-луговых мезофильных видов в среднем около 16 %. Индекс толерантности *H. sosnowskyi* по диапазону экологических шкал равен 0,81, что соответствует эвривалентной группе толерантности и эврибионтной фракции видов. Местообитания *H. sosnowskyi* охватывают незначительную часть экологического ареала вида, экологическое пространство ЦП варьирует от 6 до 33 %. На территории ботанического сада *H. sosnowskyi* расселяется в сообществах залежных участков и открытых освещённых днищах балок, где развиты черноземы выщелоченные и оподзоленные. Увеличение рекреационной нагрузки и осветление местообитаний ведут к увеличению численности генеративных особей в некоторых локусах.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, инвазионный вид, ценопопуляция, ботанический сад.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время актуальными являются вопросы изучения экологии и биологии инвазионных видов растений. Одним из таких видов является борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) – двулетнее или многолетнее монокарпическое растение. В пределах естественного ареала он произрастает в лесном поясе гор Кавказа и Закавказья, в высококотравье альпийских лугов (Сацыперова, 1984).

Борщевики как перспективные силосные травы проходили испытание в различных растениеводческих учреждениях, в том числе, в ботаническом саду имени профессора Б. М. Козо-Полянского Воронежского госуниверситета. Семена *H. sosnowskyi* были получены из Ботанического института имени В. П. Комарова Российской академии наук. На широте Воронежа семенная продуктивность борщевика в среднем составляла 18 тысяч семян с одного растения (Николаев, Сафонова, 1985). После распада СССР широкомасштабная и долгосрочная программа по культивированию и дальнейшему исследованию рода *Heracleum* была свернута. В настоящее время *H. sosnowskyi* встречается в странах Восточной Европы и по всей европейской части России, занесен в Черную книгу Средней полосы России со статусом transformers (Виноградова и др., 2010). Включен в предварительный «black list» по Воронежской области также со статусом transformers (Лепешкина и др., 2016).

Экспансия *H. sosnowskyi* в условиях Среднерусской лесостепи началась в конце 1980-х годов когда он осваивал обочины дорог, пустыри, свалки, заброшенные сельскохозяйственные угодья. Последние двадцать лет *H. sosnowskyi* обычен в сельских поселениях, крупных городах, парках и заповедниках (Ламан и др., 2009), активен в местах интродукции (Лепешкина и др., 2016). Изучение сообществ с участием *H. sosnowskyi* имеет важное научно-практическое значение. Выявление причин его активного расселения и

проникновения в различные типы местообитаний позволит разработать биологические способы борьбы с агрессивным инвазионным видом.

Целью наших исследований явилось изучение ценопопуляций (ЦП) *H. sosnowskyi* и сообществ с его участием в пределах крупного первичного центра его культивирования на территории города Воронежа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общая характеристика района исследования. Исследования проводили в ботаническом саду им. профессора Б. М. Козо-Полянского Воронежского госуниверситета, который располагается в северной части города Воронежа (39°22' с. ш., 51°40' в. д.), имеет статус памятника природы регионального значения площадью 72,3 га. На его территории располагаются сообщества широколиственных лесов, луговых степей и многолетних залежей, в которых происходит расселение многих дичающих интродуцентов.

Материалы и методы. В период с 2004 по 2018 год проводили полевые исследования ЦП *H. sosnowskyi* методом учетных площадок. С помощью GPS – навигатора фиксировали общий контур ЦП, в пределах которого закладывали площадки по 100 м², 10 м² и 1 м². Учитывали прегенеративные и генеративные растения. Проводили измерения биометрических показателей: среднюю высоту вегетирующих и генеративных особей. Оценивали плотность ЦП на единицу площади.

Для характеристики фитоценозов с участием *H. sosnowskyi* использовали общепринятые методы описания растительных сообществ (Ипатов, Кирикова, 1997). За периоды 2004–2006 годов, 2008–2009 годов и 2011–2018 годов сделаны 67 описаний. Названия классов растительности даны по системе синтаксонов Браун-Бланке (Миркин и др., 2002; Абрамова, 2012). Оценку экологического пространства ЦП *H. sosnowskyi* проводили на основе обработки 28 геоботанических описаний по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983) в программе *Cyganov_scale_new alg* (Бузук, Созинов, 2009). Использовали средние арифметические значения следующих параметров: терморежим климата (Тм), континентальность климата (Кп), аридность/гумидность климата (Om), криоклиматический (Сг), влажность почв (Hd), трофность почв (Тг), богатство почв азотом (Nt), кислотность почв (Rc), освещенность/затенение (Lc), переменность увлажнения (Fh).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В пределах ботанического сада выявлено 6 ценопопуляций *H. sosnowskyi*, которые входят в состав рудерально-лесных, лесных, опушечно-лесных и луговидных сообществ. В таблице 1 приведена характеристика ценопопуляций *H. sosnowskyi* по состоянию на 2014 год.

Ценопопуляция 1 занимает площадь 830 м² на пологом выровненном склоне балки с осложненным микрорельефом на черноземе выщелоченном среднегумусном среднесуглинистом. В период 2009–2012 годов наблюдалось увеличение числа генеративных растений в ЦП с 5 до 10 особей, 2012–2016 годов – с 10 до 23. Общее проективное покрытие – 85 %. Среди разнотравья отмечены: *Aegoropodium podagraria* L., *Poa angustifolia* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Lamium maculatum* (L.) L., *Urtica dioica* L., *Dipsacus pilosus* L., *Taraxacum officinale* F.H. Wigg., *Geranium pratense* L. и др. В сложении флористического окружения участвуют 15 видов из 9 семейств. Данное сообщество по системе синтаксонов Браун-Бланке (Миркин и др., 2002; Абрамова, 2012) относится к классу *Artemisietea vulgaris*.

Ценопопуляция 2 располагается по днищу балки на черноземе оподзоленном среднегумусном среднесуглинистом. С 2004 года по 2012 год ЦП увеличила свою площадь с 433 м² до 1476 м² и образовала два изолированных локуса.

Локус 1 размещается напротив центральной дороги ботанического сада (рис. 1). В 2004–2006 годах здесь наблюдалось массовое цветение *H. sosnowskyi* – более 120 генеративных растений. Высота их достигала 3,15 м, проективное покрытие – 100 %, а площадь локуса достигла 968 м². В 2012 году обнаружено 52 цветущих растения *H. sosnowskyi* высотой не

более 2,00 м, в 2013 году – 24, а в 2016 – 12. Элиминация генеративных особей связана с быстрым развитием древесного яруса из *Acer negundo*, что привело к сильному затенению местообитания. В настоящее время локус занимает не более 300 м². Во флористическом окружении: *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Arctium lappa* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Lysimachia nummularia* L., *Ballota nigra* L., *Veronica chamaedrys* L., *Glechoma hederacea* L., *Taraxacum officinale*, *Leonurus quinquelobatus* Gilib. и др. Всего 16 видов из 10 семейств. Наиболее крупные по числу видов семейства *Lamiaceae* – 25 % и *Asteraceae* – 18,8 %. Присутствие моновидовых семейств *Urticaceae*, *Salicaceae*, *Aceraceae* свидетельствует об ослаблении ценоотических связей. Сообщество с *H. sosnowskyi* по днису балки отнесено к классу *Galio-Urticetea*. Рубки ухода осенью 2016 и 2017 годов с последующим осветлением местообитания *H. sosnowskyi* привели к увеличению числа генеративных особей до 214.

Таблица 1

Характеристика ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* (2016 г.)

Характеристики	Номера ценопопуляций					
	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6
А	1	2	2	1	2	1
α (на 10 м ²)	15	16	17	8	17	20
Ис/%	80,0	93,3	94,5	62,5	82,3	88,9
ПЦП на 1 м ²	2–3	1–2	1	3–5	2–3	3–5
h, м	1,85–1,94	1,34–1,84	1,67–1,80	1,65–1,85	(-)	1,93–2,17
Тип ЦП	N	R	R	R	FI	N

Примечание к таблице. ЦП – ценопопуляции; А – количество ярусов в сообществе; α – число видов на единицу площади; Ис – доля синантропных видов растений во флоре сообщества, выраженная в %; ПЦП – плотность ценопопуляции на 1 м²; h – высота растений *H. sosnowskyi* в генеративной фазе; (-) – данные по h не представлены, так как генеративные растения не обнаружены; N – ЦП нормального типа; R – ЦП регрессивного типа; FI – ЦП ложноинвазионного типа.

Локус 2 расположен в окрестностях жилых строений по днису балки в северной части ботанического сада. В период с 2010 по 2018 год отмечено уменьшение числа генеративных растений *H. sosnowskyi* с 14 до 5, а их высоты с 1,97 м до 1,68 м. Такая тенденция связана с увеличением сомкнутости крон *Acer negundo* (0,4–0,5). В составе ценофлоры представлены 13 видов из 7 семейств. В древесно-кустарниковом ярусе произрастают *Acer negundo*, *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. и *Vitis amurens* Rupr. Общее проективное покрытие – 95 %. В травянистом ярусе – *Arctium lappa*, *Aegopodium podagraria*, *Galium aparine* L., *Lamium maculatum*, *Solidago canadensis* L., *Silphium perfoliatum* L., *Impatiens parviflora* DC. Наибольшее участие в сложении ценофлоры принимают семейства *Asteraceae* и *Lamiaceae* – по 23 %. Сообщество отнесено к классу *Robinietae*.

Ценопопуляция 3 формируется с 2009 года по северо-восточной границе ботанического сада (экотон «лесной фитоценоз – пахотные земли») на выровненном участке с осложненным микрорельефом на черноземе выщелоченном среднегумусном среднесуглинистом. В 2012 году ЦП занимала 955 м², насчитывалось 69 генеративных особей высотой 2,70 – 2,89 м. В 2013 году после осенней распахки местообитания произошло массовое развитие плотных моnodоминантных зарослей *Helianthus tuberosus* L., что привело к элиминации прегенеративных и генеративных особей *H. sosnowskyi*. Летом 2014 года были обнаружены только 2 цветущих экземпляра высотой 1,67–1,80. Во флоре сообщества выявлено 17 видов из 10 семейств: *Helianthus tuberosus*, *Artemisia vulgaris* L., *Plantago major* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Stellaria holostea* L., *Poa angustifolia*, *Fragaria viridis* (Duchesne) Weston, *Veronica chamaedrys*, *Pulmonaria obscura* Dumort., *Tanacetum vulgare* L. и др. Древесный ярус формирует *Acer negundo*, высотой 4–8 м. Сомкнутость крон 0,1–0,2. В

видовом отношении наиболее представлено семейство *Asteraceae* – 23,5 %. Сообщество отнесено к классу *Artemisietea vulgaris*.

Ценопопуляция 4 располагается на выровненном участке с осложненным микрорельефом на черноземе выщелоченном среднегумусном среднемощном среднесуглинистом. Входит в состав залежного фитоценоза и занимает около 400 м². Для ЦП характерны вспышки численности прегенеративных особей. Например, в середине мая 2011 года на 10 м² насчитывалось от 211 до 258 семян *H. sosnowskyi* высотой 0,31–0,48 м. К середине июня выпали почти 35 % семян. Цветущих растений *H. sosnowskyi* в этот год не отмечено.



Рис. 1. Ценопопуляция 2 *Heracleum sosnowskyi* по днищу балки (локус 1)

В 2013–2014 годах увеличивается фитоценотическая роль *Solidago canadensis*. Генеративные особи *H. sosnowskyi* в числе 3 найдены на границе залежи. Разнотравье слагают *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Oenothera biennis* L., *Ranunculus polyanthemos* L. и *H. sosnowskyi*. Местами встречается самосев *Acer tataricum* L. и *Acer platanoides* L. Всего 8 видов из 7 семейств. Во флоре сообщества представлены, в основном, моновидовые семейства. Участие аборигенных растений в разнотравье снижено, только *Elytrigia repens* успешно конкурирует с чужеродными видами в силу своей эвритопности, вегетативной подвижности и высокого репродуктивного потенциала. Сообщество отнесено к классу *Artemisietea vulgaris*.

