



ISSN 2414-4738

Научный журнал

Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

ЭКОСИСТЕМЫ



Флора и фауна
Биоценология
Биология и экология
видов
Охрана природы

30 ◦ 2022

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

КРЫМСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В. И. ВЕРНАДСКОГО

ЭКОСИСТЕМЫ

2022

Выпуск 30

MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

V. I. VERNADSKY CRIMEAN FEDERAL UNIVERSITY

EKOSISTEMY

2022

ISSUE 30

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

ISSN 2414-4738

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

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

Печатается по решению Научно-технического совета Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского, протокол № 5 от 12.10.2022

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

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

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

Оригинал-макет: С. В. Леонов.

На обложке: Бронзовка красивая *Protaetia speciosa* – Красные книги Российской Федерации и Республики Крым (фото С. В. Леонова)

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

Заказ № _____. Дата выхода в свет _____

Отпечатано в Издательском доме ФГАОУ ВО «КФУ имени В. И. Вернадского»
295051, г. Симферополь, бул. Ленина, 5/7

Главный редактор

Иванов С. П., д. б. н., профессор, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Заместитель главного редактора

Котов С. Ф., к. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Технический редактор

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

Редактор текстов на английском и немецком языках

Шестакова Е. С., к. п. н., Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Ответственный секретарь

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

Секретарь-референт

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

Контент-менеджер сайта

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

Члены редакционной коллегии

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

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

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

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

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

Воронин Л. В., д. б. н., доцент, Ярославский государственный педагогический университет имени К. Д. Ушинского

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

Довгаль И. В., д. б. н., профессор, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН

Егоров В. Н., д. б. н., профессор, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Оберемок В. В., д. б. н., доцент, Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

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

Плугатарь Ю. В., д. с.-х. н., чл.-корр. РАН, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

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

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

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

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

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

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

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

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

УДК [574.587:595.142.2](262.5.04)

Polychaetes in benthos of Karkinit Bay, northwestern Black Sea

Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Revkov N. K., Podzorova D. V.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS
Sevastopol, Russia
d.podzorova91@yandex.ru*

A total of 75 polychaete species (Polychaeta) were recorded as a result of the macrozoobenthos surveys carried out in 2007–2018 in Karkinit Bay, northwestern Black Sea. The previously known taxonomic list of polychaetes was extended by adding 46 new species. To date, 86 polychaete species belonging to 32 families have been identified in Karkinit Bay throughout the period of zoobenthos studies (1930–2018). In terms of number of species, the most widely represented families were the Phyllodocidae (10 species), Syllidae (11), Spionidae (8), and Nereididae (7). During our study, the average population density of polychaetes ranged within 498–1420 ind.·m⁻², with a maximum of 17708 ind.·m⁻². Differences in the structure and abundance of polychaetes were found between the shallow-water eastern (Zabakalsky) part and the deeper western part of Karkinit Bay. The polychaete taxocene of the shallow waters in the Zabakalsky part was significantly affected by the increase in water salinity due to the damming of the North Crimean Canal in 2014. In 2007–2013, *Hediste diversicolor* dominated in abundance at stations with a salinity lower than 10 ‰, reaching 2313 ind.·m⁻². The population density of *H. diversicolor* showed an inverse relationship with water salinity. A change of dominant species occurred in the Zabakalsky part in 2016–2018, and the average density of polychaetes decreased 2.7-fold. No significant changes were observed in the western, deep-water part of Karkinit Bay after the closure of the canal. The maximum density values (up to 16740 ind.·m⁻²) were recorded for *Melinna palmata* in 2007–2013 and for *Prionospio* cf. *cirrifera* (up to 2984 ind.·m⁻²) in 2016–2018. The species *Heteromastus filiformis* was categorized as leading all over the Bay area.

Key words: Annelida, polychaetes, *Hediste diversicolor*, zoobenthos, Black Sea.

INTRODUCTION

In the mid 20th century, V.A. Vodyanitsky (1949) identified five natural regions based on an analysis of physico-geographical, hydrological, and biological characteristics of the Black Sea coastal zone of Crimea: Karkinit, Yevpatoria–Sevastopol, South Coast, Feodosia, and Kerch. In recent decades, the benthic fauna of each of these regions has been exposed, to a greater or lesser extent, to the negative anthropogenic pressure on both the global and local scales. The consequences of these impacts have not been fully understood. Karkinit Bay is the largest body of water in the Black Sea and one of its most productive areas. This explains the interest in the study of its inhabitants exposed to changing environmental conditions. Nevertheless, the fauna of this Bay and, especially, its shallow-water parts has not been studied in sufficient detail.

A survey of Karkinit Bay conducted in the early 20th century and then studies in the 1930s showed that the macrozoobenthos of the Bay is extremely diverse and rich in quantitative terms (Zernov, 1913; Arnoldy, 1949). The results obtained in the 1950s confirmed the available data concerning the distribution of the benthic fauna in the study region (Vinogradov, 1959; Zakutsky, 1962; Zakutsky & Vinogradov, 1967). Substantial changes in the benthos of Karkinit Bay probably began in the late 1970s, when suffocation events, first recorded from the northwestern Black Sea (NWBS), also began to occur here (Povchun, 1990). The continuing transformation of the benthos indicated the siltation and pollution of the Bay (Povchun, 1992).

Since the 1970s, one of the factors that exerted serious effects on the biota of Karkinit Bay was the construction (1961–1971) of the North Crimean Canal, which was accompanied by the development of irrigation agriculture and a system of fish rearing ponds. This inevitably affected the structure and distribution of the local benthic fauna. It should be noted that the benthos surveys of the Bay in the 1980s were carried out mainly in the central and western, relatively deep-water parts (Povchun, 1990, 1992; Zolotarev et al., 1991; Terentyev, 2002). However, information about the zoobenthos in the eastern, shallow-water part of Karkinit Bay for that period was extremely scarce

and was limited to data collected almost 70 years before, when there had been no freshwater runoff into the Bay (Arnoldy, 1949). Currently (since 2014), the operation of the North Crimean Canal is discontinued and, accordingly, the freshwater discharge into Karkinit Bay has actually reduced to a level that existed 50 years ago. This suggests dramatic changes in the benthos of the parts of the Bay previously exposed to severe freshening. However, there is still a significant lack of such information.

It should also be noted that all studies of the 1930s and 1980s considered zoobenthos in general, without any dedicated investigations into the polychaete (Polychaeta) fauna.

Our work aimed to study the fauna of polychaete worms in Karkinit Bay in the early 21st century, and also analyze the available data on the taxonomic structure of this group for all the major periods of zoobenthos research in this region. Special attention is paid to the composition and structure of the polychaete taxocene during the period of maximum exposure to the discharge from the North Crimean Canal and freshening of the water in the Bay.

MATERIAL AND METHODS

In our analysis, we used the materials of the benthic surveys conducted by the Benthos Ecology Department, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS, in the western and Zabakalsky areas of Karkinit Bay, NWBS, in 2007–2013 and 2016–2018 (Fig. 1, Table 1).

Benthic material from the eastern (apex) part of the Bay was collected in the summer seasons of 2007, 2008, and 2009. Sampling was carried out by SCUBA divers using a manual grab sampler ($S=0.04 \text{ m}^2$) in duplicates. A total of 67 stations were sampled within a depth range of 0–9 m. In 2018, macrozoobenthos was collected at 25 of these stations at depths of 0–5 m with the use of the same sampling gear. Collected sediments were washed through sieves with a 0.5 mm mesh.

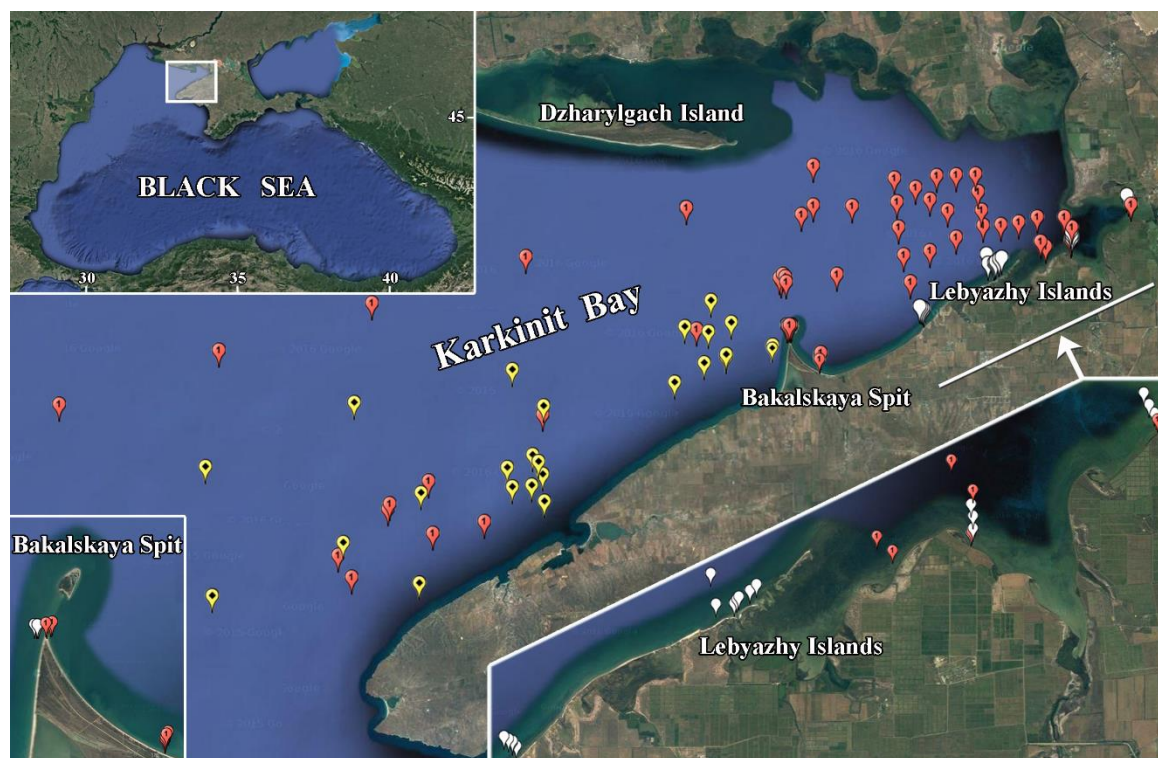


Fig. 1. Benthic studies in Karkinit Bay in 2007–2018

Red dots indicate sampling stations in 2007–2013; yellow dots, in 2016–2018; white dots, in 2008 and 2018.

Рис. 1. Исследования бентоса в Каркинитском заливе в 2007–2018 годах

Красными точками обозначены станции отбора проб в 2007–2013 годах; желтыми точками – в 2016–2018 годах; белыми точками – в 2008 и 2018 годах.

Table 1

Distribution of the sampling stations in Karkinit Bay depending on study periods, areas, and salinity ranges of the near-bottom water layer

Таблица 1

Распределение станций отбора проб в Каркинитском заливе в зависимости от периодов исследований, районов и диапазонов солености придонного слоя воды

Area	Location of areas, depth	2007–2013		2016–2018	
		Number of stations	Salinity, ‰	Number of stations	Salinity, ‰
Zabakalsky	Apex to Lebyazhy Islands, 0–3 m	14	1.5–10.3	15	20.4–27.3
	Lebyazhy Islands to Bakalskaya Spit, 0–3 m	30	16.2–18.9	10	18.4–19.8
	middle of the Bay, 3–9 m	23	18.1–18.7	–	–
Western	10–41 m	19	17.76–18.03	23	18.14–18.38

Additionally, qualitative samples of periphyton on frames ($S=0.04 \text{ m}^2$, sieve-with a 0.5 mm mesh size) were collected in triplicates at 10 stations within a depth range of 0–2 m in the summer seasons of 2005 and 2007. The central and western parts of the Bay were surveyed during the cruises #70 and #72 aboard the R/V *Professor Vodyanitsky* in 2011 and 2013. The material was collected using an “Okean-50” grab sampler ($S=0.25 \text{ m}^2$) at 19 stations within a depth range of 10–41 m. In the southwestern part of the Bay, the material was collected at 23 stations during the cruises #84, #86 (in 2016), and #96 (in 2017) aboard the R/V *Professor Vodyanitsky*. At each station, 1–2 bottom sediment samples were taken. Sediments were washed through a system of sieves with a minimum mesh size of 1 mm. The material was fixed in a 4 % neutral formalin solution. Water temperature and salinity in the near-bottom layer were measured at all stations (Table 1).

The following publications were used for the taxonomic identification of the material collected: Vinogradov & Losovskaya (1968), Kiseleva (2004).

Frequency of species occurrence was calculated by the following formula:

$$F = \frac{a}{n} \cdot 100 \%,$$

where a is the number of stations where the species was encountered; n is the total number of stations in the study area.

Species with an occurrence frequency of 50 % or more were categorized as leading; species with an occurrence frequency of 25–50 %, as characteristic; and species found at less than 25 % of the sampled stations, as rare (Vorobyov, 1949). To assess the similarity of polychaete species compositions between different study years, we used the Czekanowski–Sørensen index:

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

where c is the number of species common for both lists; a and b are the numbers of species in each of the lists.

Multivariate statistical algorithm was used to assess the structural organisation of polychaetes taxocene. Determining the characteristic species of the selected spatial polychaetes complexes was realized based on their contribution to the intra- and intercomplex similarity (SIMPER analysis, PRIMER-6 software package) according to the non-transformed values of their abundance (Clarke, Gorley, 2001). The Bray-Curtis statistics (Bray, Curtis, 1957) was used as a measure for similarity. In the comparative prognostic estimation of expected species number we used commonly applied Chao-

2, Jackknife-1 and Jackknife-2 estimators (Foggo et al., 2003), calculated in PRIMER's Species-Accum plot routine. Possible differences between polychaetes complexes were tested for significance using analysis of similarity (ANOVA) in STATISTICA-6 software package.

Description of the study region. Karkinit Bay occupies a significant area in the eastern NWBS between the northwestern Crimea coast and the mainland. It is the largest, but relatively shallow Bay of the Black Sea. Its extent in the estuarine part from north to south (from the Tendrovskaya Spit to Cape Tarkhankut) is about 130 km; from west to east, 140 km. On the basis of its geomorphological structure, the Bay can be conditionally divided into the main western part (with depths of up to 45 m) and the shallow-water eastern part (with depths of up to 9–10 m). The border between them can be drawn along the line from the Bakalskaya Spit to the Bakalskaya Bank (with depths of up to 3 m) and further to Dzharylgach Island (Kondratiev, 2018). The bottom in the coastal zone is composed mainly of sands with clay outcrops; the southern shore of the Bay is mostly rocky. At depths greater than 20–25 m, sandy sediments are replaced by silty shell debris and aleurite/pelite silts (Arnoldy, 1949; Povchun, 1990) (Fig. 2).



Fig. 2. Karkinit Bay, the upper part of the Zabakalsky area

a – coastal zone; *b* – a site of the bottom with macrophyte beds.

Рис. 2. Каркинитский залив, верхинная часть Забакальского района

a – прибрежная зона; *b* – участок дна с зарослями макрофитов.

The coast of the Bay lacks rivers and is characterized by a low amount of precipitation. The hydrological regime shows a pronounced pattern of seasonal and year-to-year variations, especially in the eastern part. In winter, a significant part of the Bay freezes up; in summer, the water warms up to 26.9 °C, and even up to 29–30 °C in the shallow-water area. The variation in the parameters is largely related with the uneven inflow of the shelf water into the Bay. Along the northern coast, the Bay receives the freshened (with a salinity lower than 17 ‰) water from the northwestern shelf; a more saline (over 18 ‰) water of the open part of the sea comes from the south and southwest (Pukhtyar, 2007). The inflow of the freshened water into the Bay begins in early spring, intensifies in summer, and weakens in early autumn. In winter, the Rim Current increases, which causes the almost complete “isolation” of Karkinit Bay, and the inflow of this water stops. The water salinity over the major part of the Bay ranges within 13.87–18.74 ‰, rising in some years to 19 ‰, and even to 20.8 ‰ in the shallow part (Pukhtyar et al. 2003). Due to the intensive water warming and evaporation, the salinity in the shallow part becomes usually significantly higher than in the rest of the Bay by late summer. The entry of water into the eastern (Zabakalsky) part of the Bay is largely reduced due to its isolation. The water from the main part of the Bay can enter the eastern part through the Bakalsky Strait only with westerly and southwesterly winds. As a result, the eastern, shallow part of the Bay in the warm season can have an almost complete lack of water exchange with the main part of the Bay for up to two months. In the western, deep-water part, however, the time interval of renewal of the upper water layer is no longer than two weeks in the spring–summer period (Pukhtyar et al., 2003; Pukhtyar, 2007).

After the North Crimean Canal was put into service, seasonal discharges of fresh water from irrigation canals, in particular from those in its Razdolnenskaya branch (in 1984), caused dramatic changes in the hydrological and hydrochemical parameters of the waters in Karkinit Bay, which became especially pronounced in the eastern part, behind the Bakalskaya Spit (Yurovsky, 2001). In the upper (apex) part of the Bay, areas of significant freshening with salinities of 0.99–2.72 ‰ appeared at the sites of discharge of the Dnieper water from rice paddy fields and fish rearing ponds (Kondratiev, 2018). During the period of our study in 2007–2009, the zone of freshening of up to 1.5–10.3 ‰ was observed to extend from the apex of the Bay to the Lebyazhy Islands (Revkov et al., 2010).

The eastern, shallow part of the Bay, being subject to a high anthropogenic pressure, is of particular interest as regards its hydrochemistry and ecology. Technogenic radionuclides ¹³⁷Cs and ⁹⁰Sr continuously entered the upper part of Karkinit Bay with the water discharged from the irrigation systems of the Crimean Peninsula (Polikarpov et al., 2008; Gulin et al., 2016). During our study in 2008, the polychlorinated biphenyl (PCB) content of bottom sediments in the shallow waters of the Zabakalsky part did not exceed the maximum permissible concentration (MPC), while the concentration of DDT compounds in the upper part of the Bay exceeded the MPC 1.6-fold (Malakhova et al., 2019).

Also, a significant factor in the water pollution is the discharges of wastewater from the chemical plants of Armyansk and Krasnoperekopsk, producing aniline dyes, sodium bicarbonate, titanium dioxide, sulfuric acid, and other substances, into the upper part of the Bay (Kondratiev, 2018). As a result, due to the presence of toxic substances in the water of the Bay, its ecological status in 2011 was evaluated as “catastrophic” (Sovga et al., 2011).

Thus, the remoteness of Karkinit Bay from the deep-water part of the sea, its shallow depths, the peculiar hydrological regime, and also the extreme anthropogenic pressure create specific conditions for the benthic fauna here that differ from those existing in other regions of the sea.

RESULTS

As a result of our study, we found a total of 75 species of polychaete worms belonging to 28 families in Karkinit Bay (Table 2). In terms of number of species, the most widely represented families were the Syllidae (11 species), Spionidae (8), Phyllodocidae (8), and Nereididae (7). Two species were recorded as non-native in the Black Sea: *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) and *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Boltachova et al., 2016).

Table 2

Taxonomic structure and frequency of occurrence (F, %) of polychaetes (Polychaeta) in Karkinit Bay in the 20th and early 21st centuries

Таблица 2

Таксономический состав и частота встречаемости (F, %) полихет Каркинитского залива в 20 и в начале 21 века

1	2	3	4	5	6	7	8
Family	Species	¹ 1930s	² 1980s	2007–2013		2016–2018	
				depths, m		depths, m	
				0–9	10–41	0–9	10–41
				F			
Ampharetidae	<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	+	+	48	16	36	43
Arenicolidae	<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	+					
Capitellidae	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)			21	16	28	13
	<i>Capitella minima</i> Langerhans, 1880		+				

Table 2 (continue) Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
	<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparede, 1864)		+	53	95	44	96
Cirratulidae	<i>Cauleriella bioculata</i> (Keferstein, 1862)				5		
Dorvilleidae	<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)				5		
	<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)			14	11		35
	<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)			32	16	qual.	35
Eunicidae	<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	+					
	<i>Lysidice ninetta</i> Aud. et H. M. Edw., 1833	+		27		4	
	<i>Lysidice unicornis</i> (Grube, 1840)					qual.	
Fabriciidae	<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)			3	11		17
	<i>Manayunkia caspica</i> Annenkova, 1928				5		
Glyceridae	<i>Glycera alba</i> (O.F.Müller, 1776)			50	16	64	13
	<i>Glycera capitata</i> Örsted, 1842				5		
	<i>Glycera tridactyla</i> Schmarda, 1861	+	+	8	16	36	4
Goniadidae	<i>Goniadella bobrezkii</i> (Annenkova, 1929)			3			
Maldanidae	<i>Euclymene collaris</i> (Claparede, 1868)	+	+	8			
	<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	+	+	17	11	24	22
Microphthalmidae	<i>Microphthalmus sczelkowi</i> Meczniow, 1865				5		
	<i>Microphthalmus fragilis</i> Bobretzky, 1870			8		8	
	<i>Microphthalmus similis</i> Bobretzky, 1870			5			9
Nephtyidae	<i>Micronephthys longicornis</i> (Perejaslavl'tseva, 1891)		+	2	47	20	70
	<i>Nephtys cirrosa</i> Ehlers, 1868					8	17
	<i>Nephtys hombergii</i> Savigny, 1818	+	+	18	68	16	70
Nereididae	<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)		+	qual.		4	4
	<i>Eunereis longissima</i> (Johnston, 1840)				5		
	<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	47	26	8	22
	<i>Namanereis pontica</i> (Bobretzky, 1872)			2			
	<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867		+	9		20	9
	<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840),	+	+	26	11	4	26
	<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne-Edwards, 1834)			36	37	56	26
Nerillidae	<i>Nerilla antennata</i> Schmidt, 1848			2			
Opheliidae	<i>Ophelia bicornis</i> Savigny, 1818	+		qual.			
	<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)	+					
	<i>Polyopthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)					4	
Orbiniidae	<i>Orbinia latreillii</i> Audouin et M.-Edwards, 1834	+					
Oweniidae	<i>Galathowenia</i> sp.		+				
Paraonidae	<i>Aricidea claudiae</i> Laubier, 1967		+		58		65
Pectinariidae	<i>Lagis neapolitana</i> (Claparede, 1868)	+	+	32	26	8	43
	* <i>Pectinaria belgica</i> (Pallas, 1766)	+					
Phyllodocidae	<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)			qual.			4
	<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843),			6	11	8	
	<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	+	+	14	58	32	13
	<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1865)	+	+	11	11		26

Table 2 (continue) Таблица 2 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
	<i>Nereiphylla pusilla</i> (Claparede, 1870)			14	11	4	22
	<i>Nereiphylla paretii</i> Blainville, 1828		+				
	<i>Phyllodoce lineata</i> (Claparede, 1870)		+				
	<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)		+	15	21	qual.	4
	<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted 1843			23	21	16	22
	<i>Pseudomystides limbata</i> (Saint-Joseph, 1888)						4
Pilargiidae	<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)			2			4
Polynoidae	<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)		+	50	32	48	43
	<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparede, 1870)		+	33	58	8	52
Protodrilidae	<i>Lindrilus flavocapitatus</i> (Uljanina, 1877)			8	5	8	
Sabellariidae	<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)	+		8	21		30
Sabellidae	<i>Oriopsis armandi</i> (Claparede, 1864)		+				
Saccocirridae	<i>Saccocirrus papillocercus</i> Bobretzky, 1872			3			
Serpulidae	<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)		+	2	42		26
	<i>Janua heterostropha</i> (Montagu, 1803)			6		qual.	
	<i>Pileolaria militaris</i> Claparede, 1870			qual.		qual.	
	<i>Vermiliopsis infundibulum</i> (Linnaeus, 1788)	+					
Sigalionidae	<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839		+	2	26		43
Spionidae	<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern, 1914		+				9
	<i>Microspio mecznikowiana</i> (Claparede, 1869)	+	+	2	5	4	4
	<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802			26	5	16	4
	<i>Prionospio cf. cirrifera</i> Wiren, 1883		+	26	58		65
	<i>Scolecopsis (Scolecopsis) cantabra</i> (Rioja, 1918)			2			4
	<i>Scolecopsis tridentata</i> (Southern, 1914),			8		36	4
	<i>Pygospio elegans</i> Claparede, 1863			2		8	
	** <i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870		+	15	5	4	9
Syllidae	<i>Erinaceusyllis erinaceus</i> (Claparede, 1863)				5		
	<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845			26	26	16	43
	<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)			5		qual.	
	<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)			6	11		9
	<i>Salvatoria clavata</i> (Claparede, 1863)			11		8	
	<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914			6		16	
	<i>Sphaerosyllis hystrix</i> Claparede, 1863				5		9
	<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840			2			
	<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863			17	5	qual.	
	<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852					qual.	
	<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)			20			
Terebellidae	<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	+	+	15	21		30
	<i>Polycirrus cf. jubatus</i> Bobretzky, 1869			3	11		9
Trichobranchidae	<i>Terebellides stroemii</i> Sars, 1835	+	+		53		43

Note: ¹ (Arnoldy, 1949); ² (Zolotarev, Povchun, 1986; Povchun, 1990, 1992; Zolotarev et al., 1991); * the species was recorded in the 1950s (Vinogradov & Losovskaya, 1968); ** the species was earlier referred to as *Spio filicornis* (Müller, 1776) (Boltachova, Lisitskaya, 2019); “qual.” means that the species was found in qualitative samples.

In accordance with the geomorphological features of the Karkinit Bay, the polychaete taxocene was analysed in its two main areas: the Zabakalsky and western areas. At the same time, due to changes in hydrological conditions, in mentioned above sectors of the Bay the analysis was performed for time intervals: before and after 2014. Based on the subdivision of stations into 4 groups and the importance of polychaete species in the selected station complexes by their contributing most to the average intracomplex similarity (Table 3), the polychaete taxocene in the benthos of Karkinit Bay can be described by four complexes: I—*Heteromastus filiformis* + *Hediste diversicolor*, II—*Nephtys hombergii* + *Heteromastus filiformis*, III—*Heteromastus filiformis* + *Prionospio cf. cirrifera* + *Aricidea claudiae* and IV—*Platynereis dumerilii*. Significant differences in the polychaete abundance were noted between complexes I and IV ($p=0.0008$), III and IV ($p=0.017$), in other cases differences were not significant ($p>0.25$).

The relatively low values of intracomplex similarity (14.21–20.27 %) indicate the high heterogeneity of polychaete assemblages and the possible problematic nature of our “artificial” subdivision of the whole taxocene into 4 complexes. However, a comparison of the already identified complexes with each other showed that in all cases the intercomplex similarity is lower than the intracomplex similarity (Fig. 3).

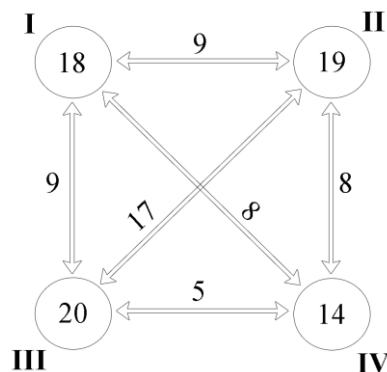


Fig. 3. Intra- and intercomplex similarity (Bray-Curtys Similarity) of the polychaete fauna of the Karkinit Bay

I–IV – polychaete complexes. The circles show values of similarity coefficients within the respective complexes, outside the circles – intercomplex similarity.

Рис. 3. Внутри- и межкомплексное сходство (Bray-Curtys Similarity) фауны полихет Каркинитского залива

I–IV – комплексы полихет. В кружках указаны значения коэффициентов сходства внутри соответствующих комплексов, вне кружков – межкомплексное сходство.

From these positions (quantitative distribution of various species), the subdivision of the polychaete fauna, taken by us as the basis, corresponding to the physical-geographical zoning of the water area of the Karkinit Bay, is not senseless.

Composition and structure of the polychaete fauna in Karkinit Bay in the period 2007–2013. A total of 59 species representing 25 families were recorded from the shallow-water Zabakalsky area, and 46 species (22 families) were recorded from depths greater than 10 m in the western part of the Bay. The Czekanowski–Sørensen faunal similarity index for these areas amounted to 0.69.

In the Zabakalsky area (complex I – *Heteromastus filiformis* + *Hediste diversicolor*), the group of leading species (with an occurrence frequency of >50 %) was comprised of *Heteromastus filiformis*, *Harmothoe imbricata*, and *Glycera alba*. The group of characteristic species (with an occurrence frequency of 25–50 %) was comprised of 11 species: *Hediste diversicolor*, *Harmothoe reticulata*, *Platynereis dumerilii*, *Shistomeringos rudolphi*, *Lagis neapolitana*, *Melinna palmata*,

Table 3

The principal polychaetes species contributing most to the average similarity within the corresponding taxocoenotic complexes

Таблица 3

Виды полихет, вносящих наибольший вклад в среднее внутрикомплексное сходство выделенных таксоценологических комплексов

Taxa	Contribution indicator				
	$N_{av.}$	$\bar{\alpha}_i$	$\bar{\alpha}_i/SD$	$\bar{\alpha}_i\%$	Cum.%
<i>Complex I. Average similarity: 17.51</i>					
<i>Heteromastus filiformis</i>	210.14	5.04	0.59	28.82	28.82
<i>Hediste diversicolor</i>	300.71	4.12	0.32	23.56	52.38
<i>Melinna palmata</i>	205.03	2.76	0.42	15.74	68.12
<i>Glycera alba</i>	43.16	1.15	0.41	6.59	74.71
<i>Harmothoe imbricata</i>	42.53	1.04	0.47	5.96	80.67
<i>Platynereis dumerilii</i>	69.73	0.61	0.35	3.49	84.16
<i>Complex II. Average similarity: 19.48</i>					
<i>Nephtys hombergii</i>	74.21	6.54	0.54	33.56	33.56
<i>Heteromastus filiformis</i>	115.47	4.43	0.84	22.75	56.31
<i>Prionospio cf. cirrifera</i>	70.21	3.62	0.49	18.61	74.91
<i>Aricidea claudiae</i>	23.47	1.12	0.36	5.73	80.64
<i>Complex III. Average similarity: 20.27</i>					
<i>Heteromastus filiformis</i>	199.30	5.03	0.98	24.83	24.83
<i>Prionospio cf. cirrifera</i>	440.78	4.99	0.56	24.62	49.45
<i>Aricidea claudiae</i>	153.48	4.39	0.61	21.64	71.09
<i>Nephtys hombergii</i>	20.87	1.45	0.34	7.17	78.26
<i>Micronephthys longicornis</i>	63.83	1.04	0.49	5.13	83.39
<i>Complex IV. Average similarity: 14.21</i>					
<i>Platynereis dumerilii</i>	65.13	3.99	0.50	28.06	28.06
<i>Glycera alba</i>	27.79	2.42	0.66	17.07	45.13
<i>Harmothoe imbricata</i>	36.56	1.47	0.41	10.34	55.46
<i>Heteromastus filiformis</i>	75.60	1.35	0.31	9.53	64.99
<i>Glycera tridactyla</i>	18.29	1.11	0.32	7.78	72.78
<i>Scolecopsis tridentata</i>	38.65	1.05	0.28	7.40	80.18

Note: $N_{av.}$ – average abundance of polychaetes; $\bar{\alpha}_i$ – absolute and $\bar{\alpha}_i\%$ – the relative contributions of “i”-species to the average Bray-Curtis similarity within the complex; SD – standard deviation; Cum.% – total relative contribution of species to the average Bray-Curtis similarity within the corresponding groupings.

Lysidice ninneta, *Perinereis cultrifera*, *Polydora cornuta*, *Exogone naidina*, and *Prionospio cf. cirrifera* (Fig. 4). The highest population density values were recorded for *Hediste diversicolor* (with a mean of 300 ind. · m⁻² and a maximum of 2313 ind. · m⁻²), *Melinna palmata* (205 and 1038 ind. · m⁻²), and *Heteromastus filiformis* (210 and 950 ind. · m⁻²). Some species that dominated in macrophyte beds – *Harmothoe reticulata*, *Trypanosyllis zebra*, and *Platynereis dumerilii* – showed a relatively high density (56–67 ind. · m⁻²). The density of polychaetes in the Zabakalsky area ranged within 50–

5963 ind.·m⁻², with an average of 1343±331 ind.·m⁻², and reached the maximum values at a depth of 5–8 m in the central part of the Zabakalsky area. *Hediste diversicolor* and *Trypanosyllis zebra* made the greatest contribution to the abundance (12–20 %)

During the same period (2011–2013), the leading species at depths of 10–41 in the western part of Karkinit Bay (complex II – *Nephtys hombergii* + *Heteromastus filiformis*) were as follows: *Heteromastus filiformis*, *Nephtys hombergii*, *Prionospio cf.cirrifera*, *Aricidea claudiae*, *Genetyllis tuberculata*, *Harmothoe reticulata*, and *Terebellides stroemii*. The group of characteristic species was comprised of eight ones: *Micronephthys longicornis*, *Spirobranchus triqueter*, *Platynereis dumerilii*, *Harmothoe imbricata*, *Lagis neapolitana*, *Hediste diversicolor*, *Exogone naidina*, and *Pholoe inornata*. The density of polychaetes in the western part of the Bay ranged widely within 56–17708 ind.·m⁻², with an average of 1420±1293 ind.·m⁻². The maximum population density of polychaetes was recorded from a depth of 35 m, where *Melinna palmata* constituted 94 % of it. A very high density (more than 1000 ind.·m⁻²) was also observed at a depth of 11 m (at stations within the Small *Phyllophora* Field), where *Heteromastus filiformis* dominated. The highest average



Fig. 4. Some polychaete species characteristic of Karkinit Bay

a – *Hediste diversicolor*; b – *Amphitritides gracilis*; c – *Glycera alba*; d – *Melinna palmata*; e – *Harmothoe* sp.; f – *Terebellides stroemii*; g – *Nephtys hombergii*; h – *Trypanosyllis zebra*; i – *Spirobranchus triqueter*; j – *Heteromastus filiformis*; k – *Polydora cornuta*; l – *Sabellaria taurica* (photos by A. A. Nadolny).