Ценопопуляция 5 занимает около 200 м² под пологом лесного сообщества на черноземе выщелоченном среднегумусном среднемощном среднесуглинистом в восточной части ботанического сада. Имеются участки насыпных холмов из суглинистого почвогрунта и строительного мусора. ЦП относится к инвазионному типу. Из-за высокой затененности местообитания *H. sosnowskyi* не вступает в генеративную фазу, но ежегодно наблюдается появление новых семян, так как его семена легко разносятся антропохорным способом из других ЦП. Флористическое окружение слагают 18 видов из 12 семейств. В первом ярусе – *Acer platanoides*, второй и третий (кустарниковый) ярусы не развиты. Сомкнутость крон 0,6–0,7. Травянистый покров сильно разрежен. Среди трав представлены: *Aegopodium podagraria*, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Sonchus oleraceus* L., *Lactuca serriola* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Galium aparine*, *Geum urbanum* L., *Asarum europaeum* L., *Festuca altissima* All., *Urtica dioica* и др. По числу видов лидирует семейство *Asteraceae* – 33,3 %. Сообщество отнесено к классу *Querco-Fagetea*.

Ценопопуляция 6 сформировалась на залежном участке близ арборетума и занимает более 600 м². По состоянию на 2014 год это самая крупная по числу генеративных особей ЦП *H. sosnowskyi*. В 2013 году на 10 м² насчитывалось 25–27, а в 2014 году – 23–25, 2018 году – 52 генеративных растения. В составе ценофлоры выявлено 24 вида из 15 семейств. Преобладают виды высокорослого сорно-лугового разнотравья. Во флористическом окружении представлены эргазофиты: *Silphium perfoliatum* L., *Solidago canadensis*, *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg., *Lupinus polyphyllus*. Сообщество отнесено к классу *Artemisietea vulgaris*.

Таксономический анализ флоры сообществ с участием *H. sosnowskyi* показал, что наиболее крупными по числу видов являются семейства *Asteraceae* (12 видов), *Rosaceae* (9 видов), *Lamiaceae* (6 видов) и *Poaceae* (5 видов). Участие остальных семейств заметно снижено, но обилие и проективное покрытие отдельных видов, входящих в их состав может быть высоким. Так, местами очень активны представители семейств *Aceraceae* (*Acer negundo*), *Urticaceae* (*Urtica dioica*) и *Balsaminaceae* (*Impatiens parviflora*). Во флоре изученных сообществ с участием *H. sosnowskyi* доминируют синантропные виды растений. Доля их участия колеблется от 62,5 % до 100 %. В основном это растения мезофильного сорно-лугового и сорно-рудерального нитрофильного широколиственного с доминированием длиннокорневищных многолетних биоморф. Доля индигенных луговых и опушечно-луговых мезофильных видов в среднем около 16 %. *H. sosnowskyi*, выступая в качестве доминанта или содоминанта, сильно влияет на состав, структуру и аспект фитоценозов. В сообществах с более высоким покрытием *H. sosnowskyi* и других чужеродных видов растений наблюдается низкое видовое богатство индигенофитов, которые более активны в малонарушенных естественных фитоценозах ботанического сада. Элиминация аборигенной флоры в результате фитоинвазий в наземных экосистемах отмечается многими исследователями (Биологические инвазии..., 2004; Золотухин и др., 2010; Виноградова и др., 2010; Лепешкина и др., 2016). Следует отметить, что некоторые инвазионные виды (*Acer negundo*, *Helianthus tuberosus*, *Solidago canadensis*), успешно конкурируют с *H. sosnowskyi*, а иногда и вытесняют его в ходе растительных флуктуаций и сукцессий.

Индекс толерантности (*It*) *H. sosnowskyi* по диапазону шкал Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983) равен 0,81, что соответствует эвривалентной группе толерантности и эврибионтной фракции видов. Амплитуда экологического пространства ЦП *H. sosnowskyi* соответствует: Тм (8,5–9,1) – эуноморальной экологической группе, Кп (8,6–9,0) – материковой экологической группе, Ом (7,7–8,0) – семиаридной, Сг (7,8–8,8) – субкритермной-гемикритермной, Hd (11,3–12,2) – сухолесолуговой-свежелесолуговой, Тг (6,9–8,4) – гликосемизвтрофной-гликосубэвтрофной, Nt (6,3–8,0) – субнитрофильной-нитрофильной, Rc (6,9–7,5) – субацидофильной, Lc (3,0–4,2) – кустарниковой-разреженнолесной, Fh (5,8–6,8) – гемиконтрастотрофильной-субконтрастотрофильной экологической группе (табл. 2).

Таблица 2

Экологическая характеристика ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi*

№ ЦП	Экологические параметры									
	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Nt	Rc	Lc	Fh
1	8,5	9,0	7,7	7,8	12,2	7,1	8,0	6,9	3,8	5,8
2	8,5	8,7	7,7	8,0	11,5	7,9	7,0	7,5	3,5	6,6
3	9,1	8,8	7,8	8,8	11,3	8,4	7,1	7,2	3,2	6,8
4	8,7	8,6	7,8	8,3	11,5	7,5	8,0	7,1	3,4	6,6
5	8,6	8,7	8,0	7,9	12,1	6,9	7,5	7,2	4,2	6,1
6	8,7	8,8	7,8	8,2	11,4	7,1	6,3	7,1	3,0	6,8

По шкалам местообитания *H. sosnowskyi* охватывают незначительную часть экологического ареала вида. Экологическое пространство его ЦП варьирует от 6 до 33 %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории ботанического сада *Heracleum sosnowskyi* расселяется в сообществах залежных участков и открытых освещённых днищах балок, где развиты черноземы выщелоченные и оподзоленные. На склонах с кустарниковой, лесной растительностью и лугово-степными сообществами *H. sosnowskyi* встречается единично. В разнотравно-злаковых фитоценозах на склонах западной экспозиции с сильно смытыми малогумусными супесчаными слабозадернованными почвами *H. sosnowskyi* не отмечен.

В отличие от более северных регионов европейской России, где *H. sosnowskyi* практически не заходит под полог лесов (Гельтман и др., 2009), в условиях ботанического сада (Центрально-Черноземный регион) в трех местообитаниях присутствует древесный ярус. Причем, в двух из них он формируется в последние 7–12 лет при участии *Acer negundo*, что ведет к значительному снижению ценотической активности *H. sosnowskyi*.

Видовое разнообразие сообществ с *H. sosnowskyi* невелико (8–20 видов на 10 м²). Анализ флоры ценозов с участием *H. sosnowskyi* показал, что семейства *Asteraceae* (12 видов), *Rosaceae* (9 видов), *Lamiaceae* (6 видов) и *Poaceae* (5 видов) являются наиболее крупными по числу видов. Сводный состав флоры всех описаний включает 49 видов из 25 семейств. В Латвии в сообществах с *H. sosnowskyi* отмечено 54 вида (Laiviņš, Gavrilova, 2003).

Постоянными компонентами фитоценозов с *H. sosnowskyi* являются: *Solidago canadensis*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*, *Lamium maculatum* – в 50 % описаний; *Acer tatarica*, *Arctium lappa*, *Aegopodium poagraria*, *Elytrigia repens* – 67 % описаний; *Acer negundo*, отмеченный в 83 % описаний.

В условиях ботанического сада *H. sosnowskyi* формирует нормальные, регрессивные и ложноинвазионные ЦП. Наблюдается активное формирование новых (инвазионных) ЦП *H. sosnowskyi* в условиях, где отсутствуют такие лимитирующие факторы, как высокая сомкнутость крон, плотные кустарниковые заросли или задернованные участки, препятствующие прорастанию семян и нормальному развитию растений. На территории ботанического сада Воронежского госуниверситета ЦП *H. sosnowskyi*, с учетом всех выявленных местообитаний, занимают около 0,5 га. Дальнейший прогноз его расселения зависит от режима природопользования. Увеличение рекреационной нагрузки и осветление полога в ходе рубок ухода в период 2016–2017 годов привели к увеличению численности генеративных особей в некоторых локусах. Таким образом, облесение местообитаний *H. sosnowskyi*, выкашивание залежей и подсев многолетних аборигенных трав, наоборот, позволит контролировать и снижать его роль в экосистемах ботанического сада.

Список литературы

- Абрамова Л. М. О классификации сообществ с инвазионными видами // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1 (4). – С. 945–949.
- Золотухин А. И., Шаповалова А. А., Овчаренко А. А., Занина М. А. Антропогенная динамика структуры и биоразнообразия пойменных дубрав Среднего Прихопорья. – Балашов: Николаев, 2010. – 164 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / [Под ред. акад. РАН А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкий]. – М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.
- Бузук Г. Н., Созинов О. В. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д. Н. Цыганова) // Ботаника. – 2009. – Вып. 37. – С. 356–362.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун. Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: ГЕОС, 2010. – 512 с.
- Гельтман Д. В., Бузунова И. О., Конечная Г. Ю. Состав и эколого-фитоценотические особенности сообществ с участием инвазионного вида *Heracleum sosnowskyi* (*Apiaceae*) на северо-западе европейской России // Растительные ресурсы. – 2009. – Т. 45, вып. 3. – С. 68–75.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – СПб.: Из-во Санкт-Петербургского ун-та, 1997. – 316 с.
- Ламан Н. А., Прохоров В. Н., Масловский О. М. Гигантские борщевики – опасные инвазионные виды для природных комплексов и населения Беларуси. – Минск, 2009. – 40 с.
- 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.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2002. – 264 с.

Николаев Е. А., Сафонова О.Н. Борщевик Сосновского – ценная культура // Науч.-производ. журн. Министерства сельского хозяйства РСФСР для Северного Кавказа и Центрального Черноземья, Краснодар: «Советская Кубань». – 1985. – С. 41.

Сацыперова И. Ф. Борщевик флоры СССР – новые кормовые растения. – Л.: Наука, 1984. – 223 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 197 с.

Laiviņš M., Gavrilova Ģ. Neofitā Sosnovska latvāņa *Heracleum sosnowskyi* sabiedrības Latvijā // Latvijas Veģetācija. – 2003. – Т. 7. – Р. 45–65.

Lepeshkina L. A. To the study of populations of *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Botanical garden of Voronezh State University // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 212–218.

The paper presents the results of studying the cenopopulations of *Heracleum sosnowskyi* in the Botanical garden of Voronezh State University. Identified 6 populations of *H. sosnowskyi*, which are part of the ruderal forest, forest, forest edge and meadow communities. Cenopopulations related to normal, monoinvasion and regressive types. Alpha diversity of plant communities with *H. sosnowskyi* has 8–20 species on the 10 m². Taxonomic analysis of flora communities has shown that the largest number of species are the *Asteraceae* (12 species), *Rosaceae* (9 species), *Lamiaceae* (6 species) and *Poaceae* (5 species). Synanthropic plant species dominate in the flora of the studied cenoses. Their participation ranges from 62.5 % to 100 %. This is mainly mesophilic plants weed-meadow and weed-ruderal nitrophilic of wide grass with the dominance of rhizomatous perennial biotopes. The proportion of indigenous and forest-edge meadow-meadow mesophilic species in average of about 16 %. The index of tolerance of *H. sosnowskyi* on the range of ecological scales equal of 0.81, which corresponds to the equivalent of tolerance and evribionts faction types. The habitat of *H. sosnowskyi* cover a small part of the ecological range of the species, ecological space cenopopulations ranges from 6 to 33 %. *H. sosnowskyi* communities resettled in fallow areas and open lit the bottoms of the beams where developed in leached black soil and podzol. Increased recreational load and lighten of ecotopes have led to an increase in the number of generative plants in some places.

Key words: *Heracleum sosnowskyi*, invasive species, cenopopulation, botanical garden.