Рис. 4. Некоторые виды полихет, характерные для Каркинитского залива

a – *Hediste diversicolor*; b – *Amphitritides gracilis*; c – *Glycera alba*; d – *Melinna palmata*; e – *Harmothoe* sp.; f – *Terebellides stroemii*; g – *Nephtys hombergii*; h – *Trypanosyllis zebra*; i – *Spirobranchus triqueter*; j – *Heteromastus filiformis*; k – *Polydora cornuta*; l – *Sabellaria taurica* (фото А. А. Надольного).

densities for this area were recorded for *Melinna palmata* (914 ind. · m⁻²) and *Heteromastus filiformis* (115 ind. · m⁻²). The density values were also relatively high for *Nephtys hombergii* (74 ind. · m⁻²), *Prionospio* cf. *cirrifera* (70 ind. · m⁻²), and *Harmothoe reticulata* (48 ind. · m⁻²).

Composition and structure of the polychaete fauna in Karkinit Bay in the period 2016–2018 after the closure of the North Crimean Canal. In the summer of 2018, a total of 41 polychaete species belonging to 17 families were recorded from the Zabakalsky area and 46 species belonging to 21 families from the western part of Karkinit Bay in 2016–2017. The Czekanowski–Sørensen faunal similarity index for these waters amounted to 0.61.

In 2016–2017, the group of leading species in the western Karkinit Bay at depths 10–41 m (complex III – *Heteromastus filiformis* + *Prionospio* cf. *cirrifera* + *Aricidea claudiae*) was comprised of *Heteromastus filiformis*, *Nephtys hombergii*, *Micronephthys longicornis*, *Prionospio* cf. *cirrifera*, *Aricidea claudiae*, and *Harmothoe reticulata*. The group of characteristic species was comprised of 14 ones (Table 2). The population density of polychaetes at the stations ranged within 124–5952 ind. · m⁻², with an average of 1291±615 ind. · m⁻². High density values were recorded for *Prionospio* cf. *cirrifera* (with a mean value of 440 ind. · m⁻² and a maximum of 2984 ind. · m⁻²), *Aricidea claudiae* (153 and 1756 ind. · m⁻²), and *Heteromastus filiformis* (200 and 944 ind. · m⁻²). The maximum polychaete density values (4196 and 5952 ind. · m⁻²) were recorded from a bottom area with silted shell debris located within a depth range of 20–22 m slightly north of Cape Tarkhankut; the density of the spionid *Prionospio* cf. *cirrifera* accounted for 50–65 % of these values.

The group of leading species in the Zabakalsky area in 2018 (complex IV – *Platynereis dumerilii*) was comprised of *Platynereis dumerilii* and *Glycera alba*; the group of characteristic species was comprised of *Harmothoe imbricata*, *Heteromastus filiformis*, *Melinna palmata*, *Scolelepis tridentata*, *Glycera tridactyla*, *Genetyllis tuberculata*, and *Capitella capitata*. The density of polychaetes at the stations ranged within 25–2338 ind. · m⁻², with an average of 498±219 ind. · m⁻². Relatively high densities were recorded for *Heteromastus filiformis* (with a mean of 73 ind. · m⁻² and a maximum of 1213 ind. · m⁻²), *Platynereis dumerilii* (65 and 288 ind. · m⁻²), and *Polydora cornuta* (48 and 600 ind. · m⁻²). High polychaete density values (1363–1400 ind. · m⁻²) were recorded at the stations located in the very apex of the Bay at a salinity of 20.4–27.3 ‰; the density of *Polydora cornuta* accounted for 40–43 % of these values.

DISCUSSION

In the first, the most extensive study of the benthic fauna in Karkinit Bay in the 1930s that covered the entire area from the water's edge to depths of 30 m, not all but the most common polychaete species were identified in the Annelida group (Arnoldy, 1949). This probably explains the fact that only 22 species from 16 families were recorded from the samples then. The studies in the 1980s covered depths of 5–40 m, but mainly the western area with depths greater than 10 m was surveyed. At that time, 31 species (17 families) were found (Zolotarev, Povchun, 1986; Povchun, 1990, 1992; Zolotarev et al., 1991). In 2007–2018, we surveyed depths from 0 to 40 m, with, however, twice as many stations performed in the shallow-water Zabakalsky part of the Bay as in the western area. A total of 75 polychaete species representing 28 families were recorded.

Thus, we have extended the taxonomic list of polychaetes from Karkinit Bay by adding 46 species new to the region. One of these species, *Heteromastus filiformis*, was first discovered in Sevastopol Bay in the 1920s and was not known for other areas of the Black Sea at that time (Yakubova, 1930). Subsequently, the species distributed widely and became common in sandy/silty habitats, where its maximum abundance reached 227 ind. · m⁻² (Marinov, 1977; Kiseleva, 2004). In our collections, this species was categorized as leading in both study periods and in both areas: in the shallow-water Zabakalsky part and in the deeper western part of Karkinit Bay. Its abundance reached 950 ind. · m⁻² in 2007–2013 and 1213 ind. · m⁻² in 2016–2018.

Two species, *Polydora cornuta* and *Sigambra tentaculata*, are relatively new to the Black Sea. They were introduced in the basin in the 1960s and were not widely distributed there in the 1980s (Surugiu, 2012; Boltachova et al., 2021). Eleven of the species found only in our studies belong to the family Syllidae. The Black Sea Syllidae are mainly small-sized species, mostly represented in

the meiobenthos, and, therefore, they could be overlooked in samples of previous researchers. Furthermore, they are more typical for shallow waters, which were studied more in detail in 2007–2018.

A total of 86 polychaete species belonging to 32 families have been found in Karkinit Bay throughout the period of zoobenthos research since 1934 (Table 2). Six species were mentioned only in the first study period (1930s) and five only in the second one (1980s). These are mainly such species as *Arenicola marina*, *Nereiphylla paretii*, *Phyllodoce lineata*, *Pectinaria belgica*, *Orbinia latreillii*, and *Galathowenia* sp. which rarely occur in the Black Sea (Kiseleva, 2004). A total of 13 species were common in all three study periods (in 1930s, 1980s, and 2007–2018); of them, 10 are currently leading or characteristic in the benthos of the Bay.

A prognostic estimation of the expected species richness of the polychaete taxocene in the region of Karkinit Bay, calculated on the basis of our data (2007–2018), showed as follows (Fig. 5). At the 116 th sample/station (out of 135 sampled in the study region), the Chao2 curve forms a plateau, reaching a value of 98 (SD=16) polychaete species. Close levels of the theoretically expected species richness of the polychaete taxocene at the end points of the curves are achieved using the estimators Jackknife1 (93 species) and Jackknife2 (103 species). The estimate of the theoretically expected number of polychaete species in the waters of Karkinit Bay, obtained this way, is only by approximately 20 species higher than the level of 76 species that we actually recorded in 2007–2018. The total number of members of this group (89 species) found in the Bay throughout the period of zoobenthos research since 1934 fits into the range of theoretically expected value of the species richness of the polychaete taxocene, approaching it even closer.

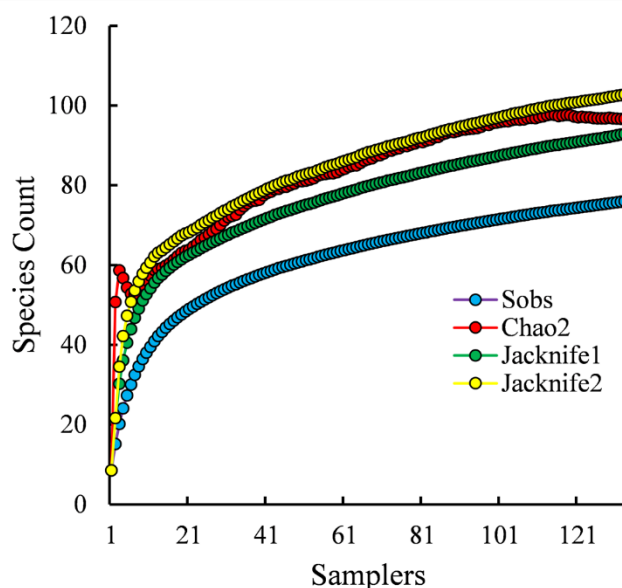


Fig. 5. Prognostic estimation of the species richness of the polychaete taxocene in Karkinit Bay, Black Sea, based on the data of benthos surveys in 2007–2018

Рис. 5. Прогностическая оценка видового богатства таксоцены полихет в Каркинитском заливе, Чёрное море, на основе данных исследований бентоса в 2007–2018 годах

Due to the change in hydrological conditions in the shallow part of the Bay in 2014, caused by the damming of the North Crimean Canal, it is of interest to compare the polychaete taxocene compositions and structures between 2007–2013 and 2016–2018. The similarity index for the faunas of 2007–2013 and 2016–2018 amounted to 0.74 for the Zabakalsky area; for the western deep-water area, 0.77; and in general, 0.83. Such index values indicate that there was a slight change in species composition, a little more pronounced in the Zabakalsky area.

In quantitative terms and in the structure of dominance, the differences proved to be more significant. Until 2014, *Heteromastus filiformis*, *Harmothoe imbricata*, and *Glycera alba* were the leading species in the polychaete taxocene in the Zabakalsky area. Then, after the closure of the North Crimean Canal, *Platynereis dumerilii* and *Glycera alba* became leading, while *H. imbricata* and *H. filiformis* occurred in the category of characteristic species. In 2007–2013, *Hediste diversicolor* dominated in abundance; in 2016–2018, *H. filiformis* and *P. dumerilii* dominated. There were significant differences between complexes I (*Heteromastus filiformis* + *Hediste diversicolor*) and IV (*Platynereis dumerilii*) in terms of the number of polychaetes ($p=0.0008$). The average density of polychaetes in the period after the closure of the North Crimean Canal decreased 2.7-fold. This was largely due to a decrease in the abundance of *H. diversicolor*, which averaged at 257 ± 129 ind. \cdot m $^{-2}$ (with a maximum of 2313 ind. \cdot m $^{-2}$); in 2018, the average was 10 ± 9 ind. \cdot m $^{-2}$, and the maximum did not exceed 225 ind. \cdot m $^{-2}$. This was probably related to the increase in the water salinity in the upper part of the Zabakalsky area (Table 1).

The species *H. diversicolor* is characteristic of the coastal zone, inhabits silty and silty/sandy sediments, is distinguished by its tolerance to freshening to up to 1.4 ‰, and also survives decreases in oxygen content to 2.44 mL \cdot L $^{-1}$. The greatest development of this species was observed in estuaries at a salinity of 5–6 ‰ on silts often contaminated with hydrogen sulfide (Losovska, 1964). During our studies in 2008–2009, the salinity in the shallow-water zone of the Zabakalsky part of the Bay varied from 1.5 to 18.8 ‰; silted sediments with a large amount of detritus and the smell of hydrogen sulfide prevailed. At the stations with a salinity lower than 10 ‰, *H. diversicolor* dominated, while other polychaetes almost did not occur (Fig. 6a). The *H. diversicolor* density showed an inverse relationship with the salinity value (Fig. 6b).

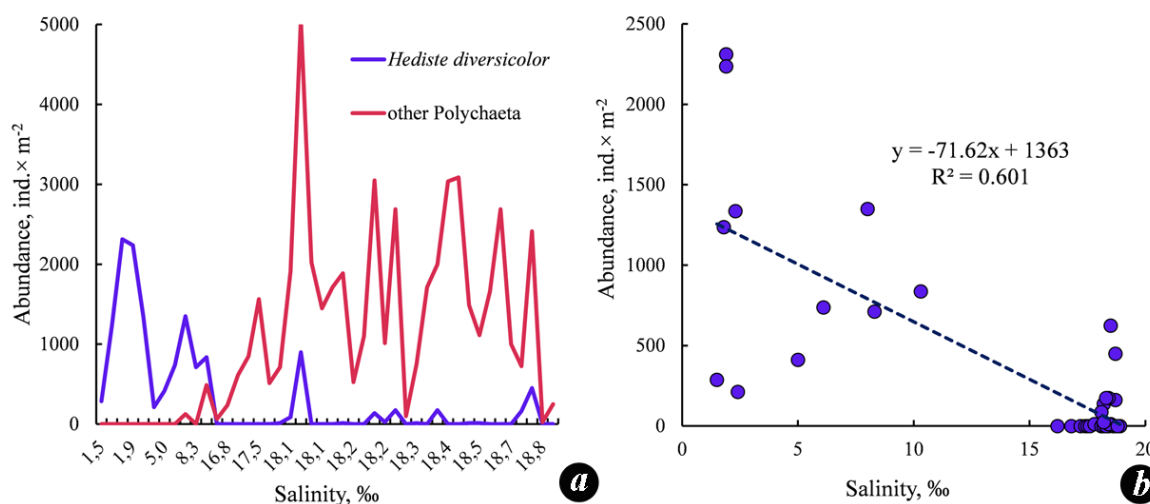


Fig. 6. The density of *Hediste diversicolor* and other species of Polychaeta in the benthos of Karkinit Bay at different water salinity values (a) and the relationship of the *H. diversicolor* density and the salinity (b) in 2008–2009

Рис. 6. Плотность *Hediste diversicolor* и других видов полихет в бентосе Каркинитского залива при различных значениях солености воды (a) и соотношение плотности *H. diversicolor* и солености (b) в 2008–2009 годах

At one of the stations, *Manayunkia caspica*, a species characteristic for brackish waters of the Azov–Black Sea basin, was recorded only during the period of freshening in 2011 (Kiseleva, 2004). *M. caspica* was found on silty/sandy sediments where it formed a density of 36 ind. \cdot m $^{-2}$.

In the western area, where the pattern of salinity variations is more stable, no significant interannual differences were observed in the polychaete taxocene. The leading forms were the same species, and the average values of polychaete density were similar: 1420 ± 1293 ind. \cdot m $^{-2}$ in 2011–2013 and 1291 ± 615 ind. \cdot m $^{-2}$ in 2016–2017. *Melinna palmata*, *H. filiformis* and *Nephtys hombergii*

dominated in the former period; *Prionospio* cf. *cirrifera* and *H. filiformis* dominated in the latter period. Differences between assemblages II (*Nephtys hombergii* + *Heteromastus filiformis*) and III (*Heteromastus filiformis* + *Prionospio* cf. *cirrifera* + *Aricidea claudiae*) in polychaete abundance were not significant ($p > 0.25$). By combining the data obtained for the deep-water western area from 2011 to 2017, we composed a map of polychaete density distribution (Fig. 7).

Of particular note are very high values of both the average and maximum densities of *M. palmata* in 2011–2013 (up to 16740 ind.·m⁻² at a depth of 40 m, in the middle part of the Bay) and *P.* cf. *cirrifera* in 2016–2017 (up to 2984 ind.·m⁻² at a depth of 20 m, in the area of the Small *Phyllophora* Field). Although similar density values (25000 ind.·m⁻²) were reported earlier for *M. palmata*, widely distributed in the NWBS (Losovskaya, 1988; Revkov, Boltachova, 2021), our values of the maximum density of *P.* cf. *cirrifera* exceed those known for the Black Sea. Thus, the density of *P.* cf. *cirrifera* on sandy sediments off the Crimean coast reached 396 ind.·m⁻², while on shell debris/sandy sediments off the coast of Bulgaria, it was 267 ind.·m⁻² (Marinov, 1977; Kiseleva, 2004). This species, like many Spionidae, is known to be opportunistic and is characteristic of waters with a high organic matter content (Kiseleva, 2004; Çinar et al., 2009). Therefore, the massive increase in abundance of *P.* cf. *cirrifera* that we observed may be associated with the general organic pollution of Karkinit Bay.