Поступила в редакцию 23.11.18

УДК 632:581.2

Анализ фитопатологического состояния растений-интродуцентов Ботанического сада Оренбургского государственного университета

Назарова Н. М., Кухлевская Ю. Ф., Федорова Д. Г., Пикалова Е. В., Боженков С. Н.

Оренбургский государственный университет

Оренбург, Россия

nazarova-1989@yandex.ru, v.kuhlevsky@yandex.ru, daryaorlova24@rambler.ru, pikalova.e.v@mail.ru,

bogenov@rambler.ru

В рамках данной статьи изложены результаты проведенных многолетних наблюдений, по которым дана оценка фитопатологическому состоянию 10 видов растений, поражающихся болезнями (фузариоз, мучнистая роса, ржавчина), вызванными спорами грибов или недостатком определенных минеральных веществ, а также 17 таксономических единиц, произрастающих на территории Ботанического сада Оренбургского государственного университета, которые преимущественно поражаются насекомыми-вредителями. Оценка степени наносимого вреда, как болезнями, так и вредителями проведена по методике Б. Л. Козловского с использованием пятибалльной шкалы, где 1 балл присваивается при поражении большей части растения, а 5 баллов – при наличии единичных и/или отсутствии каких-либо значительных повреждений на исследуемом объекте. Установлено, что на морфо-биологические и декоративные качества растений большее влияние оказывают насекомые-вредители. Значительные повреждения наносят Ильмовый листоед (поражает *Ulmus parvifolia* Jacq.), Дубовая орехотворка и Зеленая листовёртка (поражают растения *Quercus robur* L.). Болезни, вызванные различными причинами, регистрируются на растениях не ежегодно (отличие составляет только появление мучнистой росы на розе сизой, растения которой поражаются ежегодно). Проведение своевременных агротехнических мероприятий, направленных на борьбу с болезнями и вредителями, являются эффективными и приводят к значительному улучшению состояния пораженных растений. Наиболее эффективными препаратами, предназначенными для борьбы с выявленными болезнями и вредителями в условиях сухостепной зоны Оренбуржья, являются системный инсектицид «Актара», фунгицидный препарат «Чистоцвет» и питательный раствор хелата железа «Ферровит». Помимо использования химических веществ, для обработки пораженных растений необходимо проведение комплекса профилактических мероприятий (сбор вредителей вручную, обрезка пораженной вегетативной массы и другое).

Ключевые слова: фитопатологическое состояние, растения-интродуценты, фузариоз, мучнистая роса, ржавчина, насекомые-фитофаги.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия ввиду активных процессов урбанизации происходит трансформация естественной природной флоры. Вследствие этого становится актуальным изучение вопроса о расширении флористического состава растений, отличающихся высокой устойчивостью к техногенному влиянию, которые могут быть использованы в озеленении городской среды. Особая роль в подобных исследованиях принадлежит ботаническим садам, которые занимаются акклиматизацией интродуцентов с последующим их внедрением в урбосреду.

Важную роль в изучении биологической устойчивости растений-интродуцентов является анализ их фитопатологического состояния. Поражение болезнями и вредителями вызывает у растений изменение морфологических и биологических особенностей, что влечет за собой ухудшение декоративных свойств. В связи с чем, требуется более тщательное наблюдение за растительными объектами с целью предупреждения и предотвращения того или иного заболевания (Кузьмичев и др., 2004). Растения, находящиеся в процессе акклиматизации, в большей степени подвержены появлению каких-либо патологий, в силу ослабленной устойчивости и адаптации к влиянию различных экологических факторов.

Одним из биотических факторов, негативно влияющих на состояние насаждений, является деятельность фитофагов-вредителей, в результате которой могут нарушаться физиологические процессы, задерживаться развитие растений, ослабляться их рост и, как следствие, снижаться декоративные качества растений. Все вышеперечисленное определяет актуальность выяснения круга основных фитофагов декоративных кустарников (Pigone, 1978; Сауткин, 2012).

Цель данных исследований – оценить фитопатологическое состояние растений-интродуцентов, произрастающих в открытом грунте на территории Ботанического сада ОГУ.

Задачи исследований: выявить виды, сорта и формы растений, произрастающих на территории Ботанического сада Оренбургского государственного университета (ОГУ), которые поражаются болезнями и вредителями, с оценкой их фитопатологического состояния; рекомендовать различные способы борьбы с заболеваниями и вредителями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили древесно-кустарниковые, хвойные и травянистые растения, произрастающие в открытом грунте на территории Ботанического сада ОГУ.

Исследования проводились в период с 2016 по 2019 год.

Для оценки степени подверженности растений болезням и вредителям использовали 5-балльную шкалу Б. Л. Козловского (Козловский, 2000; Таран, 2013), согласно которой растения распределялись по баллам, в зависимости от степени поражения:

I – поражения охватывают обширную часть растения и угнетают его рост и развитие, возникают часто и обильно;

II – повреждения большие, возникают периодически, ослабляют развитие и рост растения;

III – повреждения средние, возникают периодически, поражают в основном только вегетативные органы;

IV – повреждения слабые, не оказывают заметного влияния на рост и развитие растения;

V – повреждений нет или они единичны.

Энтомологическая идентификация проведена авторами в соответствии с определителем насекомых (Плавильщиков, 1994) и использовании других литературных источников (Голосова, 2006, ГОСТ 13056.9-68, 1969, Кузьмичев, 2004, Симоненкова, 2005). Микотические поражения исследуемых растений приведены согласно их описанию по литературным источникам у хвойных (Тревайс, 2010) и древесно-кустарниковых растений (Клименко, 1986, Белошапкина, 2010, Прусова, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За время существования Ботанического сада Оренбургского государственного университета на растениях коллекционного фонда регистрировались различные болезни и вредители, которые в той или иной степени оказали влияние на их морфобиологические и декоративные качества.

Для древесно-кустарниковых растений устойчивость к болезням, как показатель адаптационного потенциала, является одним из важнейших признаков, определяющий способность этих растений существовать в климато-географических условиях города Оренбурга.

Основные болезни, а также степень нанесенного ими вреда для растений отражены в таблице 1.

Полегание всходов, вызываемых представителями рода *Fusarium* Link, у хвойных растений наблюдали в 2017 году. У зараженных растений повреждения были средние, заболевание возникает периодически, поражает только вегетативные органы (III балла). Применяли полив фунгицидом Алирин-Б зараженных сеянцев и профилактическую

обработку расположенных вблизи здоровых растений и удаление поврежденных всходов (James, 1991; Тревайс, 2010). В дальнейшем строго соблюдали агротехнических мероприятий, для предотвращения заражения.

Вегетационный период 2017 года характеризовался вспышкой мучнистой росы, которая вызывается мучнисторосяными грибами порядка Erysiphales (рис. 1а) на *Rosa glauca*, которая характеризовалась значительными повреждениями листьев и стеблей растений (II балла). Отличительной особенностью мучнистой росы роз, вызываемых чаще всего *Podosphaera pannosa* (Wallr.) de Bary, является то, что аскоспоры данного вида гриба являются в высокой степени устойчивыми, сохраняются в почве долгое время и с каждым новым сезоном заражают новые растения (Price, 1970).

Таблица 1

Повреждаемость растений болезнями в Ботаническом саду ОГУ

Название растения	Сведения о патологии	Отличительные особенности и ущерб	Балл повреждения	Способы борьбы
<i>Juniperus communis</i> L.	Грибы рода <i>Fusarium</i> Link	Появление околоразветвительной перетяжки. Гибель всходов	III	Обработка фунгицидом и продергивание зараженных сеянцев
<i>Juniperus chinensis</i> L. «Stricta»				
<i>Rosa glauca</i> Dierb.	Мучнисторосяные грибы порядка Erysiphales	Повреждение листьев и стеблей. Задержка роста и развития растения	II	Профилактические обработки фунгицидами. При вспышке заболевания – применение фунгицидных препаратов с лечебным и иммунизирующим действием
<i>Crataegus dahurica</i> Koehne ex C.K. Schneid.	Железный хлороз	Нарушение образования хлорофилла в молодых листовых пластинках, вследствие чего листья приобретают светлую окраску	IV	Внекорневые и корневые подкормки растений веществами, содержащими хелат железа. Уборка и уничтожение листового опада
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.				
<i>Chaenomeles japonica</i> (Thunb.) Spach				
<i>Syringa vulgaris</i> L.				
<i>Syringa josikaea</i> J. Jacq. ex Rchb.				
<i>Syringa amurensis</i> Rupr.				
<i>Berberis vulgaris</i> L.	Грибы порядка Pucciniales Clem. & Shear	Вызывает гибель листьев, а в случае сильного поражения – и других частей растения	V	Обработка 1 %-ной бордоской жидкостью и другими фунгицидами

В качестве мер борьбы применялся фунгицидный препарат «Чистоцвет» (2 мл/10 л.). Для полного уничтожения инфекции проводилась 3-х кратная обработка с интервалом в две недели. Далее использовались профилактические мероприятия по удалению растительных остатков с участка.

Среди растений Ботанического сада также отмечено появление хлороза. Наиболее подвержены данному заболеванию представители рода *Crataegus*: *C. sanguinea* и *C. dahurica*, а также, у родственного им вида *Chaetomeles japonica*, принадлежащего к роду *Chaenomeles* (рис. 1 *b*, *c*, *d*). Реже, чем у вышеуказанных родов, признаки данного заболевания можно отметить у представителей родов *Sorbus* и *Syringa* (рис. 1 *e*). При железном хлорозе листовая пластинка у растений постепенно становится более светлой (желтая или белая), а жилки остаются ярко окрашенными. Железный хлороз в первую очередь поражает молодые верхние листья (Brown, 1961; Титов и др., 2011).

При первых признаках проявления хлороза у растений необходимо провести обработку деревьев раствором веществ, в состав которых входит хелат железа (препарат «Ферровит»). Для достижения лучшего результата лечения рекомендовано помимо обработки вегетативных частей растений, также осуществить прикорневой их полив тем же препаратом.

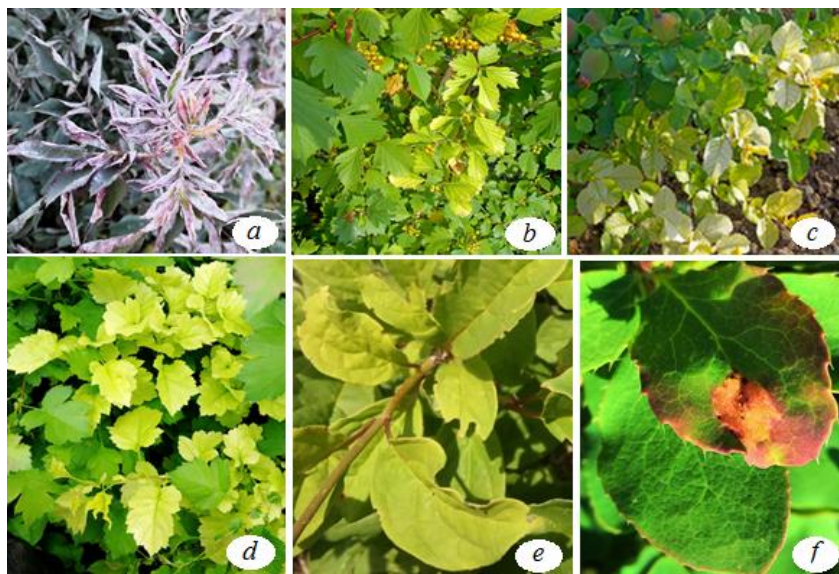


Рис. 1. Болезни древесно-кустарниковых растений ботанического сада ОГУ
a – грибы порядка Erysiphales на *Rosa glauca*; *b* – хлороз на листьях *Crataegus dahurica*; *c* – хлороз на листьях *Chaetomeles japonica*; *d* – хлороз на листьях *Crataegus sanguinea*; *e* – хлороз на листьях *Syringa josikaea*; *f* – грибы порядка Pucciniales на *Berberis vulgaris*.

На растениях *Berberis vulgaris* отмечено появление ржавчины, которая вызывается грибами порядка Pucciniales Clem. & Shear (рис. 1 *f*). Барбарис является промежуточным хозяином стеблевой ржавчины дикорастущих и культурных злаков. Эциальная стадия развития гриба возобновляет цикл развития после периода зимнего покоя и выполняет биологическую роль в расселении патогена (эциоспоры разносятся ветром), заражая новые растения (Heath, 1997; Прусова, 2012).

Впервые в Ботаническом саду ОГУ появление ржавчины на растениях барбариса обыкновенного было отмечено в 2017 году и далее проявляется ежегодно, однако заметного влияния на внешний облик растения и не оказывает.

Наряду с болезнями, растения Ботанического сада ОГУ были подвержены поражению различными вредителями (табл. 2).

В 2017 году произошло заражение *Parthenolecanium fletcheri* Cockerell (туевая ложнощитовка) растений *Thuja occidentalis* «Wareana Lutescens» (рис. 2 *a*). Повреждения умеренные, возникают периодически, поражают в основном только вегетативные органы растения (III балла). В качестве мер борьбы с вредителем проводили обработку инсектицидом «Актара» (Голосова, 2006): опрыскивание и полив зараженного растения весной, во время выхода личинок-бродяжек. Также проведена профилактическая обработка растений,

произрастающих рядом с очагом заражения. В последующие годы появление на растениях *T. occidentalis* «Wareana Lutescens» данного вредителя отмечено не было.

В 2017 году наблюдалось значительное увеличение колоний *Macrosiphum rosae* L. (розанная зеленая тля) не только на культурных сортах роз, но и на молодых побегах, используемых в качестве подвоя розы сизой (*Rosa glauca* Dierb.) со степенью поражения III балла.

Меры борьбы с колониями розанной зеленой тли включали однократное использование контактно-кишечного инсектицида – Актара (8г/10л.), а так же последующий контроль за деятельностью муравьев на участке роз.

После обнаружения *Cynips quercusfolii* (дубовая орехотворка) (рис. 2 б) на растениях *Quercus robur* в 2016 году были зарегистрированы значительные повреждения, в результате которых ослабились развитие и рост растения (II балла).

Таблица 2

Повреждаемость растений вредителями в ботаническом саду ОГУ

Название растения	Сведения о патологии	Отличительные особенности и ущерб	Балл повреждения	Способы борьбы
1	2	3	4	5
<i>Thuja occidentalis</i> «Wareana Lutescens»	<i>Parthenolecanium fletcheri</i> Cockerell	Возникновение личинок и щитка. Усыхание хвои	III	Обработка растений инсектицидом и удаление поврежденных ветвей
<i>Quercus robur</i>	<i>Cynips quercusfolii</i> L.	Появление округлых образований – галлов. Преждевременное опадение листьев.	I	Уборка и уничтожение опавших листьев осенью. Обработка растений инсектицидами
<i>Quercus mongolica</i>				
<i>Ulmus parvifolia</i>	<i>Xanthogaleruca luteola</i> Müller	Повреждение листьев, коры половозрелыми особями и личинками	I	Обработка всего дерева и почвы инсектицидами
<i>Quercus robur</i>	<i>Tortrix viridana</i> L.	Повреждение листьев	II	Применение биологических пестицидов, привлечение насекомоядных птиц
Сортовые и видовые розы	<i>Macrosiphum rosae</i> L.	Поражает молодые побеги и листья роз. Общее ослабление растений.	III	Обработка инсектицидами системного и контактного действия.
<i>Rosa rugosa</i> Thunb	<i>Megastigmus osuleatus</i> L.	Поражает семена	II	Обработка инсектицидами
Виды рода <i>Syringa</i> и сорта <i>S. vulgaris</i> L.	<i>Cetonia aurata</i> L.	Уничтожение цветков, а также целых соцветий	II	Обработка почвы и самих растений инсектицидами. Ручной сбор жуков.

Таблица 2
Продолжение

1	2	3	4	5
<i>Syringa amurensis</i> Rupr.	<i>Lytta vesicatoria</i> L.	Уничтожение практически всех листьев	IV	Небольшое количество особей можно собрать вручную. При массовом нашествии, растения обрабатывать инсектицидами. Эффективных способов уничтожения личинок нет.
<i>Syringa vulgaris</i>				
<i>Syringa amurensis</i>	<i>Eupoecilia ambiguella</i> Hübner	Вред растению наносят гусеницы, которые окукливаются в листьях, вызывая их скручивание.	IV	Обработка растений фосфорорганическими соединениями, неоникотиноидами, пиретроидами, ингибиторами синтеза хитина.
<i>Betula pendula</i> Roth.	<i>Elasmucha grisea</i> L.	При помощи хоботка высасывают соки из листовых пластинок.	V	Применение инсектицидов из пиретроидных или фосфорорганических групп
<i>Leonurus cardiaca</i> L.	<i>Orobanchе alba</i> Stephan ex Willd	Паразитирует на корневой системе растений. Истощает и обезвоживает растения.	IV	Введение севооборота, глубокая вспашка, а также прополка заразили до созревания семян, после чего растения сжигают или закапывают.

В рамках борьбы проведена двукратная обработка пораженных растений системным препаратом «Актара», также осуществляли уборку опавшей листвы в осенний период. В последующие годы целесообразно провести профилактические мероприятия для предотвращения заражения (Лесная энциклопедия, 1986).

Весной 2019 года на растениях *Quercus robur* в Ботаническом саду ОГУ отмечено появление *Tortrix viridana* L. (дубовая зеленая листовертка) (рис. 2 с, d).

В результате поражения растений дуба наблюдается скручивание листовой пластинки, гусеницы уничтожают значительную часть листового аппарата, что сказывается не только на внешнем облике растения, но и на его процессах жизнедеятельности (вследствие уничтожения листьев замедляется процессы роста и развития пораженного растения).

Также ежегодно на растениях сирени регистрируются гусеницы листовертки двулетней (рис. 2 е, f). Гусеницы в определённый этап жизненного цикла начинают окукливаться на листовых пластинках, в результате чего лист складывается пополам вдоль главной жилки, а затем отмирает. На растениях сирени гусениц отмечается немного, поэтому значительного вреда растениям они не приносят.

Кроме поражения насекомыми и болезнями сорта сирени обыкновенной подвергаются повреждениям грызунами в зимний период времени, в особенности в те периоды, когда

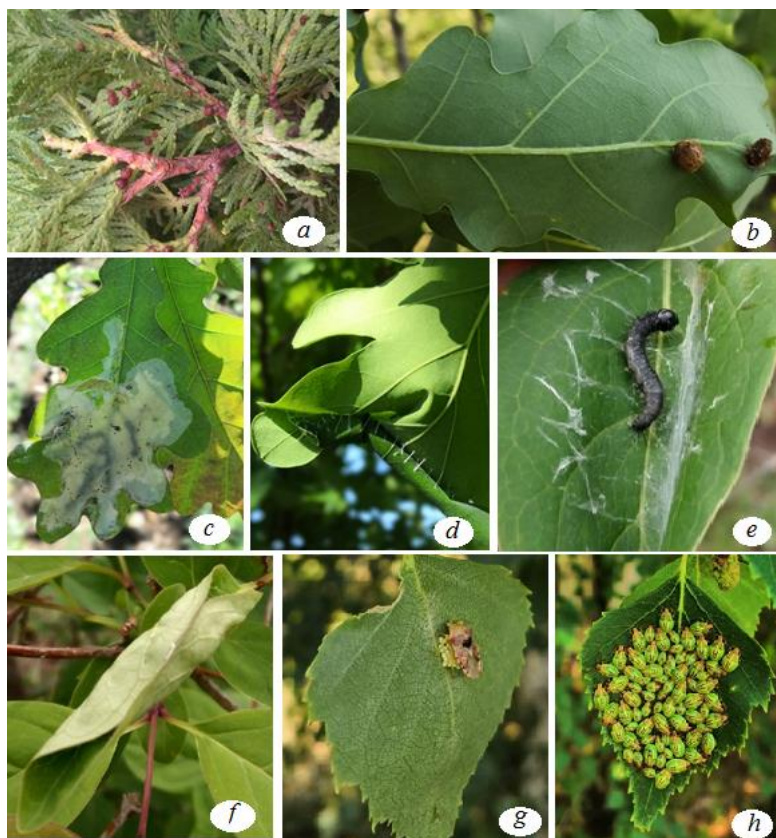


Рис 2. Вредители древесно-кустарниковых растений ботанического сада ОГУ
a – *Parthenolecanium fletcheri* Cockerell на растении *Thuja occidentalis* «Wareana Lutescens»; *b* – *Cynips quercusfolii* L. на листьях *Quercus robur*; *c, d* – поражение *Quercus robur* листовёрткой *Tortrix viridana* L.; *e, f* – *Eupoecilia ambiguella* Hübner на растениях сирени; *g, h* – *Elasmucha grisea* L. на растении *Betula pendula*.

высота снежного покрова достигает значительных величин. Однако за вегетационный период растения полностью восстанавливаются.

Летом 2019 года на растениях *Betula pendula* впервые было отмечено появление *Elasmucha grisea* L. (щитник серый) (Яновский, 2004) – вида клопов из семейства древесных щитников (рис. 2 *g, h*). Данный вид клопов широко распространенный филлофаг березы, особенно поражает растения, произрастающие вдали от активных источников загрязнения (парки, сады, скверы) (Богачева, 2017). В аллеиных посадках березы провислой на территории Ботанического сада ОГУ, Щитник серый отмечен единично на нескольких деревьях, существенного влияния на жизнедеятельность растения не оказывает.

Согласно литературным источникам (Симоненкова, 2005; Симоненкова, 2007) начиная с лета 2007 года не только на территории Ботанического сада, но и на территории города Оренбурга отмечается массовое нашествие *Xanthogaleruca luteola* Müller (ильмовый листоед), поражающего растения *Ulmus parvifolia* (рис. 3 *a, b, c, d*).

Вспышки численности этого вредителя провоцируются действием климатических факторов среды, а также увеличением техногенной нагрузки. На территории Ботанического сада *Ulmus parvifolia* Jacq. используется для создания живых изгородей и так же, как и в городской среде, подвергается массивной атаке со стороны ильмового листоеда.

Отмечено, что площадь поражения ассимиляционного аппарата может достигать значительных размеров (табл. 2), а также вредитель влияет на репродуктивную способность растений семейства *Ulmaceae* (снижается способность к образованию полноценных семян).



Рис. 3. *Xanthogaleruca luteola* Müller на разных стадиях жизненного цикла
 а – яйцо; b, c – личинка, d – имаго.

В 2014 году на территории Ботанического сада ОГУ соцветия сирени, как видов, так и сортов были практически полностью уничтожены Бронзовкой золотистой (рис. 4 а) Кроме 2014 года настолько массивной атаки данного насекомого зарегистрировано не было. Ежегодно на кустах наблюдаются отдельные особи, основная мера борьбы – сбор насекомых вручную.

Каждый вегетационный период на растениях сирени наблюдается наличие листогрызущего насекомого – *Lytta vesicatoria* L. (шпанская мушка) (рис. 4 b). Преимущественно отмечается наличие особей на растениях *Syringa amurensis* и *Syringa vulgaris*. Наносимые повреждения незначительны, особенного вреда растениям не приносят (табл. 2).

Megastigmus osuleatus L. (шиповниковый семяед) – вид насекомого-вредителя отмечен в 2018 году в собранных семенах *Rosa rugosa* (рис. 4 c). Уничтоженными оказались все собранные семена. Семена других видов и сортов роз не повреждаются.

Шиповниковый семяед относится к группе опасных вредителей. Самки откладывают яйца в завязь цветка, формирующаяся личинка питается внутренним содержимым семени (рис. 4 d). (Колесников, Болдырев, 2007; ГОСТ 13056.9-68).