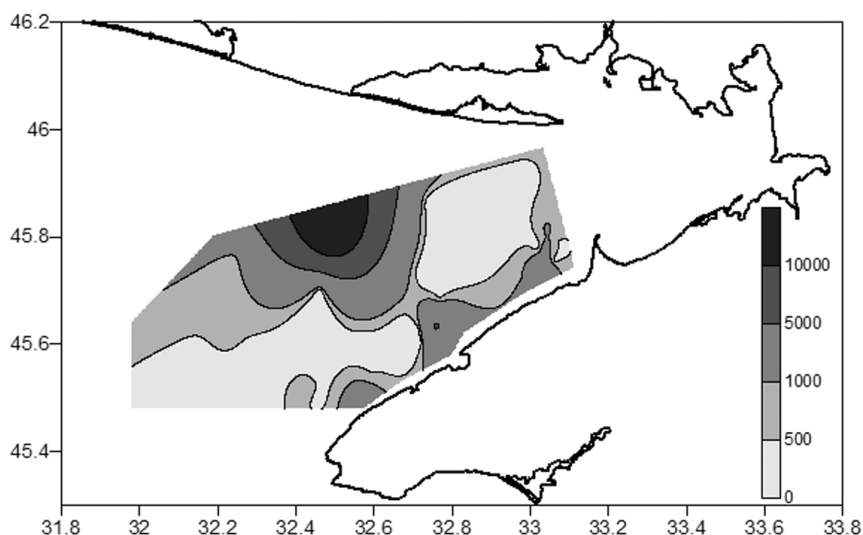


Fig. 7. Distribution of polychaete density (ind.·m⁻²) in western Karkinit Bay in 2011–2017
Рис. 7. Распределение плотности полихет (экз.·м⁻²) в западной части Каркинитского залива в 2011–2017 годах

CONCLUSIONS

In 2007–2018, we recorded a total of 75 species of polychaete worms from Karkinit Bay, which allowed us to extend the previously known taxonomic list of polychaetes by adding 46 species. Thus, 86 species of Polychaeta belonging to 32 families were found in Karkinit Bay throughout the period of zoobenthos research from 1934 to 2018. The following families were represented by the largest numbers of species: Phyllodocidae (10 species), Syllidae (11), Spionidae (8), and Nereididae (7).

The average density of polychaetes in the period 2007–2018 varied within a range of 498–1420 ind.·m⁻², and the maximum value reached 17708 ind.·m⁻². Differences in the structure and abundance of Polychaeta taxocene were observed between the shallow-water Zabakalsky part and the deeper western parts of Karkinit Bay. However, the species *Heteromastus filiformis* proved to be leading all over the area of the Bay.

The change in hydrological characteristics had an impact on the polychaete taxocene in the shallow waters of the Zabakalsky part of the Bay. In these waters, *Hediste diversicolor* dominated in

abundance, reaching 2313 ind.·m⁻², in 2007–2013. This species dominated at stations with a water salinity lower than 10 ‰. The population density of *H. diversicolor* showed an inverse relationship with water salinity. After the closure of the North Crimean Canal, the dominant species changed, and the average density values of polychaetes decreased 2.7-fold.

In the western, deep-water part, no significant changes have been observed after the closure of the canal. The maximum values of polychaete density were recorded for *Melinna palmata* (16740 ind.·m⁻²) in 2007–2013 and for *Prionospio cf. cirrifera* (2984 ind.·m⁻²) in 2016–2018.

The lists of Polychaeta species that we have compiled can be used for an inventory of the protected water areas located in the Zabakalsky part of the Karkinit Bay: the Lebyazhy Islands Nature Reserve and the Small *Phyllophora* Field and Karkinitzky Nature Sanctuary.

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the state task of the Federal Research Center of the IBSS on the topic “Regularities of formation and anthropogenic transformation of biodiversity and bioresources of the Azov-Black Sea basin and other regions of the World Ocean” (registration no. 121030100028-0) and “Study of control mechanisms of production processes in biotechnological complexes in order to develop scientific foundations for obtaining biologically active substances and technical products of marine genesis”, (registration no. 121030300149-0).

The authors are deeply grateful to all colleagues who took part in the collection and processing expedition materials, as well as Dr. N.G. Sergeeva and Dr. I.A. Zhirkov for valuable advice and comments which contributed to improvement of the manuscript.

References

- Arnoldy L. V. Materials on the quantitative study of the Black Sea zoobenthos. II. Karkinit Gulf // Trudy Sevastopol'skoj Biologicheskoy Stantsii. – 1949. – Vol. 7. – P. 127–192 [in Russian].
- Boltachova N. A., Revkov N. K., Bondarenko L. V., Kolesnikova E. A., Timofeev V. A., Kopy V. G. Taxonomic composition of macrozoobenthos Karkinitzky Bay (Black Sea) in early XXI century // Marine biological research: achievements and perspectives. – Vol. 2. Tezisy dokladov Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchonnoy 145-letiyu Sevastopol'skoj biologicheskoy stantsii. (19–24 September 2016). – Sevastopol: ECOSI-Hydrophysics, 2016. – P. 36–39 [in Russian].
- Boltachova N. A., Lisitskaya E. V. On the taxonomic classification of *Spio* (Annelida, Spionidae) species from the Sea of Azov – Black Sea basin // Marine Biological Journal. – 2019. – Vol. 4, N 3. – P. 26–36 [in Russian]. <https://doi.org/10.21072/mbj.04.3.03>.
- Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Podzorova D. V. Distribution of Alien Polychaetes in Biotopes of the Northern Part of the Black Sea // Russian Journal of Biological Invasions. – 2021. – Vol. 12, N 1. – P. 11–26. <https://doi.org/10.1134/S2075111721010033>.
- Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of the upland forest communities of South Wisconsin // Ecological Monographs. – 1957. – Vol. 27. – P. 325–347.
- Çinar M. E., Balkis H., Albayrak S., Dağlı E., Karhan S. U. Distribution of polychaete species (Annelida: Polychaeta) on the polluted soft substrate of the Golden Horn Estuary (Sea of Marmara), with special emphasis on alien species // Cahiers de Biologie Marine. – 2009. – Vol. 50, N 1. – P. 11–17.
- Clarke K. R., Gorley R. M. PRIMER v5: User Manual/Tutorial. Primer-E: Plymouth, 2001. – 92 p.
- Foggo A., Attrill M. J., Frost M. T., Rowden A. A. Estimating marine species richness: an evaluation of six extrapolative techniques // Marine Ecology Progress Series. – 2003. – Vol. 248. – P. 15–26.
- Gulin S. B., Mirzoeva, N. Yu., Lazorenko G. E., Egorov V. N., Trapeznikov A. V., Sidorov I. G., Proskurnin V. Yu., Popovichev V. N., Bey O. N., Rodina E. A. Present-day radioecological situation, associated with the regime of functioning of the North Crimean Canal // Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya. – 2016. – Vol. 56, N 6. – P. 647–654 [in Russian].
- Kiseleva M. I. Polychaetes (Polychaeta) of the Black and Azov Seas. Kola Science Centre, Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Science. – Apatity, 2004. – 409 p. [in Russian].
- Kondratiev S. I. Hydrochemistry of the northwestern shelf of the Black Sea in the modern period // Sistema Chernogo Morya. [A. P. Lisitsyn ed.]. – Moscow: Scientific World, 2018. – P. 119–146 [in Russian]. <https://doi.org/10.29006/978-5-91522-473-4.2018.119>
- Losovska G. V. On the distribution of marine species of polychaete *Nereis (Neanthes) diversicolor* (Müller, 1776) and *Nereis (Neanthes) succinea* (Leucart, 1847) in the Dnieper-Bug estuary // Naukovi zapiski Odeskoi biologichnoi stantsii. – 1964. – Vol. 5. – P. 34–38 [in Ukrainian].

- Losovskaya G. V. Long-term changes in the composition and distribution of polychaetes of the north-western part of the Black Sea // *Gidrobiologicheskii Zhurnal*. – 1988. – Vol. 24, N 4. – P. 21–25 [in Russian].
- Malakhova L. V., Egorov V. N., Gulin S. B., Malakhova T. V., Moseichenko I. N. Long-Term Dynamics of the Concentrations of Organochlorine Compounds and Mercury in the Bottom Sediments of the Chernorechenskoe Reservoir // *Water Resources*. – 2019. – Vol. 46, N 4. – P. 595–601. <https://doi.org/10.1134/S0097807819040146>
- Marinov T. Bristle worms (Polychaeta). Fauna of Bulgaria. – Vol. 6. – Sofia: Academiae Scientiarum Bulgaricae, 1977. – 258 p [in Bulgarian].
- Polikarpov G. G., Lazorenko G. E., Tereshchenko N. N., Korotkov A. A. The contribution of the North Crimean Canal irrigation system to the transfer of cesium, plutonium and americium radionuclides with the Dnieper waters to the Karkinit Bay of the Black Sea // *Radioecological response of the Black Sea to the Chernobyl accident*. [G. G. Polikarpov, V. N. Egorov eds.]. – Sevastopol: ECOSI-Hydrophysic, 2008. – P. 185–206 [in Russian].
- Povchun A. S. Changes in the benthos of the Karkinit Bay over 50 years // *Gidrobiologicheskii Zhurnal*. – 1990. – Vol. 26, N 5. – P. 20–27 [in Russian].
- Povchun A. S. Changes in the benthic communities of the Karkinit Bay // *Mnogoletnie izmeneniia zoobentosa Chernogo moria*. [V. E. Zaika ed.]. – Kiev: Naukova Dumka, 1992. – P. 105–138 [in Russian].
- Pukhtyar L. D. Seasonal freshening and salinization of waters in the Karkinit Bay // *Physical Oceanography*. – 2007. – Vol. 17, N 4. – P. 209–222.
- Pukhtyar L. D., Ilyin Yu. P., Belokopytov V. N. Seasonal and spatial variability of the thermohaline structure of the Karkinit Bay waters // *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*. – 2003. – Vol. 8. – P. 48–63 [in Russian].
- Revkov N. K., Boltachova N. A., Kolesnikova Ye. A., Timofeyev V. A. Macrozoobenthos of the Swan Islands area of the Karkinit Bay (the Black Sea) // *Bioraznoobraznye i ustoychivoye razvitiye: Tezisy dokladov mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. – Simferopol: Krymskij nauchnyj centr NAN Ukrainy i MON Ukrainy, 2010. – P. 108–111 [in Russian].
- Revkov N. K., Boltachova N. A. Structure of the macrozoobenthos assemblages in the central part of the northwestern Black Sea shelf (Zernov's Phyllophora Field) at the beginning of the 21st century // *Ecologica Montenegrina*. – 2021. – Vol. 39. – P. 92–108. <https://doi.org/10.37828/em.2021.39.11>
- Sovga E. E., Pasyukov A. A., Andreeva O. A. Ecological state of the coastal regions of Crimea // *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*. – 2011. – Vol. 25. – P. 169–180 [in Russian].
- Surugi V. Systematics and ecology of species of the *Polydora*-complex (Polychaeta: Spionidae) of the Black Sea // *Zootaxa*. – 2012. – Vol. 3518, N 1. – P. 45–65.
- Terentyev A. S. Distribution of crabs *Pilumnus hirtellus* (Decapoda, Xanthidae) in a small phyllophora field in Karkinit Bay of the Black Sea // *Vestnik zoologii*. – 2002. – Vol. 36, N 5. – P. 69–72 [in Russian].
- Vinogradov K. O. On the issue of feeding area of bottom fish in the northwestern part of the Black Sea // *Naukovi zapiski Odes'koï biologichnoï stancii*. – 1959. – Vol. 1. – P. 98–111 [in Ukrainian].
- Vinogradov K. A., Losovskaya G. V. Class polychaete worms – Polychaeta // *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morey*. – Vol. 1. [F. D. Mordukhai-Boltovskoy ed.]. – Kiev: Naukova Dumka, 1968. – P. 251–359 [in Russian].
- Vodyanitsky V. A. On the natural-historical zoning of the Black Sea and, in particular, off the coast of Crimea // *Trudy Sevastopol'skoj biologicheskoy stancii*. – 1949. – Vol. 7. – P. 249–255 [in Russian].
- Vorobyov V. P. Benthos of the Sea of Azov // *Trudy Azovsko Chernomorskogo nauchno issledovatel'skogo instituta morskogo rybnogo hozyajstva i okeanografii*. – Simferopol: Krymizdat, 1949. – Vol. 13. – 193 p. [in Russian].
- Yakubova L. I. List of Archiannelides and Polychaeta of the Sevastopol Bay of the Black Sea // *Izvestia Akademii Nauk SSSR*. – 1930. – Vol. 7. – P. 863–881 [in Russian].
- Zakuts'kij V. P. On the question of reserve of zoobenthos in the northwestern part of the Black Sea // *Doklady Akademii Nauk URSS*. – 1962. – Vol. 10. – P. 1376–1377 [in Ukrainian].
- Zakutsky V. P., Vinogradov, K. A. Macrozoobenthos // *Biology of the northwestern part of the Black Sea*. [K. A. Vinogradov ed.]. – Kiev: Naukova dumka, 1967. – P. 146–157 [in Russian].
- Zernov S. A. To the issue of the study of the Black Sea life // *Notes of the Imperial Academy of Sciences*. Ser. 8. – St. Petersburg, 1913. – Vol. 32, N 1. – 299 p. [in Russian].
- Zolotarev P. N., Povchun A. S. Macrozoobenthos of the deep-water zone of the Karkinit Bay // *Ekologiya moray*. – 1986. – Vol. 22. – P. 48–58 [in Russian].
- Zolotarev P. N., Rubinshtejn I. G., Larchenko N. A., Povchun A. S. The state of the benthos of Karkinit Bay in the Black Sea in the 1980s. – Sevastopol: Institut biologii yuzhnykh morey AN USSR. N 5447. Dep. V VINITI. – 1991. – 34 p. [in Russian].
- Yurovsky Yu. G. Study of the coast-sea system in the North Western Crimea // *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*. Sevastopol: ECOSI-Hydrophysics. 2001. – P. 154–165 [in Russian].

Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В., Ревков Н. К., Подзорова Д. В. Полихеты в бентосе Каркинитского залива (Чёрное море, северо-западная часть) // Экосистемы. 2022. Вып. 30. С. 5–21.

В результате исследований макрозообентоса, выполненных в 2007–2018 годах в Каркинитском заливе Чёрного моря, зарегистрировано 75 видов Polychaeta. Известный ранее таксономический список полихет дополнен 46-ю новыми видами. Установлено, что за весь период исследований зообентоса (1930–2018 годы) в Каркинитском заливе обнаружено 86 видов Polychaeta, относящихся к 32 семействам. По числу видов наиболее широко представлены семейства Phyllodoceidae – 10, Syllidae – 11, Spionidae – 8, Nereididae – 7 видов. В период наших исследований средняя плотность полихет варьировала в пределах 498–1420 экз.·м⁻², максимальная достигала 17708 экз.·м⁻². Отмечены различия в структуре и количественном развитии Polychaeta в мелководной Забакальской и в более глубоководной западной частях Каркинитского залива. На таксоцен мелководных участков Забакальской части залива существенное влияние оказало повышение солёности, обусловленное прекращением действия Северо-Крымского канала в Крыму (2014 год). В 2007–2013 годах на станциях с солёностью менее 10 ‰ по численности преобладал *Hediste diversicolor*, достигая 2313 экз.·м⁻². Отмечена обратная зависимость плотности *H. diversicolor* от величины солёности. Показано, что в 2016–2018 годах в Забакальской части залива произошла смена доминирующих видов, а средняя плотность полихет уменьшилась в 2,7 раза. В западной глубоководной части Каркинитского залива существенных изменений после прекращения работы канала не зарегистрировано. Максимальные показатели плотности (16740 экз.·м⁻²) полихет отмечены у *Melinna palmata* в 2007–2013 годах, а в 2016–2018 годах – у *Prionospio cf. cirrifera* (2984 экз.·м⁻²). Вид *Heteromastus filiformis* указан как руководящий во всей акватории залива.

Ключевые слова: Annelida, Polychaeta, *Hediste diversicolor*, зообентос, Чёрное море.

Поступила в редакцию 15.07.22

Принята к печати 02.08.22

УДК 582.271/275:502.7(262.5)

Макрофитобентос памятника природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического»

Евстигнеева И. К.¹, Танковская И. Н.¹, Евстигнеев В. П.²

¹ Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия

² Севастопольский государственный университет
Севастополь, Россия
ikevstigneeva@gmail.com

Изучен видовой и экологический состав, продукционный потенциал (фитомасса) и батиметрическая изменчивость фитоценозов гидрологического памятника природы – «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического». На станциях восточного и западного разрезов обнаружены 58 видов 43 родов, 24 семейств, 17 порядков, 4 классов отделов Chlorophyta, Ochrophyta и Rhodophyta. 17 видов имеют природоохранный статус. В фитоценозах доминируют Rhodophyta и виды с высокой встречаемостью. Наибольшим числом видов представлены морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная экогруппы. В системе продукционного доминирования превалируют виды с низкой относительной фитомассой, а ключевыми продуцентами являются *Gongolaria barbata* и *Ericaria crinita*. Сравнительный анализ выявил сходство и различие альгофлоры на разных участках акватории памятника. Показано, что таксономический состав альгофлоры на западном и восточном участках отличается незначительно, но в пределах каждого из них альгофлоре характерна батиметрическая неоднородность. Сходные черты свидетельствуют о принадлежности фитоценозов одной и той же ассоциации, различие обусловлено локальными особенностями среды на территориально разобщенных участках. Установлены статистически значимые различия средних числа видов и фитомассы в фитоценозе и у отделов.

Ключевые слова: особо охраняемые природные территории, макроводоросли, видовой состав, экологическая структура, встречаемость, фитомасса, доминанты, изменчивость, Черное море, Севастополь.

ВВЕДЕНИЕ

Морские экосистемы с их видовым и экологическим разнообразием имеют высокую ценность для человечества, однако в отдельных регионах они нуждаются в обеспечении эффективной сохранности и защиты (Birben, 2019; Coad et al, 2019). Одним из инструментов сохранения морских экосистем является выделение охраняемых районов Мирового океана. Такие территории помимо прямого назначения способны стать полигонами для мониторинга, результаты которого могут быть приняты во внимание при усовершенствовании природоохранных мероприятий (Fernández et al., 2016). В настоящее время на основе долгосрочных наблюдений разрабатываются новые системы критериев для выделения ключевых морских участков, обосновывается важность картирования местообитаний гидробионтов, находящихся под угрозой исчезновения, выявляются основные факторы стресса для морского биоразнообразия на местном, региональном и глобальном уровнях (Edgar et al., 2008; Heino, 2010; Darbyshire et al., 2017).

Памятники природы – одна из форм охраняемой природной территории (ООПТ), уникальные природные комплексы или объекты. К ним относится гидрологический памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического», созданный 22.02.1979 года. Общая площадь ООПТ составляет 60,7 га, в том числе 59,7 га относятся к морской особо охраняемой акватории. Постановлениями правительства города Севастополя (от 29.04.2016 и от 01.02.2018 №56-ПП) был утвержден паспорт ООПТ, внесенной в перечень особо охраняемых территорий регионального значения (Прибрежный аквальный комплекс..., 2022). Памятник природы входит в состав

Каламитского приморского экокориора экологического каркаса Крыма. Его основное назначение – охрана оригинальных прибрежных биоценозов и, прежде всего, сообществ, играющих важную роль в процессе самоочищения акватории, особенно мелководной зоны, которая еще недавно была местом пляжной рекреации. В настоящее время здесь запрещены все виды хозяйственной деятельности, различные формы природопользования, препятствующие сохранению или восстановлению охраняемого объекта. Одними из допустимых видов деятельности в границах памятника являются мониторинг состояния окружающей среды и изучение функционирования и развития природных экосистем и их компонентов. К сожалению, сведения об этой биоте отрывочные, не систематизированные, она недостаточно исследована в ботаническом отношении (Евстигнеева, 1983; Мильчакова, 2003; Evstigneeva, 2009). В 2003 году была опубликована монография, фрагментом одной из глав которой стали результаты обобщения оригинальных, архивных и литературных данных о фитобентосе памятника в период с 1964 по 1998 год без указания протокола исследований (Мильчакова, 2003).

Целенаправленные гидрботанические исследования в акватории памятника были организованы спустя два десятилетия и их результаты представлены авторами в настоящей статье.

Цель работы – изучить состав, структуру, продукционный потенциал и батиметрическую изменчивость макрофитобентоса морской охраняемой акватории – «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического» – в современных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Памятник природы находится на юго-западе Крыма, между бухтами Песочной и Карантинной. Для его береговой зоны характерны известняковые обрывистые склоны с волноприбойными нишами и висячими карнизами, единичными гротами и пещерами. Для нее характерен глыбовый бенч в виде отпрепарированного пласта известняка, перекрытого песчаными отложениями или ракушей.

Альгологические работы проводили методом вертикальных гидрботанических разрезов в июле 2020 года. Разрез I (44°36'731" N, 033°29'860' E) был выполнен по восточной границе памятника со стороны бухты Карантинной, разрез II (44°36'739' N, 033°29'319' E) – по западной границе со стороны бухты Песочной (рис. 1). Бухта Карантинная – наиболее загрязненная среди Севастопольских бухт. В ее кутовой части находятся аварийные выпуски неочищенных бытовых стоков и вод ливневой канализации. Здесь же расположена база военных и гражданских транспортных средств. Свидетельством загрязнения вод бухты служат высокие концентрации нитратного (2–436 мкг/л) и органического (103–17000 мкг/л) азота, что обусловлено сбросами ливневой канализации (Pankeeva, Mironova, 2019). Отсутствие выраженной сезонной изменчивости концентраций обеих форм азота и некоторых других показателей указывает на превалирование антропогенного фактора над другими. Величина индекса эвтрофикации E-TRIX (3,66) позволила отнести качество вод бухты Карантинной к среднему трофическому уровню (Андреева, Копытина, 2018). Такие воды могут негативно сказываться на экологическом состоянии среды обитания макрофитов в восточной части охраняемой акватории. В бухте Песочной нет прямых источников загрязнения, здесь располагаются небольшие городские пляжи и курортно-оздоровительный комплекс «Песочная бухта».

Отбор проб проводили с помощью водолаза на глубинах 0,5; 1; 3; 5; 10 метров до границы фитали в четырехкратной повторности с применением учетных площадок размером 25x25 см (Калугина, 1969). Всего было собрано 40 количественных проб. Их первичная обработка проходила в лабораторных условиях, где определяли видовой состав водорослей с применением микроскопа «Армед XS-90» и сырую биомассу на лабораторных электронных весах «ВК-600». Определение видов проводили с учетом последних номенклатурных изменений (Зинова, 1967; Guiry et Guiry, 2022).



Рис. 1. Район исследования

a – гидробиотические разрезы I и II; *b* – восточная, *c* – западная границы заповедной территории.

При описании таксономической структуры учитывали сведения о пропорциях флоры, а данные по видовому составу применяли для оценки принадлежности морской флоры к той или иной географической зоне (коэффициент Фельдманна) и степени эвтрофирования водной среды в районе исследования (индекс Ченя) (Евстигнеева и др., 2020). Экологический состав идентифицировали в соответствии с классификацией макроводорослей, созданной на основе учета таких показателей, как сапробность, встречаемость видов в Черном море, сроки их вегетации и галобность (Калугина-Гутник, 1975). Для сравнения альгофлоры на разных участках охраняемой акватории применяли коэффициенты общности видового состава по Жаккару (K_j , %) и встречаемости видов (R , %). Рассчитывали индексы гомотонности фитоценоза ($J_{1,2}$), видового разнообразия Шеннона в модификации Вильма (H) и выравнинности сообщества по Пиелу (e) (Розенберг, 2010). На основе данных о встречаемости виды распределяли по группам постоянства (постоянные, добавочные, случайные) и фитоценотической активности (особо-, высоко-, средне-, мало- и неактивные) (Dajoz, 2006; Савинов, Никитин, 2017). По индивидуальной фитомассе и с применением шкалы доминирования Е. Л. Любарского, базирующейся на сведениях об относительной фитомассе

видов, выделяли группы малозначимых и второстепенных видов, содоминантов и доминантов разных категорий (Баканов, 2005).

Для описания изменчивости характеристик ценоза определяли лимиты, размах их вариации и среднее значение с доверительным интервалом (Жукова, Минец, 2019). По величине коэффициента вариации (C_v , %) оценивали тип изменчивости признаков (верхне- и нижненормальный, значительный, большой, очень большой, аномально высокий) (Зайцев, 1990).

Для оценки отклонений характеристик фитоценоза на станциях двух разрезов выполняли проверку статистической гипотезы о значимости отличий выборочных значений анализируемой величины на основе стандартных критериев. При сравнении величины биомассы на разных разрезах применялся t -критерий Уэлча, который основан на распределении Стьюдента. Особенностью теста является его применение в случаях, когда распределение выборок случайных величин имеет необязательно равные известные дисперсии. В этом случае при справедливости нулевой гипотезы распределение t будет приблизительно распределением Стьюдента со степенями свободы d :

$$d = \frac{(\sigma_x^2/n_x + \sigma_y^2/n_y)^2}{\sigma_x^4/n_x^2(n_x - 1) + \sigma_y^4/n_y^2(n_y - 1)}.$$

Из формулы следует, что число степеней свободы d необязательно является целым числом.

Сравнение числа видов макроводорослей на двух разрезах выполняли с применением χ^2 -критерия:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i},$$

где: E_i и O_i – наблюдаемые и ожидаемые частоты, т.е. частоты в выборках для двух разрезов (Боровиков, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При выделении участков, важных для сохранения морского биоразнообразия, обычно руководствуются рядом критериев, среди которых степень изученности биоты и биотопа. Для многих регионов она недостаточна или требуется актуализация имеющихся сведений. К таким регионам относится гидрологический памятник природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического». Результаты целенаправленных гидробиотических исследований его акватории в 2020 году легли в основу представления о составе, структуре и изменчивости бентосной альгофлоры памятника в современных условиях.

Общая характеристика бентосной флоры в районе исследований. В ходе исследований в составе альгофлоры памятника природы были обнаружены 58 видов, относящихся к 43 родам, 24 семействам, 17 порядкам, 4 классам отделов Chlorophyta (Ch), Ochrophyta (Och) и Rhodophyta (Rh). Видовая представленность отделов (12 видов Ch, 13 – Och, 33 – Rh) почти полностью соответствовала таковой в прибрежной зоне бухты Караджинской, примыкающей к южному кластеру особо охраняемой природной территории Национальный природный парк «Тарханкутский» (Черное море) (Sadogurskiy, 2018). Почти треть идентифицированных видов (2 вида Ch, 6 – Och, 9 – Rh) имели природоохранный статус. Большая часть их внесена в Красные книги Крыма (КкК) (4 вида Och, 5 – Rh) и Севастополя (КкС) (2 вида Och, 3 – Rh). Два вида (*Stilophora tenella* (Esper) P. C. Silva и *Phyllophora crispa* (Huds.) P. S. Dixon) зарегистрированы в Красной книге РФ (КкРФ), по семь видов – в Красной книге Украины (КкУ) (1 – Ch, 3 – Och, 3 – Rh) и Black Sea Red Data List (RDL) (1 – Ch, 2 – Och, 4 – Rh). По два вида Och и Rh вошли в Black Sea Red Data Book (RDB) (Красная книга..., 2015; Красная книга..., 2008; Красная книга..., 2018; Червона книга..., 2009; Black Sea..., 1997; Black Sea..., 1999). Ниже приведен список видов водорослей, обнаруженных на охраняемой акватории летом 2020 года, с указанием глубин произрастания и природоохранного статуса.

CHLOROPHYTA Rchb.

Ulvophyceae Mattox et K. D. Stewart

Cladophorales Haeckel

Cladophoraceae Wille

Chaetomorpha Kütz.

Chaetomorpha aerea (Dillwyn) Kütz. Глубина 3 м, 10 м.

Chaetomorpha linum (O. F. Müll.) Kütz. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.

Cladophora Kütz.

Cladophora albida (Nees) Kütz. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.

Cladophora laetevirens (Dillwyn) Kütz. Глубина 0,5 м.

Cladophora liniformis Kütz. Глубина 3 м, 10 м.

Cladophora sericea (Huds.) Kütz. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м.

Ulotrichales Borzi

Ulotrichaceae Kütz.

Ulothrix Kütz.

Ulothrix implexa (Kütz.) Kütz. * Глубина 3 м, 10 м.

Ulvales F. F. Blackman et Tansley

Ulvaceae J. V. Lamour. ex Dumort.

Ulva L.

Ulva intestinalis L. Глубина 0,5 м.

Ulva torta (Mertens) Trevisan *. Глубина 0,5 м.

Ulva rigida C. Agardh. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м.

Ulvellaceae Schmidle

Ulvella P. Crouan et H. Crouan

Ulvella viridis (Reinke) R. Nielsen, O'Kelly et B. Worsley. Глубина 5 м. RDL.

Cladophorales Haeckel

Boodleaceae Børgesen

Cladophoropsis Børgesen

Cladophoropsis membranacea (Hofm. Bang ex C. Agardh). Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м. ККУ.

OCHROPHYTA Caval.-Sm.

Phaeophyceae Kjellm.

Ectocarpales Bessey

Acinetosporaceae G. Hamel ex Feldmann

Feldmannia Hamel

Feldmannia lebelii (Aresch. ex P. Crouan et H. Crouan) Hamel. Глубина 10 м.

Feldmannia irregularis (Kütz.) Hamel. Глубина 10 м.

Chordariaceae Grev.

Stilophora J. Agardh

Stilophora tenella (Esper) P. C. Silva. Глубина 3 м, 5 м, 10 м. ККРФ, ККК, ККС, ККУ.

Stilophora nodulosa (C. Agardh) P. C. Silva in P. C. Silva, Basson et Moe *. Глубина 5 м.

Corynophlaea Kütz.

Corynophlaea umbellata (C. Agardh) Kütz. Глубина 1 м, 3 м, 5 м.

Ectocarpaceae C. Agardh

Ectocarpus Lyngb.

Ectocarpus siliculosus (Dillw.) Lyngb. Глубина 10 м. ККУ.

Fucales Bory

Sargassaceae Kütz.

Gongolaria Boehmer

Gongolaria barbata (Stackh.) Kuntze. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м. ККК, RDL, RDB.

Ericaria Stackhouse

Ericaria crinita (Duby) Molinari et Guiry. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м. ККК, RDL, RDB.

Sphacelariales Mig.

Cladostephaceae Oltm.

Cladostephus C. Agardh

Cladostephus hirsutus (L.) Boudouresque et M. Perret-Boudouresque ex Heesch et al. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м. ККУ.

Sphacelariaceae Decne.

Sphacelaria Lyngb.

- Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Dictyotales Bory
Dictyotaceae J. V. Lamour. ex Dumortier
Dictyota J. V. Lamour.
- Dictyota fasciola* (Roth) J. V. Lamour. Глубина 5 м.
Tilopteridales Bessey
Cutleriaceae J. W. Griffith et A. Henfrey
Zanardinia Nardo ex Zanard.
- Zanardinia typus* (Nardo) P. C. Silva in Greuter. Глубина 10 м.
Sporochneales Sauvageau
Sporochneaceae Grev.
Nereia Zanard.
- Nereia filiformis* (J. Agardh) Zanard. Глубина 5 м, 10 м. КкК, КкС.
RHODOPHYTA Wettst.
Florideophyceae Cronquist
Acrochaetiales Feldmann
Acrochaetiaceae Fritsch ex W. R. Taylor
Acrochaetium Nägeli
- Acrochaetium secundatum* (Lyngb.) Nägeli. Глубина 0,5 м, 3 м, 5 м.
Rhodochortonaceae
Rhodochorton Nägeli
- Rhodochorton purpurem* (Light.) Rosenv. * Глубина 1 м. КкУ.
Corallinales P. C. Silva et H. W. Johans.
Corallinaceae J. V. Lamour.
Corallina L.
- Corallina officinalis* L. Глубина 3 м.
Hydrolithon (Foslie) Foslie
- Hydrolithon farinosum* (J. V. Lamour.) Penrose et Y. M. Chamb. *. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Ellisolandia K. R. Hind et G. W. Saunders
- Ellisolandia elongata* (J. Ellis et Solander) K. R. Hind et G. W. Saunders. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Gigartinales F. Schmitz
Phyllophoraceae Willk.
Phyllophora Grev.
- Phyllophora crispa* (Huds.) P. S. Dixon. Глубина 5 м, 10 м. КкРФ, КкК, КкС, RDL, RDB.
Coccotylus Kütz.
- Coccotylus brodiei* (Turner) Kütz. * Глубина 10 м. RDL, RDB.
Ceramiales Nägeli
Callithamniaceae Kütz.
Callithamnion Lyngb.
- Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith.) Lyngb. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Ceramiales Dumort.
Ceramium Roth
- Ceramium diaphanum* (Lightf.) Roth. Глубина 0,5 м; 3 м, 5 м.
Ceramium virgatum Roth. Глубина 0,5 м, 3 м, 10 м.
Ceramium ciliatum (Ell.) Ducl. Глубина 0,5 м.
Ceramium secundatum Lyngb. *. Глубина 3 м.
Antithamnion Nägeli
- Antithamnion cruciatum* (Agardh) Nägeli Глубина 3 м, 5 м, 10 м.
Pterothamnion Nägeli
- Pterothamnion plumula* (J. Ellis) Nägeli. Глубина 0,5 м, 3 м.
Delesseriaceae Bory
Apoglossum (J. Agardh) J. Agardh
- Apoglossum ruscifolium* (Turn.) J. Agardh. Глубина 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Nitophyllum Grev.
- Nitophyllum punctatum* (Stackh.) Grev. Глубина 10 м.
Rhodomelaceae Horan.
Chondria C. Agardh