Весной 2017 года отмечено заражение *Orobanchе alba* Stephan ex Willd. растений *Leonurus cardiaca* L. из семейства Lamiaceae. От общего количества побегов пустырника поражено 40 %. Специальных мероприятий по борьбе с растением-паразитом не проводилось, так как заметного вреда для пораженных растений отмечено не было. Из чего можно сделать вывод, что вид выработал устойчивость к паразиту. На следующий год поражение растений пустырника заразихой не обнаружено. В качестве профилактических мероприятий можно проводить тщательную чистку семенного материала перед посадкой; глубокую вспашку; проводить подзимние и ранневесенние посевы, которые не успевают поражаться заразихой; ввод севооборотов, исключая поражаемые культуры на длительный срок (Попкова, 2005).

Таким образом, появление различных повреждений на растениях коллекционного фонда сада из-за появления вредителей и болезней к чувствительным потерям не привели, поскольку были проведены своевременно меры борьбы с патологией с применением необходимых препаратов, соблюдением последующих мероприятий по улучшению состояния и иммунитета пораженных растений, а также защита растений от различных неблагоприятных факторов окружающей среды.



Рис. 4. Вредители древесно-кустарниковых растений ботанического сада ОГУ
a – *Cetonia aurata* L. на соцветии *Syringa vulgaris*; *b* – *Lytta vesicatoria* L. на растениях сирени;
c – *Megastigmus osuleatus* L.; *d* – семена *Rosa rugosa* с летными отверстиями *Megastigmus osuleatus* L.

ВЫВОДЫ

1. Растения, произрастающие на территории Ботанического сада Оренбургского государственного университета, более склонны к поражению вредителями, чем болезнями.
2. Степень наносимого вреда от болезней у наблюдаемых растений незначительна и не влияет на их морфо-биологические и декоративные качества. Исключение составляет мучнистая роса на представителях рода *Rosa*.
3. Насекомые-филлофаги: ильмовый листоед, дубовая орехотворка и дубовая зеленая листовертка, наносят значительные повреждения растениям *Ulmus parvifolia*, *Quercus robur* и *Quercus mongolica* соответственно, угнетая их рост и развитие.
4. Проведение своевременных и регулярных агротехнических мероприятий, направленных на борьбу с болезнями и вредителями в большинстве случаев оказываются эффективными, и приводит к улучшению состояния растений.

Список литературы

- Белошапкина О. О., Сафронова И. Н. Морфологические изменения конидий возбудителя мучнистой росы розы под влиянием фунгицида и регуляторов роста // Плодоводство и ягодоводство России. – 2010. – Т. 24, №. 2. – С. 14 – 18.
- Богачева И. А., Замшина Г. А. Распределение насекомых-филлофагов березы по территории крупного промышленного города // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». – 2017. – Т. 27, №. 1. – С. 66–79.
- Голосова М. А. Энтомология. Сосущие вредители декоративных растений. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2006. – 114 с.
- ГОСТ 13056.9-68 Семена деревьев и кустарников. Методы энтомологической экспертизы. Введ. с 01.07.1969 г. – М.: Госстандарт СССР, 1969. – С. 160–178.
- Клименко З. К., Рубцова Е. Л. Розы (интродуцированные и культивируемые на Украине). Каталог-справочник // К.: Наукова думка. – 1986. – 214 с.

- Козловский Б. Л., Огородников А. Я., Огородникова Т. К. и др. Цветковые древесные растения Ботанического сада Ростовского университета (экология, биология, география). – Ростов н/Д., 2000. – 144 с.
- Колесников С. А., Болдырев М. И. Видовой состав фитофагов шиповника // Агро XXI. – М.: Агрорус. – 2007. – № 7–9. – С. 13–15.
- Кузьмичев Е. П., Соколова Э. С., Мозолевская Е. Г. Болезни древесных растений: справочник. – М.: ВНИИЛМ, 2004. – Т. 1. – 120 с.
- Лесная энциклопедия / [Ред. Г. И. Воробьев, Н. А. Анучин и др.]. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – Т. 2. – 631 с.
- Маковская Л. В., Македонская Н. В., Бурганская Т. М. Болезни и вредители сирени в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси // Теоретические и прикладные аспекты интродукции растений как перспективного направления развития науки и народного хозяйства: Материалы Международной научной конференции, посвященной 75-летию со дня образования ЦБС НАН Беларуси. – Минск: Эдит ВВ, 2007. – Т. 2. – С. 217–219.
- Маслов А. Д. Вредители ильмовых пород и меры борьбы с ними. – М., 1970. – 76 с.
- Плавильщиков Н. Н. Определитель насекомых: краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России. – М.: Топпал, 1994. – 544 с.
- Попкова К. В., Шкаликов В. А., Стройков Ю. М. Общая фитопатология: учебник для вузов. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.
- Прусова Н. Г. Барбарис как промежуточный хозяин возбудителя стеблевой ржавчины злаков // Зыряновские чтения. – 2012. – С. 229–230.
- Сауткин Ф. В., Рыжая А. В., Буга С. В. Насекомые-фитофаги-вредители декоративных кустарников в зеленых насаждениях г. Гродно. – Вестник БГУ, 2012. – № 3. – С. 49–54.
- Симоненкова В. А. Фитосанитарная оценка состояния насаждений Оренбурга // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2007. – Т. 4, № 16. – С. 47–48.
- Симоненкова В. А. Энтомология: учебное пособие. – Изд. центр ОГАУ, 2005. – 500 с.
- Таран С. С., Колганова И. С. Методические аспекты оценки результатов интродукции древесных растений для целей озеленения // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 11. – С. 1892–1896.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам: учебное пособие. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. – 77 с.
- Тревайс Л. Ю. Болезни и вредители хвойных растений: атлас-определитель. – М.: ЗАО «Фитон+», 2010. – 144 с.
- Яновский В. М. Аннотированный список жесткокрылых-дендрофагов-основных вредителей лесов России // Энтомол. исслед. в Сибири. – 2004. – № 3. – С. 73.
- Brown J. C. Iron chlorosis in plants // Advances in Agronomy. – Academic Press, 1961. – Т. 13. – С. 329–369.
- Heath M. C. Signalling between pathogenic rust fungi and resistant or susceptible host plants // Annals of Botany. – 1997. – Т. 80, N 6. – С. 713–720.
- James R. L., Dumroese R. K., Wenny D. L. Fusarium diseases of conifer seedlings // IUFRO Working Party 82.07–09 (Diseases and Insects in Forest Nurseries). – 1991. – Т. 7. – С. 181.
- Pirone P. P. Diseases and pests of ornamental plants. – John Wiley & Sons, 1978. – 584 с.
- Price T. V. Epidemiology and control of powdery mildew (*Sphaerotheca pannosa*) on roses // Annals of Applied Biology. – 1970. – Т. 65, N 2. – С. 231–248.

Nazarova N. M., Kukhlevskaya Y. F., Fedorova D. G., Pikalova E. V., Bozhenov S. N. Analysis of the phytopathological status of introduced plants of the botanical garden of the Orenburg state university // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 219–228.

This article presents the results of long-term observations, which assess the phytopathological state of 10 species of plants affected by diseases caused by fungal spores or lack of certain minerals; as well as 17 taxonomic units growing on the territory of the Botanical garden of the Orenburg state university, which are mainly affected by insect pests. Assessment of the degree of harm, both diseases and pests carried out by the method of B. L. Kozlovogo using a five-point scale, where a score of 1 is assigned when you defeat most of the plants, and 5 points for a unit and/or the absence of any significant damage on the object. It was found that the morpho-biological and decorative qualities of plants are more influenced by insect pests. Significant damage is caused by the Elm leaf beetle (affects *Ulmus parvifolia* Jacq.), Oak nut and Green leaf-Twister (affect plants *Quercus robur* L.). Diseases caused by various causes are recorded on plants not annually (the difference is only the appearance of powdery mildew on the rose blue, which plants are affected annually). Carrying out timely agrotechnical measures aimed at combating diseases and pests are effective and lead to a significant improvement in the condition of affected plants. The most effective drugs designed to combat the identified diseases and pests in the conditions of dry steppe zone of Orenburg region are a systemic insecticide "Aktara", a fungicidal drug "Chistotsvet" and the nutrient solution chelate of iron "Ferrovie". In addition to the use of chemicals for the treatment of affected plants, it is necessary to carry out a set of preventive measures (harvesting pests manually, pruning the affected vegetative mass, etc.).

Key words: phytopathological condition, introduced plants, Fusarium, powdery mildew, rust, phytophagous insects.

Поступила в редакцию 29.08.19

УДК 581.8+581.41]:582.929.4

Анатомо-морфологическое строение надземных органов *Clinopodium nepeta* в связи с эфиромасличностью

Петришина Н. Н.¹, Мягких Е. Ф.², Николенко В. В.¹, Платонова Т. В.²

¹Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Симферополь, Республика Крым, Россия

n-petrishina@list.ru, niki-vera@mail.ru

²Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма

Симферополь, Республика Крым, Россия

origanum.science@mail.ru, tatplat@mail.ru

В статье изложены результаты изучения анатомо-морфологических структур надземной части растений *Clinopodium nepeta* (L.) Kuntze в условиях интродукции. Исследования выполнены с целью дополнения ботанической характеристики в связи с эфиромасличностью вида и выявления его адаптивности к новым условиям выращивания. В ходе изучения установлено, что растения характеризуются наличием комплекса ксероморфных и мезоморфных признаков, обуславливающих степень приспособленности вида. Выявлен один тип железистых образований – экзогенные железистые структуры, представленные двумя формами: сидячей железкой с многоклеточной (восьмиклеточной) головкой и железистым волоском с одноклеточной (1–2 клеточной) ножкой и одноклеточной головкой. Определено количественное распределение их по органам. Установлено, что основными маслообразующими частями растения являются чашечка и лист. У изученных образцов также обнаружены кроющие 1–7-клеточные неветвящиеся трихомы.

Ключевые слова: *Clinopodium nepeta*, анатомическая структура, железистые структуры, кроющие трихомы, эфиромасличные растения.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Губоцветные (Lamiaceae) – одно из самых многочисленных по количеству ценных эфиромасличных растений, которые широко применяются в медицине, в пищевой, парфюмерно-косметической и ликеро-водочной промышленности. Многие из представителей данного семейства введены в культуру и выращиваются в промышленных масштабах. Однако ассортимент получаемых эфирных масел по-прежнему не обеспечивает потребностей современного производства (Паштецкий и др., 2018а, 2018б). В связи с этим весьма актуальным является всестороннее изучение перспективных представителей семейства, одним из которых является *Clinopodium nepeta* (L.) Kuntze. Ценность данного вида обусловлена наличием эфирного масла с мятно-душистым ароматом, основными компонентами которого являются пулегон, ментон или изоментон, оксиды пиперитона и пиперитенона (Baldovini et al., 2000; Božović, Ragno, 2017). В литературе имеются сведения о химическом составе эфирного масла *C. nepeta* (Baldovini et al., 2000; Božović, Ragno, 2017); данные о его противомикробных, противогрибковых, антиоксидантных, противовоспалительных, противоязвенных и инсектицидных свойствах (Božović, Ragno, 2017; Ambrico et al., 2019); способности накапливать тяжелые металлы (Huseyinova et al., 2009; Sabina et al., 2019); применении в народной медицине и кулинарии (Guarrera, Savo, 2013; Guarrera, Savo, 2016); рассмотрены вопросы систематического положения вида (Melnikov, 2016). С точки зрения анатомии и морфологии род *Clinopodium* практически не изучен, лишь для некоторых его представителей описаны особенности секреторной системы и характер распределения железистых структур по органам растений (Кустова, 2016).

Цель работы – изучить анатомо-морфологические структуры надземных органов растений *Clinopodium nepeta* (L.) Kuntze в связи с эфиромасличностью.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в Предгорной зоне Крыма (с. Крымская Роза, Белогорский р-н) в 2018–2019 гг. Объект исследования – семенное потомство растений *Clinopodium nepeta* (L.) Kuntze второго года вегетации, интродуцированное на опытном участке ФГБУН «НИИСХ Крыма». Анатомо-морфологические структуры надземной части растений изучались на фиксированном (спирт : глицерин : вода в соотношении 1 : 1 : 1) и нативном материале, собранном в фазе цветения. Подготовка и описание анатомических препаратов проводились с использованием методик, отображенных в соответствующих работах (Прозина, 1960; Александров, 1966; Эзау, 1980а, 1980б; Васильев, 1988; Лотова, 2001; Барыкина, 2004; Серебрякова и др., 2006; Тимонин, 2007). Эпидермальные структуры листа *C. nepeta* описывались по временным препаратам, приготовленным по стандартным методикам (Захаревич, 1954; Анели, 1975). Анатомические особенности надземных вегетативных органов изучались на фиксированных микропрепаратах, полученных с помощью микротомы Ротмилк 2-П. Количественные характеристики отдельных структурных элементов определялись в 30-ти кратной повторности. Статистическая обработка данных осуществлялась по стандартным методикам (Лакин, 1980). Исследование постоянных и временных препаратов осуществлялось с использованием микроскопа Olympus CX31RTSF. Фотографирование объектов производилось цифровой камерой Olympus (Industrial Digital Camera TOUPCAM™ U3CMOS10000KPA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Clinopodium nepeta по основной биоморфе является поликарпической травой с симподиальным типом нарастания побегов, по экоморфе – мезоксерофит (Голубев, 1996). Растения, интродуцированные в Предгорном Крыму, достигают в высоту 21–48 см и характеризуются базитонным ветвлением с наиболее сильными боковыми ветвями в нижней части материнского побега. В результате изучения надземных органов растений *C. nepeta* были описаны следующие структурные особенности.

Стебель в поперечном сечении четырехгранный, покрыт эпидермой, имеющей утолщенные наружные и внутренние тангентальные стенки (рис. 1).

Сверху эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Под эпидермой располагается первичная кора, которая образована колленхимой и хлоренхимой. В зоне между ребрами – 3–4 слоя хлоренхимы, а по ребрам – 5–6 слоев угловой колленхимы. Внутренний слой первичной коры образован крупными паренхимными клетками крахмалоносного влагища. Под первичной корой располагается центральный цилиндр. Проводящая система представлена флоэмой и ксилемой. По периферии флоэмы единично встречаются лубяные волокна. Сосуды ксилемы с широкими просветами, расположены правильными радиальными рядами. Сердцевина, состоящая из тонкостенных паренхимных клеток с незначительными межклетниками, имеет выраженную перимедулярную зону.

Лист покрыт однослойным эпидермисом. Основные клетки покровной ткани адаксиальной и абаксиальной сторон листа имеют вытянутую или распластанную форму с извилистыми очертаниями (рис 2). Размер основных эпидермальных клеток адаксиальной стороны по длинной оси составляет в среднем $48,51 \pm 1,66$ мкм. Количество клеток в 1 мм^2 $782,0 \pm 19,88$ шт. в среднем. Размер эпидермальных клеток абаксиальной стороны листа по длинной оси составляет в среднем $60,35 \pm 3,14$ мкм. Количество клеток в 1 мм^2 в среднем $1260,0 \pm 39,58$ шт. Плотность основных эпидермальных клеток *C. nepeta* на единицу площади листа, согласно характеристике Б. Р. Васильева (Васильев, 1988), свидетельствует об их крупноклеточности.

На поперечных срезах листа видно, что клетки основной эпидермы адаксиальной и абаксиальной сторон листа преимущественно вытянутые, наружные стенки утолщены (рис. 3). Верхняя эпидерма состоит из клеток неодинаковых размеров, наружная стенка которых покрыта тонким слоем кутикулы. Ширина клеток верхнего эпидермиса варьирует от

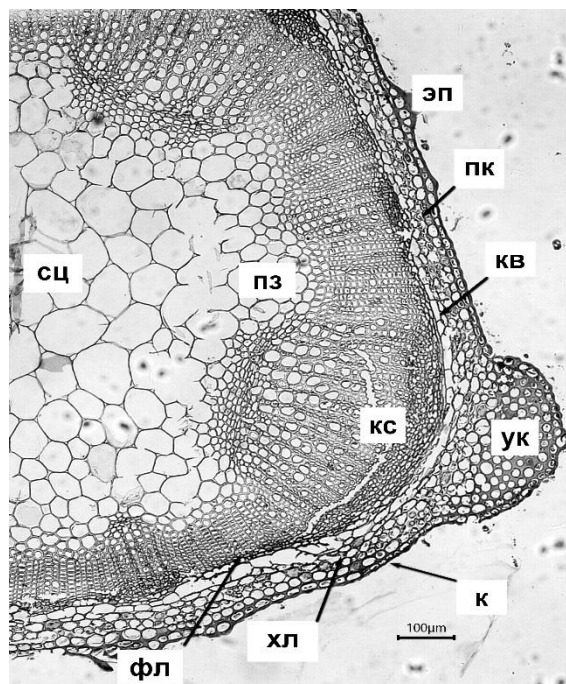


Рис. 1. Поперечный срез стебля *Clinopodium nepeta*

Обозначения: к – кутикула; кв – крахмалонаное влагалище; кс – ксилема; пк – первичная кора; пз – перимедуллярная зона; укл – уголковая колленхима; сц – сердцевина; фл – флоэма; хл – хлоренхима; эп – эпидерма.

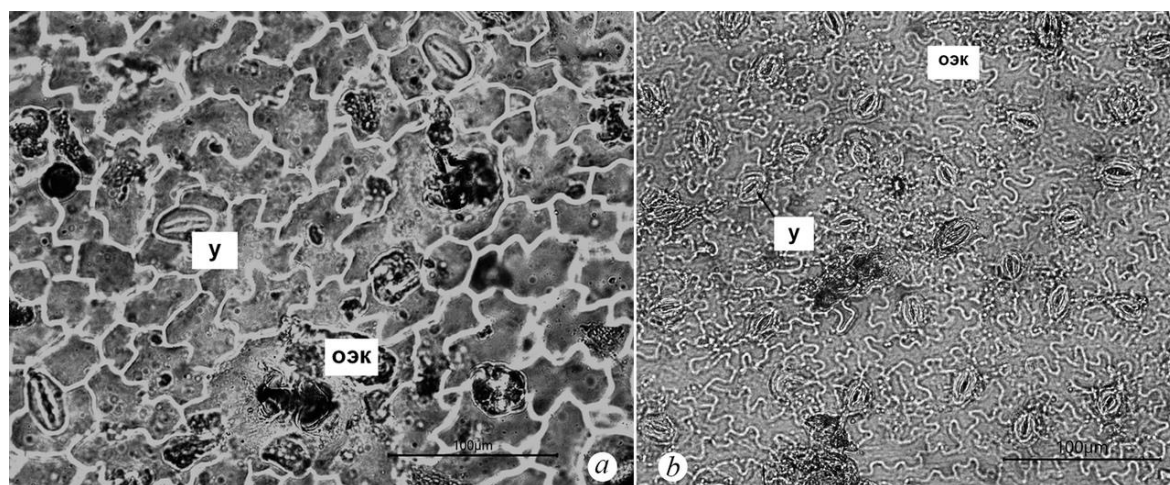


Рис. 2. Верхний (а) и нижний (б) эпидермис листа *Clinopodium nepeta*

Обозначения: оэк – основные эпидермальные клетки; у – устьица.

13,74 мкм до 49,97 мкм, а высота – от 9,73 мкм до 26,32 мкм. Нижняя эпидерма образована более мелкими клетками, также неодинакового размера, ширина и высота которых варьирует, соответственно, от 8,83 мкм до 29,53 мкм и от 5,72 мкм до 10,99 мкм.

Устьица расположены на одном уровне с поверхностью листа без побочных клеток (аномоцитный тип устьичного комплекса). Лист амфистоматический. – с абаксиальной стороны количество устьиц в среднем $157,20 \pm 4,14$ шт/мм², на адаксиальной – встречаются единично.

Лист *C. nepeta* тонкий бифациальный, четко дифференцирован на рыхлую и палисадную ткань. Толщина листа $195,89 \pm 10,10$ мкм. Столбчатый мезофилл представлен одним рядом клеток цилиндрической или конической формы с выраженными межклетниками. Характер развития палисадной хлоренхимы отображает коэффициент палисадности, который у *C. nepeta* составил 60 %. Это является высоким показателем и свидетельствует о приспособленности растений данного вида к жизни на открытых, хорошо освещенных участках. Губчатый мезофилл образован паренхимными клетками, которые располагаются в три-четыре ряда.

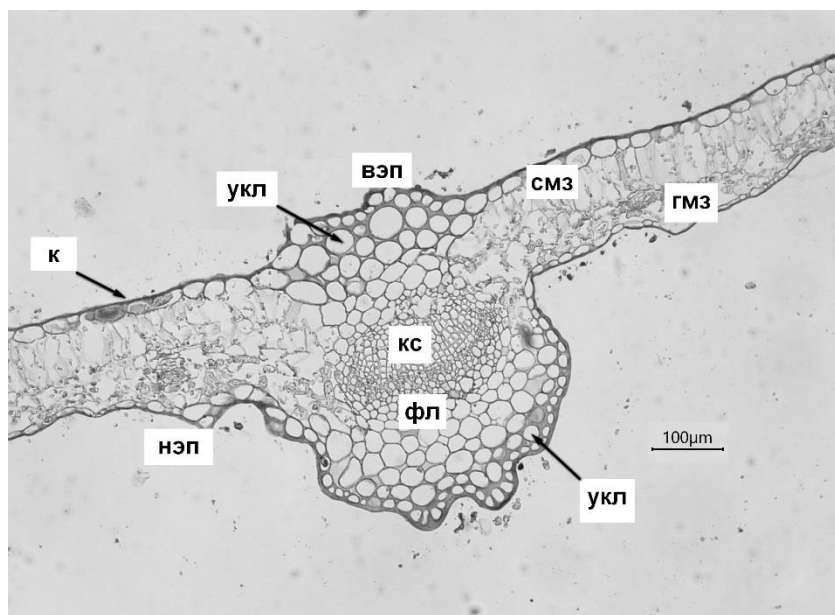


Рис. 3. Поперечный срез листа *Clinopodium nepeta*

Обозначения: вэп – верхняя эпидерма; гмз – губчатый мезофилл; к – кутикула; кс – ксилема; нэп – нижняя эпидерма; смз – столбчатый мезофилл; фл – флоэма.

Центральная жилка представлена закрытым коллатеральным пучком, который окружен многослойной паренхимной обкладкой. В субэпидермальном слое над и под жилкой располагается 2–3 ряда клеток угольной колленхимы. Боковые жилки развиты слабо, клетки их паренхимной обкладки не отличаются от ассимиляционной ткани. Со стороны флоэмы выявлены одиночные или расположенные небольшой группой склеренхимные волокна.

Черешок покрыт мелкими эпидермальными клетками округлой формы с утолщенными наружными стенками (рис. 4).

Субэпидермальная зона черешка характеризуется наличием 1–2 слоев угольной колленхимы, увеличивающейся до 3–4 рядов в углах. В поперечном сечении черешок имеет полуобъемлющую форму, в центральной части находится один-два закрытых коллатеральных пучка, выпуклой частью обращенных к абаксиальной стороне. Снаружи от флоэмы выявлены одиночно расположенные волокна. Хорошо развита основная паренхима, в которой содержится небольшое количество крахмальных зерен.

На изученных органах растений *C. nepeta* нами выявлены эпидермальные структуры, которые представлены кроющими и железистыми волосками, а также железами.