- Chondria capillaris* (Huds.) M. J. Wynne. Глубина 1 м, 10 м.
Chondria dasyphylla (Woodw.) C. Agardh. *. Глубина 0,5 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Laurencia J. V. Lamour.
Laurencia coronopus J. Agardh. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м. КкК, КкУ.
Laurencia obtusa (Huds.) J. V. Lamour. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м. RDL.
Osmundea Stackhouse
Osmundea pinnatifida (Huds.) Stackhouse *. Глубина 10 м. КкК.
Palisada K. W. Nam
Palisada perforata (Bory) K. W. Nam *. Глубина 0,5 м.
Carradoriella P. C. Silva
Carradoriella denudata (Dillwyn) Savoie et G. W. Saunders *. Глубина 0,5 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Carradoriella elongata (Huds.) Savoie et G. W. Saunders. Глубина 3 м, 5 м.
Vertebrata Gray
Vertebrata subulifera (C. Agardh) Kuntze. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Leptosiphonia Kylin
Leptosiphonia brodiei (Dillw.) Savoie et G. W. Saunders *. Глубина 3 м.
Wrangeliaceae J. Agardh
Spermothamnion Aresch.
Spermothamnion strictum (C. Agardh). Глубина 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Gelidiales Kylin
Gelidiaceae Kütz.
Gelidium J. V. Lamour.
Gelidium crinale (Hare ex Turner). Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м.
Gelidium spinosum (S. G. Gmel.) P. C. Silva. Глубина 0,5 м, 1 м, 3 м, 5 м, 10 м. RDL.
Dasyaceae Kütz.
Dasya C. Agardh
Dasya apiculata (C. Agardh) J. Agardh *. Глубина 3 м. КкК, КкС, КкУ.
Halymeniales G. W. Saunders et Kraft
Halymeniaceae Bory
Dermocorynus P. Crouan et H. Crouan
Dermocorynus dichotomus (J. Agardh) Gargiulo, M. Morabito et Manghisi. Глубина 0,5 м. КкС.
Rhodymeniales F. Schmitz
Lomentariaceae Willkomm
Lomentaria Lyngb.
Lomentaria clavellosa (Turn.) Gail. Глубина 1 м, 3 м, 5 м.
Compsopogonophyceae G. W. Saunders et Hommersand
Erythropeltales Garbary, G. I. Hansen et Scagel
Erythrotrichiaceae G. M. Smith
Erythrotrichia Aresch.
Erythrotrichia carnea (Dillw.) J. Agardh. Глубина 5 м, 10 м.

Опубликованный в 2003 году список для района исследований за период с 1964 по 1998 год включал 80 видов (Мильчакова, 2003). Отсутствие в работе сведений о координатах гидробиотических съемок, времени (сезон), частоте их проведения и др. не позволило корректно провести сравнительный анализ данных за указанный период и спустя два десятилетия. Однако результаты наших исследований способны расширить этот список за счет дополнительно обнаруженных 2 видов Ch, 1 вида Och и 10 видов Rh (в предлагаемом в статье списке обозначены символом «*»). Число видов, собранных авторами только во время летней альгосъемки 2020 года, составило 62 % этого показателя, обобщенного для двух периодов исследований, что явилось доказательством достаточно высокого фиторазнообразия биоты гидрологического памятника природы. Видовое соотношение отделов осталось неизменным и свидетельствовало о равном вкладе Ch и Och во флористический состав бентоса района исследований, втрое меньшем, чем у Rh. Численная пропорция Rh : Och (коэффициент Фельдманна), как и ранее, указывала на субтропический характер флоры. Основу таксономического разнообразия формировали Rh. Достаточно высоким видовым разнообразием (по 3 или 4 вида) отличались роды *Ulva*, *Cladophora* и

Ceramium. Большинство родов (77 %) было представлено одним видом, что говорило о таксономической «пестроты» исследованной альгофлоры. Спектр порядков и семейств, ведущих по числу видов и родов, включал Cladophoraceae, Ceramiaceae, Rhodomelaceae, Cladophorales, Ceramiales. Пропорция таксонов всей альгофлоры (1 порядок : 1 семейство : 3 рода : 3 вида) и у отделов совпала только в надродовой части.

Летняя альгофлора состояла из видов 12 экологических групп из 13 известных для фитобентоса Черного моря. Среди них отсутствовали виды пресноводно-солонатоводного комплекса. Наибольшим числом видов были представлены морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная группы (по 45–71 % всех видов), а каждый третий вид был многолетним.

Разрез I (восточный участок). Основу альгофлоры этой части охраняемой акватории составили 46 видов (79 % идентифицированных видов) (рис. 2). Пропорция таксонов выглядела как 1 порядок : 1 семейство : 2 рода : 3 вида, а видовое соотношение отделов (1 Ch : 1 Och : 3 Rh) свидетельствовало о превосходстве Rh.

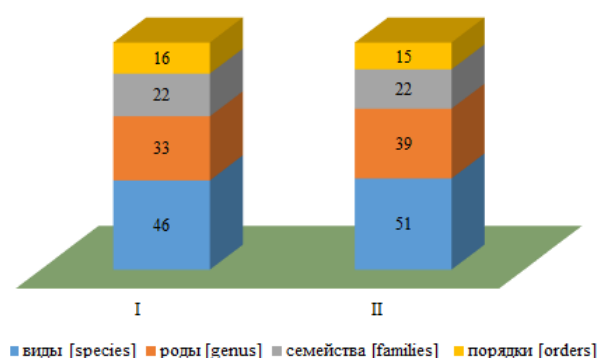


Рис. 2. Таксономический состав макроводорослей на I и II разрезах

Цифрами обозначено абсолютное число таксонов.

Среди донных водорослей у восточной границы охраняемой акватории преобладали постоянные виды со встречаемостью выше 50 % (табл. 1). Треть видового состава относилась к случайной категории (R менее 25 %). Случайных видов было больше среди Ch, постоянных – среди Rh, у Och обе группы были представлены поровну. Константное ядро (R=100 %) состояло из 7 видов, большая часть которых по своим экологическим предпочтениям были представителями морской, ведущей, многолетней, олиго- и мезосапробной групп (*Chaetomorpha linum* (O. F. Müll.) Kütz., *Cladophora albida* (Nees) Kütz., *Gongolaria barbata* (Stackh.) Kuntze, *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh., *Gelidium crinale* (Hare ex Turner), *Gelidium spinosum* (S. G. Gmel.) P. C. Silva, *Laurencia obtusa* (Huds.) J. V. Lamour.).

Среди групп фитоценотической активности лидировала малоактивная и отсутствовала неактивная группа с R менее 5 %. В фитоценозе было немало видов особо- и высокоактивной категорий, общая доля которых составляла 46 % (табл. 1). Значения индексов J₁ и J₂ (0,6 и 2,6) свидетельствовали о видовой однородности сообщества.

Альгофлора на станциях разреза I состояла из видов 12 экологических групп. Наибольшим разнообразием отличались морская, ведущая, однолетняя и олигосапробная группы (по 52–67 % видового состава на восточном участке) (рис. 3). Высокий суммарный вклад ключевых групп указывал на гомотонный характер экологического состава исследованного ценоза. Вторую позицию занимали многолетние, солонатоводно-морские и мезосапробные виды (26–35 %). Такой уровень развития групп-индикаторов средней степени распреснения и загрязнения среды соответствовал условиям, сложившимся на границе с эвтрофированными водами бухты Карантинной.

Таблица 1

Группы постоянства, фитоценотической активности и продукционного доминирования в альгофлоре памятника природы

Группа	Разрезы	
	I	II
Группы постоянства		
Постоянная	21 (46 %)*	24 (47 %)
Добавочная	8 (17 %)	8 (17 %)
Случайная	17 (37 %)	19 (37 %)
Группы фитоценотической активности		
Особоактивная	11 (24 %)	17 (33 %)
Высокоактивная	10 (22 %)	7 (14 %)
Среднеактивная	8 (17 %)	8 (16 %)
Малоактивная	17 (37 %)	19 (37 %)
Группы продукционного доминирования		
Малозначимая	37 (81%)	41 (80%)
Второстепенная	6 (13 %)	6 (12 %)
Содоминантная	2 (4 %)	3 (6 %)
Доминантная	–	1 (2 %)
Абсолютно доминантная	1 (2 %)	–

Примечание к таблице. * Перед скобками – абсолютное число видов, в скобках – относительное.

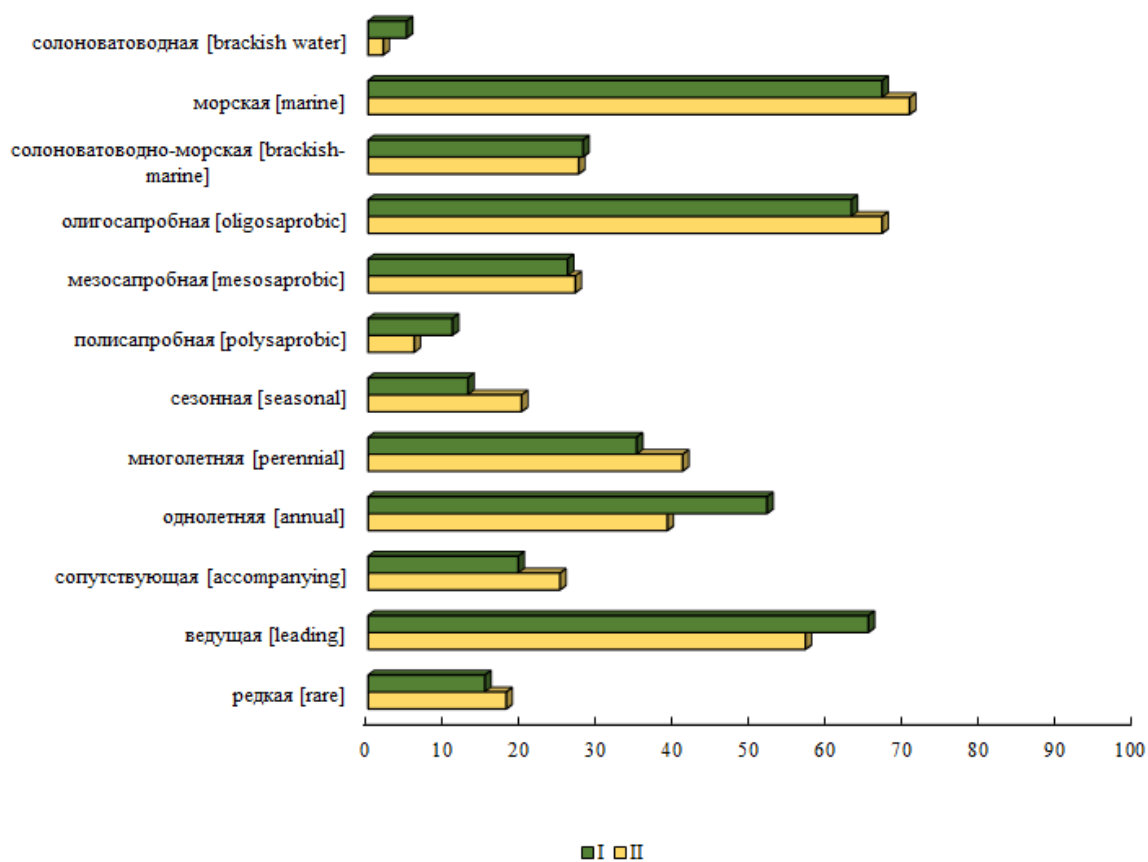


Рис. 3. Доля (%) видов экологических групп макроводорослей на I и II разрезах

Особенностью пространственного распределения водорослей на станциях разреза I было то, что большая часть видов (32 вида) обитала на первом этаже горизонта фотофильной растительности и среди них преобладали Rh. На втором этаже состав был в 1,5 раза беднее, а лидерство Rh – менее существенным. Общее число видов по глубинам варьировало незначительно с максимумом на 5 м (рис. 4). Его среднее значение составляло 23 ± 2 вида, а изменчивость находилась в пределах «нижней» нормы ($C_v=12\%$).

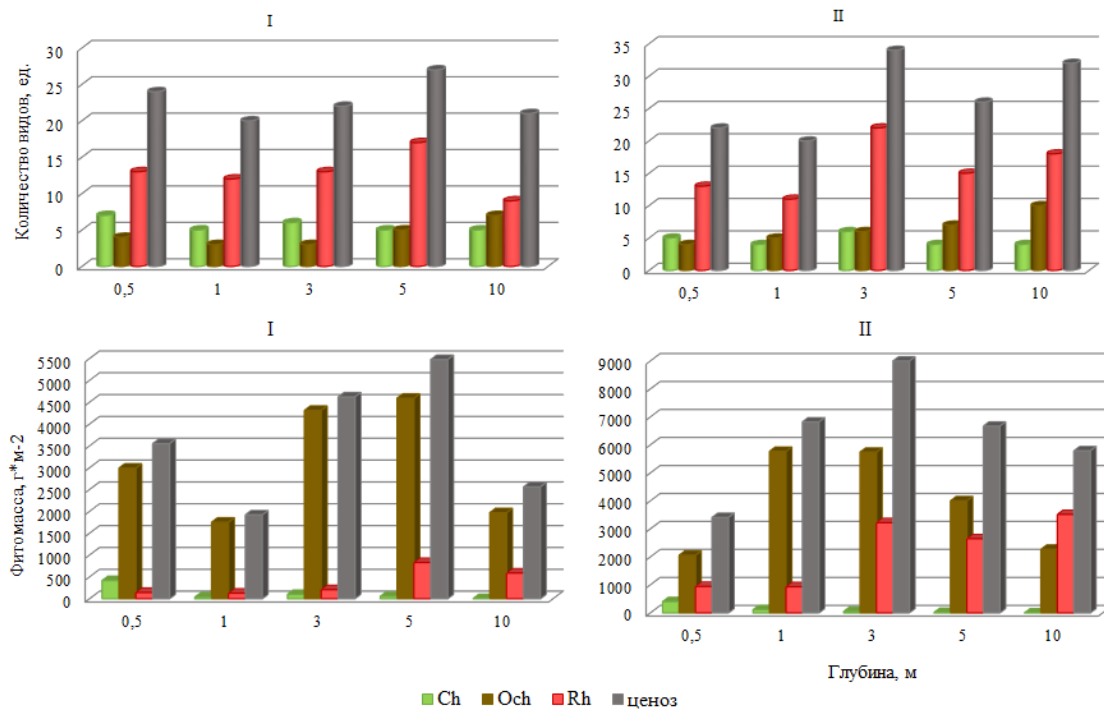


Рис. 4. Батиметрическая изменчивость числа видов и фитомассы макроводорослей (I, II разрезы)

Размах вариации числа видов у Ch был незначительным (2 вида), что предопределяло низкое значение C_v . Среднее для обследованных глубин число видов Ch составляло $5,6 \pm 0,8$ (рис. 5). Пределы изменений числа видов Och были примерно как у Ch, но его среднее значение было ниже, а вертикальная изменчивость соответствовала «верхненормальному» типу. Красные водоросли доминировали повсеместно, число их видов колебалось по глубинам сильнее, чем у других отделов.

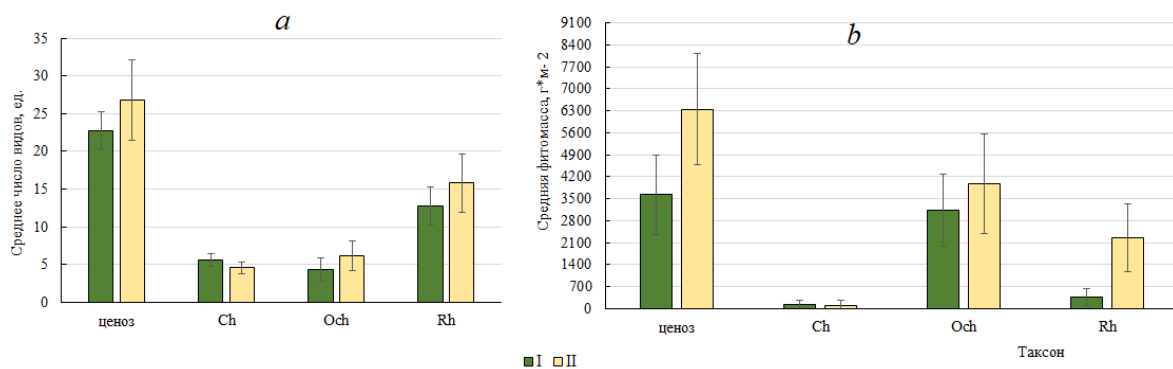


Рис. 5. Среднее число видов (a) и фитомасса (b) макроводорослей

Сравнение видового состава на разных горизонтах выявило 41 % одинаковых видов. Половина или чуть больше их приходилось на глубины 1 и 3 м, 3 и 5 м. Очень мало общих видов обитало на 0,5 и 10 м, на 3 и 10 м, что, по-видимому, свидетельствовало о контрастности условий обитания на этих горизонтах.