Согласно классификации терпеноидсодержащих структур (Денисова, 1989) на всех исследованных органах нами выявлен один тип железистых образований – это экзогенные железистые структуры, которые представлены двумя формами: сидячая железка с многоклеточной (восьмиклеточной) головкой (рис. 5a), железистые волоски с одноклеточной (1–2 клеточной) ножкой и одноклеточной головкой (рис. 5b).

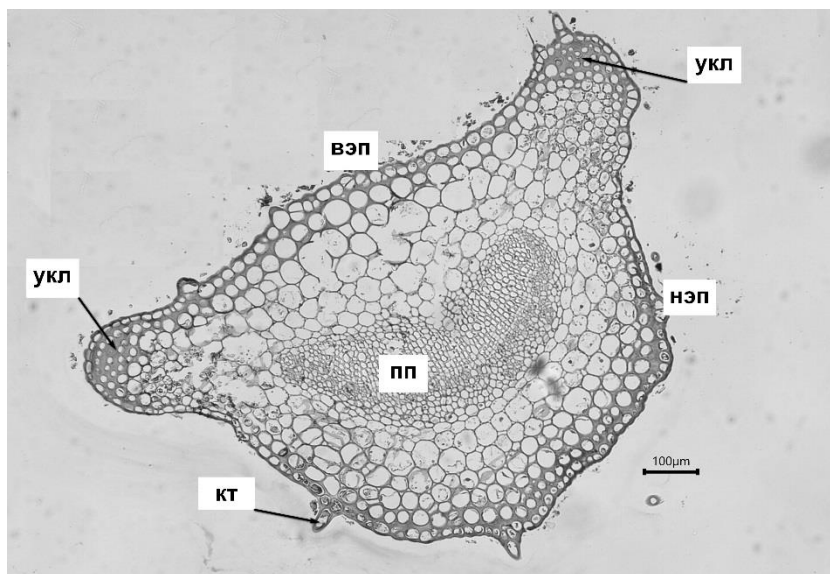


Рис. 4. Поперечный срез черешка *Clinopodium nepeta*

Обозначения: вэп – верхняя эпидерма; кт – кроющий трихом; нэп – нижняя эпидерма; пп – проводящий пучок; укл – уголковая колленхима.

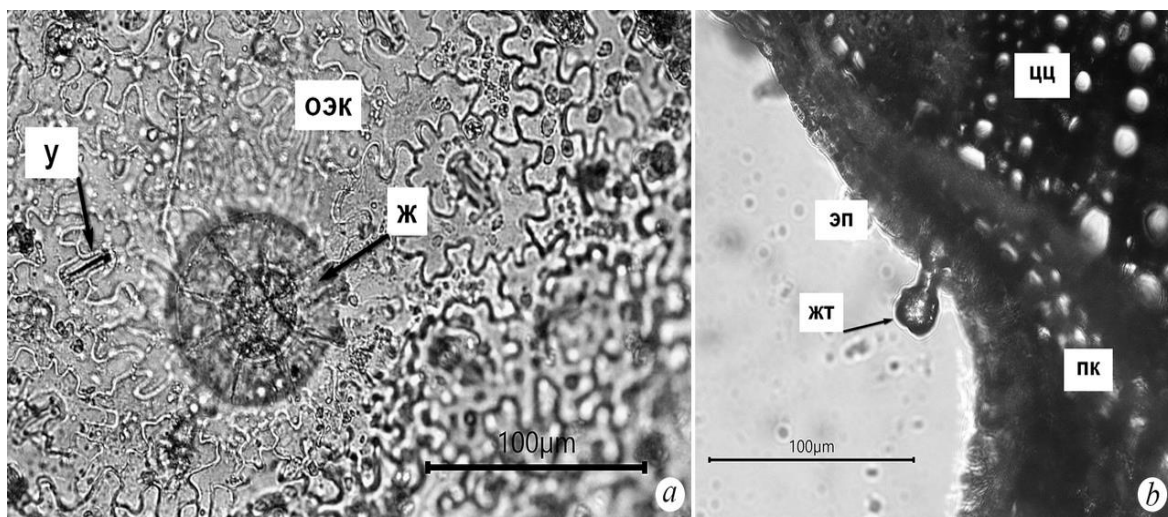


Рис. 5. Экзогенные железистые структуры *Clinopodium nepeta*

а – сидячая железа с многоклеточной головкой на нижем эпидермисе листа; б – железистый трихом на стебле. Обозначения: ж – сидячая железа с многоклеточной головкой; жт – железистый трихом; озк – основные эпидермальные клетки; пк – первичная кора; у – устьица; эп – эпидерма.

Железистые структуры характеризуются отличающимися размерными параметрами, так диаметр головки сидячей железы составляет в среднем $63,07 \pm 3,01$ мкм, а одноклеточной головки трихома с однорядной 1–2-клеточной ножкой – $14,84 \pm 1,41$ мкм.

Распределение железистых структур по органам растений неравномерно. Наибольшая их плотность на 1 мм^2 обнаружена на ребрах и в межреберьях чашечки – $43,33 \pm 2,49$ штук, а также на листьях – $32,64 \pm 0,62$ штук. На стебле выявлено в среднем $18,50 \pm 1,05$ штук железистых образований. Из чего следует, что чашечка цветка и лист являются основными маслообразующими органами.

Стебель, лист, чашечка и венчик опушены простыми 1–6-клеточными неветвящимися кроющими трихомами, единично встречаются 7-клеточные (рис. 6). Одноклеточные волоски

длиной в среднем $55,33 \pm 3,56$ мкм, как правило, конической формы и встречаются на всех органах растений, а 2–7 клеточные распределены по органам неравномерно и имеют длину $208,72 \pm 16,10$ мкм в среднем. Стебель и нижняя часть листа опушены преимущественно многоклеточными трихомами, а чашечка и венчик – 1–3-клеточными, 4–5-клеточные волоски встречаются единично на зубцах чашечки.

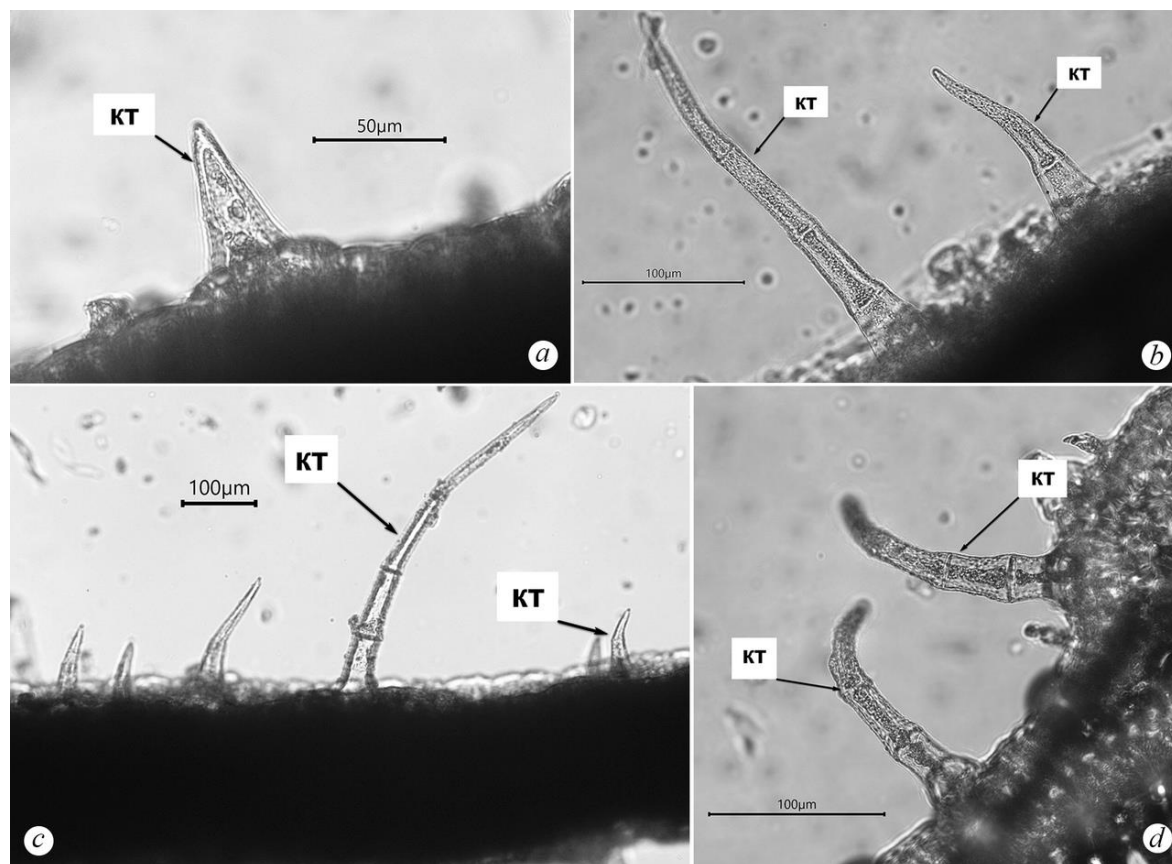


Рис. 6. Кроющие трихомы на поверхности вегетативных органов *Clinopodium nepeta* a, b, c – лист; d – стебель. Обозначения: кт – кроющие трихомы.

Таким образом, изучение анатомо-морфологических структур надземных органов растений *C. nepeta* показало, что для растений данного вида характерно наличие ксероморфных (утолщенные наружные стенки эпидермы, высокий показатель коэффициента палисадности, развитая кутикула, наличие опушения, локализация эфирного масла) и мезоморфных признаков (бифациальность в строении мезофилла; развитая система межклетников в листе; обкладка мелких пучков слабо выражена; имеется незначительное количество механических элементов; устьица расположены с нижней стороны эпидермиса). Изучение морфологии надземной части растений позволило установить характер опушения, который определяется наличием простых кроющих трихом и железистых структур. Отмечена их топография по органам растений и выявлено, что основными маслообразующими органами являются чашечка цветка и лист.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлен комплекс ксероморфных и мезоморфных признаков, подтверждающих принадлежность *Clinopodium nepeta* к экологической группе мезоксерофитов, характеризующихся высокой степенью адаптации к новым условиям выращивания.

Выявлены различные типы эпидермальных структур: 1–7-клеточные неветвящиеся кроющие волоски и экзогенные железистые структуры, представленные двумя формами (сидячая железка с восьмиклеточной головкой, железистый трихом с однорядной (1–2-клеточной) ножкой и одноклеточной головкой).

Определена топография и плотность экзогенных железистых структур, наибольшее количество которых характерно для чашечки и листа.

Работа выполнена в рамках реализации проекта ПИТ «Разработка сетевой образовательной программы по направлению подготовки 06.06.01 Биологические науки, направленности 03.02.08 Экология» Программы развития ФГАОУ ВО «КФУ им. В. И. Вернадского».