Биомасса водорослей трех отделов была в разной степени пространственно изменчивой. У Ch она варьировала широко с максимумом на крайних для данного разреза горизонтах (рис. 4). Ее изменчивость можно было оценить как «аномально» высокую ($C_v=137\%$). У остальных отделов и особенно у Och вариабельность фитомассы была ниже. Таксономическое лидерство отдела не всегда сопровождалось его продукционным господством. Так, среди отделов на всех горизонтах в роли ключевого продуцента выступал Och, а не Rh. На его долю приходилось 78–93 % фитомассы ценоза. Rh с большим отрывом от Och занимал второе место. Фитомасса ценоза изменялась в пределах «нормы» и в среднем составляла $3627\pm 1275 \text{ г}\times\text{м}^{-2}$.

Среди видов наибольшим вкладом в продукционный процесс отличалась *G. barbata* (43–82 %). Минимум ее относительной фитомассы был отмечен на 10 м, где индекс Шеннона достигал своего максимума. Максимум относительного показателя ключевого продуцента был логично сопряжен с минимумом индекса H, что было зафиксировано на глубине 3 м. Пределы изменений и среднее значение этого индекса отражены в таблице 2. Его изменчивость по станциям носила «верхненормальный» характер ($C_v=34\%$).

Таблица 2

Пространственные изменения индексов Шеннона (H) и Пиелу (e)

Номер разреза	Индекс	Глубина, м					Среднее значение индексов
		0,5	1	3	5	10	
I	H	1,53	1,38	1,08	2,09	2,55	1,70±0,50
	e	0,60	0,50	0,40	0,80	1,00	0,70±0,20
II	H	2,82	1,42	2,67	2,33	1,97	2,20±0,50
	e	1,00	0,50	0,95	0,83	0,70	0,80±0,20

В границах разреза I фитомасса таких важных ценозообразующих компонентов черноморского фитобентоса как *Ericaria crinita* (Duby) Molinari et Guiry и *Ph. crispa* была во много раз ниже, чем у *G. barbata*. Высокие значения индекса Пиелу соответствовали степени выравнивания ценоза по относительному обилию видов на 5 и 10 м (табл. 2).

По шкале Е. Л. Любарского, учитывающей величину относительной фитомассы, виды были распределены на четыре группы доминирования (табл. 1). Самой многочисленной среди них была группа малозначимых видов с невысокой относительной фитомассой. Каждый десятый вид относился к второстепенной группе, а *Vertebrata subulifera* (С. Agardh) Kuntze, *E. crinita* и *S. cirrosa* – к субдоминантной. У восточной границы памятника природы доминанты, выделенные на основе шкалы доминирования, отсутствовали, а их место занимал абсолютный доминант *G. barbata*.

Разрез II (западный участок). У западной границы охраняемой акватории обитали 88 % всех идентифицированных видов (рис. 2). Общая таксономическая пропорция выглядела как 1 порядок : 1 семейство : 2 рода : 3 вида. Видовое соотношение отделов свидетельствовало о четырехкратном преимуществе Rh. Наибольшим разнообразием видов отличалось ограниченное количество родов (*Ceramium*, *Cladophora*), семейств (*Cladophoraceae*, *Ceramiales*, *Rhodomelaceae*) и порядков (*Cladophorales*, *Ceramiales*). Подавляющее большинство родов и 40 % порядков были представлены одним видом. Пропорция соподчиненных таксонов в ценозе и у Ch совпадала с таковой на разрезе I. У Och и сообщества сходство проявлялось в надвидовой части пропорции, а у всех отделов – в надродовой.

Основу альгофлоры на западном участке составляли виды постоянной группы, вторую позицию занимали случайные виды, третью – добавочные (табл. 1). Среди Ch было больше постоянных видов, среди Rh – постоянных и случайных. Отличительными особенностями

Och стали отсутствием добавочных видов и равная доля остальных групп. Величины индексов J_1 (1,1) и J_2 (3,0) свидетельствовали о выраженной однородности видовой структуры фитобентоса на станциях разреза II.

Водоросли у западной границы охраняемой акватории принадлежали к 12 экогруппам (рис. 3). Наибольшим разнообразием видов выделялись одно- и многолетние, морская, ведущая и олигосапробная группы (по 40–71 % обнаруженных на разрезе видов). Среди видов присутствовал представитель солоноватоводной группы (*Cladophora liniformis* Kütz.).

Константная группа состояла из 1 вида Ch, 4 – Och и 5 – Rh. Среди них присутствовали ценообразующие виды *G. barbata* и *E. crinita*. Доминирующий в филлофоровых фитоценозах вид *Ph. crispa* был зафиксирован только на глубине 10 м. Большая часть константных видов относилась к морским, олигосапробным, чаще многолетним организмам. Среди бентосных водорослей лидировали особо- (33 %) и малоактивные (37 %) виды. Неактивные виды отсутствовали, а остальные категории фитоценотической активности были представлены поровну (табл. 1).

С применением коэффициента Жаккара было выявлено высокое сходство видового состава в районе разреза II между такими парами глубин, как 0,5 и 1 м, 3 и 5 м ($K_j=62$ %). Половина общих видов была характерна для фитобентоса на 0,5 и 5 м, 0,5 и 3 м, 1 и 5 м. Очень низкий уровень взаимного подобия проявлял видовой состав на 10 м при сопоставлении его с таковым на остальных горизонтах (30–37 %). Средний коэффициент Жаккара для всего разреза не достигал 50 % и тем самым свидетельствовал о наличии батиметрической неоднородности альгофлоры, во многом детерминированной закономерностями распространения света в водной среде.

Анализ распределения видов в пределах этажей фотофильной растительности показал, что на первом из них было сосредоточено в 1,3 раза больше видов, чем на втором. На каждом горизонте и этажах доминировали красные водоросли. Особенно существенной их структурная роль была на глубинах 3 (65 %) и 10 (56 %) м. К этим же глубинам был приурочен максимум разнообразия всего ценоза, Ch (на 3 м) и Och (на 10 м). Среди отделов только у Och прослеживалась прямая зависимость между числом видов и глубиной. Среднее для разреза число видов Rh ($15,8\pm 3,8$) было вдвое выше, чем у Ch и Och (рис. 5). Вертикальная изменчивость анализируемого показателя у всех отделов находилась в пределах биологической «нормы».

На каждой глубине в продукционном процессе лидировал Och. На долю суммарной фитомассы его видов приходилось 77–93 %, а средней – 86 %. Ch на глубине 0,5 м занимал вторую позицию, на остальных горизонтах здесь располагался Rh (рис. 4). У Rh, Och и всего ценоза вертикальная изменчивость фитомассы носила умеренный характер. Большой размах и существенная разница в крайних значениях показателя у Ch позволили причислить его фитомассу по шкале Г.Н. Зайцева к «аномально» изменчивым признакам. Локацией максимума фитомассы ценоза и входящих в его состав Rh и Och были глубины 3 и 10 м, минимума – чаще 1 м. Наиболее благоприятными для произрастания Ch оказались условия на глубине 0,5 м. Среди отделов их средняя фитомасса была наименьшей, а Och – наибольшей. В отличие от ситуации на станциях разреза I роль доминанта здесь выполняла *E. crinita*, а *G. barbata*, *V. subulifera* и *Ph. crispa* перешли в ранг содоминантов.

Сравнительная характеристика фитобентоса на двух разрезах. Полученные в ходе исследований данные были подвергнуты сравнительной процедуре с целью выявления сходства и различия растительности на обследованных участках охраняемой акватории. Сходство фитоценоза прежде всего свидетельствовало о принадлежности его одной и той же растительной ассоциации, где главную структурную роль играют *E. crinita* и *G. barbata*. Различие могло быть обусловлено локальными особенностями морской среды на территориально разобщенных участках, описанными выше. Установлено, что на любом из них фитобентос обладал одной и той же таксономической пропорцией в сообществе в целом и у каждого отдела. Видовое соотношение свидетельствовало о равном участии Ch и Och в формировании ценоза и количественном доминировании Rh. Величина коэффициента Жаккара иллюстрировала высокое сходство общего видового состава на двух разрезах и более

низкое – на станциях каждого разреза в отдельности. Одинаковым было и видовое соотношение групп постоянства (3 постоянных вида : 1 добавочный : 2 случайных). Величины индекса гомотонности, большое количество одинаковых и константных видов отражали незначительность варьирования таксономического состава фитобентоса на исследованных участках заповедной акватории.

Экологический состав фитобентоса на станциях двух разрезов характеризовался одинаковым числом ведущих и солоноватоводно-морских видов, одними и теми же базовыми (по числу видов) экогруппами. В системе продукционного доминирования преобладали малозначимые виды с небольшой относительной фитомассой, а вторую позицию занимали второстепенные виды одной и той же систематической принадлежности. Пространственная изменчивость числа видов в отделах, фитомассы ценоза и входящих в него Rh и Och соответствовала биологической «норме». Средняя фитомасса Ch и Och на двух разрезах была близка к совпадению. Максимум и минимум фитомассы Ch в пределах каждого разреза был приурочен к одним и тем же глубинам (0,5 м и 10 м). На малых глубинах проявлялся минимум данного показателя у Rh. У Och он был зафиксирован как на мелководье, так и на максимальной для данных разрезов глубине. Территориальная приуроченность крайних значений фитомассы разных отделов скорее соответствовала особенностям распространения света в водной среде.

Индивидуальное отличие фитоценоза на *западной* границе охраняемой акватории проявлялось в его более высоком видовом и родовом разнообразии, в большем количестве видов красных и бурых водорослей. Среднее число видов в фитоценозе и у его Rh и Och, средняя фитомасса ценоза и Rh превышали подобные на восточном участке. Вклад группы особо активных видов с высоким показателем встречаемости и малозначимых с небольшой относительной фитомассой на станциях западного разреза был гораздо выше, чем восточного. Система продукционного доминирования включала *E. crinita*. Большое количество малозначимых видов и отсутствие абсолютного доминанта среди водорослей западной части охраняемой акватории отразилось на величине индекса Шеннона, вдвое меньшей, чем на восточном участке. Экологический состав альгофлоры отличался более весомым развитием морской и олигосапробной экогрупп, сопутствующих, многолетних и сезонных видов.

У *восточной* границы памятника уровень индекс Ченя был выше, чем у западной, что соответствовало качеству среды обитания, граничащей с более эвтрофными водами бухты Карантинной. В таких условиях активнее развивались однолетние виды, максимума достигало среднее число видов Ch, среди которых были представители, предпочитающие загрязненные участки и даже избегающие чистые без подтока загрязняющих веществ. Фитоценоз в условиях превалирования антропогенного фактора содержал в своем составе абсолютный доминант *G. barbata*. Территориальная локация крайних значений фитомассы ценоза, видов Rh и Och на двух разрезах не всегда совпадала.

При сравнении данных для восточного и западного разрезов применили два способа проверки статистических гипотез: *t*-тест Уэлча и χ^2 -тест Пирсона (табл. 3).

Таблица 3

Статистическая оценка различий в выборке данных альгосъемки на двух разрезах

Таксон	Фитомасса					Число видов			
	\bar{x} - \bar{y}	Доверительный интервал (95%)		t	Число степеней свободы	p	χ^2	Число степеней свободы	p
		нижний	верхний						
Ch	5,25	-240	250	0,05	8,00	0,96	0,34	4	0,98
Och	846	-1480	3170	0,85	7,30	0,42	1,3	4	0,86
Rh	1874	355	3390	3,28*	4,51	0,03	9,7*	4	0,04
Ценоз	2715	100	5330	2,43*	7,26	0,04	7,7*	4	0,10

Примечание к таблице. * значимая величина критериев на уровне 10 %.

Первый тест был привлечен для непрерывной случайной величины фитомассы, второй – для дискретной случайной величины числа видов. В обоих случаях значимые различия были выявлены для интегральной характеристики фитоценоза («Ценоз») и Rh. Для Ch и Och такие различия не обнаружены.

ВЫВОДЫ

1. Фитобентос гидрологического памятника природы летом 2020 года состоял из 58 видов 43 родов, 24 семейств, 17 порядков, 4 классов, 3 отделов. 17 видов имели природоохранный статус. Основа таксономического разнообразия сформирована Rhodophyta. С учетом современных и ранее полученных данных фитобентос памятника природы включает 93 вида.

2. Значения коэффициента сходства видов, индексов гомотонности и Пиелу, большое число константных видов свидетельствовали о незначительности различия таксономического состава флоры на разных участках охраняемой акватории. Однако среднее значение коэффициента Жаккара для каждого из них в отдельности указывало на наличие батиметрической неоднородности бентосной флоры.

3. В составе летней альгофлоры лидировали виды морской, ведущей, однолетней и олигосапробной групп, а в системе продукционного доминирования – представители малозначимой группы с низкой относительной фитомассой. Ключевыми продуцентами анализируемого сообщества являлись черноморские ценозообразующие бурые водоросли *Gongolaria barbata* и *Ericaria crinita*.

4. Пространственная изменчивость видового состава отделов, фитомассы ценоза, Ochrophyta и Rhodophyta носила умеренный характер. Фитомасса Chlorophyta по шкале изменчивости биологических объектов была отнесена к высоко вариабельным признакам.

5. Сравнительная процедура выявила сходство и различие альгофлоры исследованной акватории. Наличие сходных черт свидетельствовало о принадлежности фитоценоза к одной и той же ассоциации. Различие было обусловлено локальными особенностями морской среды на территориально разобщенных участках.

6. Проверка гипотезы о значимости установленных различий показала, что среднее число видов Chlorophyta и Ochrophyta, средняя фитомасса Rhodophyta и всего ценоза на двух разрезах достоверно отличались. В отношении среднего числа видов в ценозе и у его флористического лидера Rhodophyta, а также средней фитомассы Chlorophyta и Ochrophyta сохраняется нулевая гипотеза.

Полученные в ходе исследований данные послужили расширению представления о фиторазнообразии гидрологического памятника природы регионального значения и способны стать частью научной базы для оценки его трансформации под воздействием природных и антропогенных факторов.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам отдела биотехнологий и фиторесурсов канд. географ. наук, с. н. с. Т. В Панкеевой., канд. биол. наук, с. н. с. Н. В. Мироновой за совместную работу по сбору и обработке первичного материала, а также водолазу-дайверу А. М. Щербачу за отбор альгологических проб.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (проект № 121030300149-0).

Список литературы

- Андреева Н. А., Копытина Н. И. Сукцессия таксоценов морских микроводорослей при длительном лабораторном культивировании // Системы контроля окружающей среды – 2018. – Вып. 11 (31). – С. 95–100.
- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / [Ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберг]. – Сборник научных трудов Количественные методы экологии и гидробиологии. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – С. 37–68.

Боровиков В. П. Популярное введение в современный анализ данных в системе STATISTICA. Учебное пособие для вузов. – М.: Горячая линия, Телеком, 2013. – 288 с.

Евстигнеева И. К. Структура цистозирово- и зостерово-лауренциевых фитоценозов в некоторых районах Крымского побережья Черного моря // Экология моря. – 1983. – Т. 12. – С. 35–41.

Евстигнеева И. К., Евстигнеев В. П., Танковская И. Н. Пространственная изменчивость макрофлоры обрастания гидротехнических сооружений в различных районах Крымского побережья Черного моря // Вода и экология: проблемы и решения. – 2020. – № 2 (82). – С. 67–78. DOI: 10.23968/2305-3488.2020.25.2.67-78

Жукова А. А., Минец М. Л. Биометрия. Описательная статистика. – Минск: БГУ. Ч. 1., 2019. – 100 с.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 96 с.

Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – М.–Л.: Наука, 1967. – 397 с.

Калугина А. А. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. – 1969. – М. – С. 105–113.

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1975. – 248 с.

Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. – Симферополь, 2015. – 480 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М., 2008. – 885 с.

Красная книга города Севастополя. – Калининград, Севастополь. 2018. – 432 с.

Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / [Ред. Еремеев В. Н., Гаевская А. В.]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2003. – С. 152–208.

Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического. URL: <http://oopt.aari.ru/oopt/Прибрежный-аквальный-комплекс-у-Херсонеса-Таврического>.

Розенберг Г. С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер ... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2010. – Т. 19 (2). – С. 4–25.