Список литературы

- Александров В. Г. Анатомия растений. – М: Высшая школа, 1966. – 431 с.
- Анели Н. А. Атлас эпидермы листа. – Тбилиси: Мецниереба, 1975. – 110 с.
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. – М.: МГУ, 2004. – 331 с.
- Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1988. – 208 с.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС-ННЦ, 1996. – 125 с.
- Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермы листа // Вестник Ленинградского университета. Серия 3: Биология. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1954. – № 4. – С. 64–75.
- Кустова О. К. Особенности секреторной системы интродуцированных видов рода *Calamintha* Lam. // Материалы I Международной научной конференции: Донецкие чтения 2016. Образование, наука и вызовы современности. – Ростов-на-Дону: Издательство Южного федерального университета, 2016. – С. 122–124.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
- Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
- Паштецкий В. С., Невкрытая Н. В., Мишнев А. В. Эфиромасличная отрасль Крыма. Вчера, сегодня, завтра. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018а. – 244 с.
- Паштецкий В. С., Невкрытая Н. В., Мишнев А. В., Назаренко Л. Г. Эфиромасличная отрасль Крыма. Вчера, сегодня, завтра. 2-е издание, дополненное. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018б. – 320 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа, 1960. – 206 с.
- Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. – М.: Академкнига, 2006. – 543 с.
- Тимонин А. К. Ботаника. В четырех томах. Том 3. Высшие растения. – М.: Академия, 2007. – 352 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. Книга 1. – М.: Мир, 1980а. – 284 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. Книга 2. – М.: Мир, 1980б. – 627 с.
- Ambrico, A., Trupo, M., Martino, M. et al. Essential oil of *Calamintha nepeta* (L.) Savi subsp. *nepeta* is a potential control agent for some postharvest fruit diseases // Organic Agriculture. – 2019. – Vol. 9. – P. 1–14.
- Baldovini N., Ristorcelli D., Tomi F., Casanova J. Intraspecific variability of the essential oil of *Calamintha nepeta* from Corsica (France) // Flavour Fragrance Journal, 2000. – Vol. 15. – P. 50–54.
- Guarrera P. M., Savo V. Wild food plants used in traditional vegetable mixtures in Italy // Journal of Ethnopharmacology. – 2016. – T. 185. – C. 202–234.
- Guarrera P. M., Savo V. Received health properties of wild and cultivated food plants in local and popular traditions of Italy a review // Journal of Ethnopharmacology. – 2013. – T. 146, N 3. – C. 659–680.
- Huseyinova R., Kutbay H. G., Horuz A., Kirmanoğlu C., Bilgin A., Kiliç D. Sulphur and some heavy metal contents in foliage of *Corylus avellana* and some roadside native plants in Ordu province, Turkey // Ekoloji. – 2009. – Vol. 19, N 70. – P. 10–16.
- Melnikov D. G. Taxonomic and nomenclatural notes on *Clinopodium* L. and *Ziziphora* L. (Lamiaceae) // Новости систематики высших растений. – 2016. – T. 47. – C. 103–107.
- Mijat Božović, Rino Ragno *Calamintha nepeta* (L.) Savi and its Main Essential Oil Constituent Pulegone: Biological Activities and Chemistry / Molecules. – 2017. – Vol. 22, N 2. – C. 290.
- Rossini-Oliva Sabina, Erika S. Santos, Maria Manuela Abreu. Accumulation of Mn and Fe in aromatic plant species from the abandoned Rosalgar Mine and their potential risk to human health // Applied Geochemistry. – 2019. – Vol. 104. – P. 42–50.

Petrishina N. N., Myagkikh E. F., Nikolenko V. V., Platonova T. V. Anatomo-morphological structure of the above-ground parts of *Clinopodium nepeta* (L.) Kuntze regarding to its essential-oil quality // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 229–236.

The article presents the results of the study of the anatomical and morphological structures of the above-ground parts of *Clinopodium nepeta* (L.) Kuntze under conditions of introduction. The research was performed to complement the botanical characteristics of this plant because of the species essential-oil quality and to identify its adaptability to new growing conditions. Plants were characterized by the complex of xeromorphic and mesomorphic characteristics, which determine the degree the capacity of this species for adaptation. All studied plants are characterized by the presence of one type of glandular formations – exogenous glandular structures represented by two forms: sedentary gland covering trichomes with a multicellular (eight-cell) head; glandular hair with a single-row (1–2 cell) leg and a unicellular head. Their quantitative distribution by organs was determined. We were able to conclude that the calyx and leaf are the main oil-forming parts of the plant. Covering 1–7-cell non-branching trichomes were also found in the studied samples.

Key words: *Clinopodium nepeta*, anatomical structures, glandular structures, covering trichomes, aromatic plants.

Поступила в редакцию 25.10.19

СОДЕРЖАНИЕ

Баишева Э. З., Мулдашев А. А., Мартыненко В. Б., Широких П. С., Бикбаев И. Г., Путенихин В. П. Флора памятника природы «Черношарское болото» (Южное Предуралье)	3
Летухова В. Ю., Потапенко И. Л. Флористический анализ степей Карадагского природного заповедника	21
Плугатарь Ю. В., Коба В. П., Папельбу В. В., Сахно Т. М. Ценолитическая структура дубовых насаждений нижнего пояса южного макросклона Главной гряды Крымских гор ...	30
Васюков В. М. Обзор видов рода <i>Thymus</i> (Lamiaceae) лесостепной и степной зон Европейской России	38
Котов С. Ф. Влияние <i>Juncus soranthus</i> Schrenk на численность и жизненность <i>Salicornia perennans</i> Willd. в галофитных сообществах Северо-Западного Крыма	52
Игнатова И. В., Калаев В. Н., Епринцев С. А., Калаева Е. А. Пределы изменчивости цитогенетических показателей сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.) в районе проведения разработок медно-никелевых месторождений в Воронежской области	57
Вахрушева Л. П., Рязанцева Н. В. Структура популяций и особенности морфологии <i>Geranium tuberosum</i> – вида, внесенного в Красную книгу Республики Крым	68
Фатерыга В. В. Современное состояние ценопопуляции <i>Cypripedium calceolus</i> (Orchidaceae) в Крыму	76
Терентьев А. С., Сёмик А. М. Макрозообентос косы Тузла (Керченский пролив) в летний период 2013 года	82
Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М., Унковская Е. Н. Изменения структуры сообществ зоопланктона в процессе эвтрофирования в озерах Среднего Поволжья	92
Сытник Н. А., Золотницкий А. П. Энергетический бюджет и эффективность использования пищи на рост у черноморской мидии (<i>Mytilus galloprovincialis</i>)	105
Кузьминова Н. С., Алемов С. В., Витер Т. В., Новосельский В. И. Межгодовые колебания основных популяционных и морфофизиологических параметров султанки и ее объектов питания в прибрежной зоне города Севастополя	117
Чуканова Н. В. Трофические связи социальной пчелы <i>Halictus quadricinctus</i> в экосистемах государственного природного заказника «Воронежский»	125
Иваницкий А. Н., Розенберг О. Г., Шоренко К. И. Ак-Монайские каменоломни – ключевое убежище рукокрылых Восточного Крыма	140
Вилков В. С., Пашков С. В. Состояние популяций зайца-беляка (<i>Lepus timidus</i>) и зайца- русака (<i>L. europaeus</i>) в лесостепи Казахстана	149

Горбунов Р. В., Смирнов В. О., Снегур А. В., Горбунова Т. Ю., Приймак А. С., Дрыгваль А. В. Пространственное распределение показателей биологического разнообразия и типов местообитаний в разрезе структурных элементов экологической сети Крымского полуострова.....	163
Гривко Е. В., Дулова К. А. К вопросу о функциональной устойчивости природно-территориального комплекса в зонах с исторически сложившимся целинным земледелием	175
Лукина Н. В., Чибрик Т. С., Глазырина М. А., Филимонова Е. И. Динамика восстановления растительности и микоризы на рекультивированных и нереккультивированных участках золоотвала Верхнетагильской ГРЭС (Средний Урал)	188
Кабонен А. В., Ольхин Ю. В. Дешифрирование форм и морфологических особенностей древесных растений на снимках, полученных с помощью беспилотных летательных аппаратов.....	197
Потемкина Н. В., Токарь Ю. А. Анализ структуры системы озеленения поселка Раздольное в Крыму	203
Лепешкина Л. А. К изучению ценопопуляций <i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden. в Ботаническом саду Воронежского госуниверситета.....	212
Назарова Н. М., Кухлевская Ю. Ф., Федорова Д. Г., Пикалова Е. В., Боженков С. Н. Анализ фитопатологического состояния растений-интродуцентов Ботанического сада Оренбургского государственного университета	219
Петришина Н. Н., Мягких Е. Ф., Николенко В. В., Платонова Т. В. Анатомо-морфологическое строение надземных органов <i>Clinopodium nepeta</i> в связи с эфиромасличностью	229

CONTENT

Baisheva E. Z., Muldashev A. A., Martynenko V. B., Shirokikh P. S., Bikbayev I. G., Putenikhin V. P. Flora of the natural monument «Chernosharskoye Mire» (Southern Fore-Urals, the Republic of Bashkortostan).....	3
Letukhova V. Ju, Potapenko I. L. Floristic analysis of the Karadag natural reserve steppes.....	21
Plugatar Yu. V., Koba V. P., Papelbu V. V., Sakhno T. M. Cenotic structure of oak plantations of the lower belt of the southern macroslope of the Main ridge of the Crimean mountains	30
Vasjukov V. M. A review of the genus <i>Thymus</i> (Lamiaceae) of forest-steppe and steppe zones of European Russia	38
Kotov S. F. Influence of <i>Juncus soranthus</i> Schrenk on density and vitality of <i>Salicornia perennans</i> Willd. in halophytic plant communities in the northwest Crimea.....	52
Ignatova I. V., Kalaev V. N., Eprintsev S. A., Kalaeva E. A. The limits of variability of cytogenetic parameters of Scots pine in the area of development of copper-nickel deposits in Voronezh region	57
Vakhrusheva L. P., Ryazantseva N. V. Population structure and peculiarities of morphology <i>Geranium tuberosum</i> – species of Red Book of the Republic of Crimea.....	68
Fateryga V. V. Modern state of the coenopopulation of <i>Cypripedium calceolus</i> (Orchidaceae) in the Crimea.....	76
Terentev A.S., SemikA. M. Macrozoobentos of Tuzla spit (Kerch strait) during the summer of 2013	82
Derevenskaya O. Y., Mingazova N. M., Unkovskaya E. N. Changes in the structure of zooplankton communities in the lakes of the Middle Volga region (Russia) during eutrophication	92
Sytnik N. A., Zolotnitskiy A. P. Energy budget and efficiency of feed utilization in the mediterranean mussel (<i>Mytilus galloprovincialis</i>).....	105
Kuzminova N. S., Alemov S. V., Viter T. V., Novoselsky V. I. Inter-annual variations of the basic population and morphophysiological parameters of the red mullet and its food objects in the coastal zone of the Sevastopol	117
Chukanova N. V. Study of the trophic relationships of the social bee <i>Halictus quadricinctus</i> in the ecosystems of the state nature reserve “Voronezhsky”	125
Ivanitsky A. N., Rozenberg O. G., Shorenko K. I. Aq-Monay limestone mines – important refuge for bats in the Eastern Crimea	140
Vilkov V. S., Pashkov S. V. The state of the populations of white hare (<i>Lepus timidus</i>) and hare (<i>L. europaeus</i>) in the forest-steppe of Kazakhstan	149

Gorbunov R. V., Smirnov V. O., Snegur A. V., Gorbunova T. Yu. Priymak A. S., Drygval A. V. Spatial Distribution of Indicators of Biological Diversity and Types of Habitats by Structural Elements of the Ecological Network of the Crimean Peninsula.....	163
Grivko E. V., Dulova K. A. To the question of the functional stability of the natural-territorial complex in areas with historically developed virgin farming.....	175
Lukina N. V., Chibrik T. S., Glazyrina M. A., Filimonova E. I. The dynamics of vegetation and mycorrhizal restoration on recultivated and non-recultivated sites of the ash dump	188
Kabonen A.V., Olkhin Y.V. Interpretation of the forms and morphological features of woody plants in pictures obtained bywith unmanned aerial vehicles.....	197
Potiomkina N. V., Tokar J. A. Analysis of greenery system in village Razdolnoye in Crimean Republic.....	203
Lepeshkina L. A. To the study of populations of <i>Heracleum sosnowskyi</i> Manden. in the Botanical garden of Voronezh State University	212
Nazarova N. M. Kukhlevsky Y. F., Fedorova D. G., Pikalova E. V., Bozhenov S. N. Analysis of the phytopathological status of introduced plants of the botanical garden of the Orenburg state university	219
Petrishina N. N., Myagkikh E. F., Nikolenko V. V., Platonova T. V. Anatomico-morphological structure of the above-ground parts of <i>Clinopodium nepeta</i> (L.) Kuntze regarding to its essential-oil quality	229