Савинов А.Б., Никитин Ю. Д. Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки в экосистемах // Принципы экологии. – 2017. – № 3. – С. 20–39. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6224

Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.

Birben Ü. The effectiveness of protected areas in biodiversity conservation: the case of Turkey // *Cerne*. – 2019. – Vol. 25 (4). – P. 424–438. <https://doi.org/10.1590/01047760201925042644>

Coad L., Watson J. E., Geldmann J., Burgess N. D., Leverington F., Hockings M., Knights K., Marco M. Widespread shortfalls in protected area resourcing undermine efforts to conserve biodiversity // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2019. – Vol. 17 (5). – P. 259–264.

Black Sea Red Data Book. – New York: United Nations Office for Project Services. – 1999. – 413 p.

Black Sea Red Data List. – 1997. [online] Available at: <http://www.grid.unep.ch/bsein/redbook/about/datalist.htm> [Дата обращения 22.06.2022]

Dajor R. *Precis d'ecologie*. – Paris: 8-ème edition (Français), 2006. – 415 p.

Darbyshire I., Anderson S., Asatryan A., Byfield A., Cheek M., Clubbe C., Ghrabi Z., Harris T., Heatubun C. D., Kalema J., Magassouba S., McCarthy B., Milliken W., de Montmollin B., Lughadha E. N., Onana J-M., Saïdou D., Sârbu A., Shrestha K., Radford E.A. Important Plant Areas: revised selection criteria for a global approach to plant conservation // *Biodiversity and Conservation*. – 2017. – Vol. 26 (8). – P. 1767–1800.

Edgar G. J., Langhammer P. F., Allen G., Thomas M., Brooks T. M., Brodie J., Crosse W., De Silva N., Fishpool L. D., Foster M. N., Knox D. H., Mccosker J. E., Roger Mcmanus R., Alan J. K., Millar F. J.K., Robinson Mugo R. Key biodiversity areas as globally significant target sites for the conservation of marine biological diversity // *Aquatic conservation*. – 2008. – Vol. 18 (6). – P. 969–983.

Evstigneeva I. K. Dynamics of phytocenoses in littoral ecotone of the Black Sea bays // *International Journal on Algae*. – 2009. – Vol. 11 (1). – P. 1–15.

Fernández C. G., Paulo D., Serrão E. A., Engelen A. H. Limited differences in fish and benthic communities and possible cascading effects inside and outside a protected marine area in Sagres (SW Portugal) // *Journal Marine Environmental Research*. – 2016. – Vol. 114. – P. 12–23.

Guiry M. D., Guiry G. M. *AlgaeBase*. Worldwide electronic publication. Galway: Nat. Univ. Ireland. 2022. URL: <http://www.algaebase.org> (accessed 22.06.2022).

Heino J. Are indicator groups and cross-taxon congruence useful for predicting biodiversity in aquatic ecosystems? // *Ecological Indicators*. – 2010. – Vol. 10 (2). – P. 112–117.

Pankeeva T. V., Mironova N. V. Spatiotemporal changes in the macrophytobenthos of Laspi bay (Crimea, Black sea) // *Oceanology*. – 2019. – Vol. 59 (1). – P. 86–98. DOI: 10.1134/S0001437019010168

Sadogurskiy S. Ye. Macrophytobenthos in the coastal waters near Cape Tarkhankut (Crimean Peninsula, the Black sea) // *International Journal on Algae*. – 2018. – Vol. 20 (1). – P. 69–84.

Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N., Evstigneev V. P. Macrophytobenthos of the regional natural monument “Coastal aquatic complex near Tauric Chersoneses” // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 22–37.

The research studied the species and ecological composition, productive potential (phytomass) and bathymetric variability of phytocenoses of the hydrological natural monument “Coastal aquatic complex near Tauric Chersoneses”. At the stations of the eastern and western transects 58 species of 43 genera, 24 families, 17 orders, 4 classes of the phyla Chlorophyta, Ochrophyta and Rhodophyta were found. Seventeen species have a conservation status. Rhodophyta and species with high occurrence dominate in the phytocenoses. Marine, leading, annual and oligosaprobic ecogroups are represented by the highest number of species. Species with low relative phytomass predominate in the production system, therefore, and *Gongolaria barbata* and *Ericaria crinita* are the key producers. Comparative analysis revealed similarities and differences in the algoflora in different parts of the water area of the natural monument. The study proves that taxonomic composition of algoflora at the western and eastern sites differ insignificantly, but within each site the algoflora is characterized by bathymetric heterogeneity. The similarities indicate that the phytocenoses belong to the same association; the difference is due to local environmental features at the territorially separated sites. Statistically significant differences in the average number of species and phytomass in the phytocenosis and in the phylum were obtained.

Key words: protected areas, macroalgae, species composition, ecological structure, occurrence, phytomass, dominants, variability, the Black Sea, Sevastopol.

*Поступила в редакцию 24.06.22
Принята к печати 27.07.22*

УДК 581.527.4 (470.67)

Эндемики флоры каменистых обнажений Дахадаевского района Внутривгорного Дагестана

Магомедова М. А.

Дагестанский государственный университет

Махачкала, Россия

m.abdulmalikovna@gmail.com

Изучены эндемики петрофитной флоры локальной территории Внутривгорного Дагестана на примере Дахадаевского района. Среди растений каменистых обнажений, приверженных к узким экологическим параметрам среды обитания, сосредоточено наибольшее количество эндемичных видов – 160. В систематическом аспекте ведущим семейством, содержащим наибольшее количество эндемиков (21 вид – 34,4 %), является Asteraceae. Однако, и не доминирующие семейства могут отличаться повышенным эндемизмом (Dipsacaceae – 100 %, Campanulaceae – 85,7 %, Valerianaceae – 55,5%). Ведущими родами являются астрагал, колокольчик, ясколка (по 6 видов). В целом, эндемичные виды во флоре составляют 33,5 %, из которых 47,5 % обладают ареалом в пределах всего Кавказа; 24,2 % распространены на Восточном Кавказе и 5,6 % являются локальными эндемиками, что свидетельствует об автохтонности флоры петрофитов. Созологическую значимость территории придают охраняемые виды – 17 (10,63 % от эндемиков и 3,5 % от всех петрофитов). В региональную Красную книгу внесено 16 видов. Еще один вид зарегистрирован и в Красной книге Российской Федерации. Все они приурочены к обнажениям материнской породы, в связи с чем степень их уязвимости возрастает. В изученной флоре доминируют облигатные петрофиты (75 %), а именно – хасмогляреофиты, которые неравномерно распределены по высотным растительным поясам. Наибольшее разнообразие флоры сосредоточено в среднем горном поясе, что подтверждает мнение о том, что среднегорная часть Дагестана является одним из крупных центров эндемизма на Кавказе.

Ключевые слова: Внутривгорный Дагестан, флора, фиторазнообразие, петрофиты, эндемики.

ВВЕДЕНИЕ

Исчезновение биологических видов на земле – одно из самых быстро происходящих изменений в природе на сегодняшний день. В этом отношении особо уязвимы горные регионы (в том числе и Дагестан) с обширными пространствами обнажений коренных материнских пород и их обитателями – петрофитами, которые характеризуются уникальным составом с концентрацией значительного числа эндемичных видов (Гроссгейм, 1948; Голубев, 1996; Муртазалиев, 2016а; Тайсумов и др., 2017).

Критерием эндемичности является приуроченность вида к ограниченному ареалу, сосредоточенному в каком-либо определенном месте (Гроссгейм, 1936; Камелин, 2018). Виды с подобным статусом подчеркивают оригинальность исследуемой флоры и выступают показателями отличия ее от других флор. Кроме того, эндемизм является важным аспектом биоразнообразия, тем более в горных регионах, где оно обычно выше, чем на равнинах (Гроссгейм, 1936; Колаковский, 1989; Лепехина, 2002; Литвинская, 2015; Муртазалиев, 2016а).

Цель наших исследований – дать обзор эндемиков каменистых обнажений Дахадаевского района Внутривгорного Дагестана с оценкой соотношения видов в спектрах семейств и родов, а также статуса и приуроченности их к различным типам субстрата для последующего использования данных при организации мониторинга и познания закономерностей приспособления растений к экстремальным условиям среды обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является эндемичная флора высших сосудистых растений каменистых ландшафтов Внутривгорного Дагестана в пределах значительной части

административной территории Дахадаевского района, которая охватывает флористические комплексы, формирующиеся на скально-осыпных и других каменистых субстратах, исключая все прочие местообитания. Основой работы служили полевые экспедиционные сборы вегетационного периода 2019–2021 годов с применением стандартных методик, используемых во флористике (маршрутные исследования, гербаризация). Фиксация места производилась по названию населенного пункта, горной вершины или речной системы. Всего было собрано около 800 листов гербария, в дальнейшем идентифицированные (Галушко, 1980) как 431 вид. В работе также использованы фонды научного Гербария Дагестанского государственного университета (ДГУ) и материалы «Конспекта флоры Дагестана» (Муртазалиев, 2009).

В результате составлен аннотированный список таксонов флоры каменистых субстратов Дахадаевского района Внутригорного песчано-сланцевого Дагестана с выделением группы эндемиков. Систематический анализ проведен согласно «Конспекту флоры Дагестана» (Муртазалиев, 2009). Ботанические таксоны и их авторы стандартизированы по международному указателю научных названий растений (МКБН, 2018). К эндемикам относили виды, распространенные на всей территории Кавказского экорегиона (Большой и Малый Кавказ, Тальш, прилегающие районы Турции и Ирана) (Тахтаджян, 1978; Литвинская, Муртазалиев, 2009). Учитывая специфику произрастания растений на каменистых обнажениях, дана их классификация по отношению к характеру субстрата (Шагапсоев, 1996; Теймуров, 1998).

Территория Дахадаевского района с площадью 761,37 км², имеет средневысотные отметки (от 900 до 2310 м н. у. м.) и расположена в песчано-сланцевом районе юго-восточной части Внутригорного Дагестана (рис. 1), который характеризуется наибольшим ландшафтным разнообразием, обусловленном сложностями тектонико-геологического строения и особенностями орографии (Абдулаев и др., 2011). Рельеф расчлененный, эрозионный (скальный), но имеет достаточно мягкие очертания. Долины рек обладают хорошо выраженными террасами. По геологическому строению относится к юрской и меловой системе. Климат умеренно-континентальный и умеренно влажный. Среднегодовая температура +6,6°, среднегодовое количество осадков – 600–800 мм (Акаев и др., 1996). В летний период в полуденное время при безветренности воздух сильно нагревается и становится почти сухим, однако, в утренние и вечерние часы прохладные горно-долинные ветры приносят влагу в виде дождей, туманов и росы.

Особенности климата определяют характер растительного покрова, где присутствуют горные разнотравно-злаковые степи, остепненные и мезофитные послелесные и субальпийские луга, а также лесные участки (березовые, сосновые и смешанные: лесистость – 8,9 %) (Чиликина, Шифферс, 1962).

Выходы коренных материнских горных пород представляют собой обычное явление во всех высотных поясах Дагестана (Шифферс, 1960; Абдулаев и др., 2011), поэтому их обитатели – петрофиты, являются повсеместными и для данной территории. Эта экологическая группа растений представляет собой специфический компонент природной флоры, произрастающей на скалах, каменистых осыпях и россыпях, ледниковых моренах, где сложные и неблагоприятные для жизни условия (каменистость подстилающей горной породы, обрывистость склонов и подвижность субстрата, мощная инсоляция, контрастный температурный режим и неоднородное увлажнение в течение суток, господство ветров) (Долуханов, 1969; Дидух, 1992; Теймуров, 1998; Рыфф, 2004).

Петрофиты очень разнообразны. Пестрота их флористического состава и многообразие жизненных форм зависят от климата, высотности, состава пород. Но в то же время консервативность условий обитания этой группы выработала в ходе эволюции сходные эколого-биологические адаптации, которые обеспечили им исключительную выносливость и внеконкурентное развитие в подобных экстремальных условиях (Гроссгейм, 1948; Агаханянц, 1967; Шагапсоев, 2003). Для петрофитов характерны такие стенотипные экологические потенции как формирование на первично открытых пространствах, мозаичное



Рис. 1. Карта Дагестана (физико-географическое районирование)

I – Равнинный Дагестан, II – Предгорный (Внешнегорный), III – Внутригорный, IV – Высокогорный; а – Дахадаевский район.

распространение, изреженность и несомкнутость травяного покрова, отсутствие четкой ярусной дифференциации. Сами растения карликовые с непропорционально маленькой побеговой системой, но мощной корневой. Их надземные части обычно имеют стелющиеся или подушковидные формы, образуют дерновины или розетки, иногда с выраженным опушением (Шифферс, 1960; Агаханянц, 1967; Долуханов, 1969; Корженевский, Квитницкая, 2010; Астамирова и др., 2011; Гречушина, 2011).

Растения каменистых субстратов оригинальны не только формой роста, но отличаются богатством статусных видов: эндемичных и охраняемых (Шифферс, 1960; Лафишев, 1979; Пяк, 2003; Рыфф, 2016).

Степень эндемизма по Кавказу, по разным сводкам, имеет неодинаковые показатели. По данным А. А. Гроссгейма (1936) флора Кавказа насчитывала 5767 видов, из которых 1153, то есть 19,8 %, являлись эндемиками, чей генезис связан с Главным Кавказским хребтом. По более современным сведениям (Solomon et al., 2014) в этом регионе встречается 1600 эндемиков, на которые приходится около 25 % от видов флоры. Показательно, что их большинство приурочено к высокогорным и нагорно-ксерофитным сообществам, а также к скалистым местообитаниям (эндемизм альпийского пояса составляет 50 %).

Для Российского Кавказа степень эндемизма по С. А. Литвинской и Р. А. Муртазалиеву (2009) имеет значение 32,3 %. Исходя же из сведений А. Л. Иванова и О. А. Ковалевой (2014), оригинальность флоры этого региона составляет 29 %. Причем, на эндемичные петрофиты приходится 14,2 % от всей флоры и 64,4 % от флоры петрофитов этой территории с наибольшей сосредоточенностью в субнивальном, альпийском и субальпийском поясах. Одним из центров ярко выраженного локального эндемизма, по мнению этих авторов, является Внутригорный Дагестан, хотя и другие области республики представляют интерес.

Данные по эндемизму Дагестана так же подвержены флуктуациям в исследованиях разных авторов и колеблются от 12,6 % (Гроссгейм, 1936) до 18,9 % (Лепехина, 2002). При этом узко локальных эндемичных видов всего 2,7 % (Муртазалиев, 2012, 2016b). Распределение эндемиков по территории республики крайне неравномерно. Горные регионы, а именно, средний горный пояс, где развита ксерофитная растительность, концентрируют значительную часть таких таксонов что обусловлено интенсивностью микроэволюционных процессов. Поэтому здесь же сосредоточены 4 основных центра дагестанского эндемизма (Муртазалиев, 2016a).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Специфической чертой флоры каменистых обнажений Дахадаевского района является высокий уровень видового разнообразия, что связано с историей развития, системой высотной поясности и разнообразием природных условий. Это 481 вид растений, 202 рода, 55 семейств (табл. 1), которые распределены между 3 отделами (Магомедова, Чапарова, 2021).

Таблица 1

Головная часть флоры петрофитов и их эндемиков

Совокупная флора каменистых мест					Флора эндемиков			
Семейства	Количество видов	Доля от всех видов, %	Доля эндемиков, %	Семейства	Количество видов	Доля от числа эндемиков, %	Доля от видов семейства, %	
1 Asteraceae	61	12,8	4,4	Asteraceae	21	13,1	34,4	
2 Poaceae	47	9,8	2,3	Caryophyllaceae	18	11,2	46,1	
3 Caryophyllaceae	39	8,1	3,7	Lamiaceae	16	10,0	45,7	
4 Fabaceae	35	7,3	2,7	Brassicaceae	15	9,4	42,8	
5 Brassicaceae	35	7,3	3,1	Fabaceae	13	8,1	37,1	
6 Lamiaceae	35	7,3	3,3	Poaceae	11	6,9	23,4	
7 Rosaceae	30	6,3	1,2	Scrophulariaceae	9	5,6	42,9	
8 Boraginaceae	21	4,4	1,0	Rosaceae	6	3,7	20,0	
9 Scrophulariaceae	21	4,4	1,9	Campanulaceae	6	3,7	85,7	
10 Apiaceae	18	3,7	0,4					
Σ	342	71,1	24		115	71,7		
	Crassulaceae	13	2,7	1,0	Crassulaceae	5	3,1	38,5
	Valerianaceae	9	1,9	1,0	Valerianaceae	5	3,1	55,5
	Campanulaceae	7	1,4	1,2	Boraginaceae	5	3,1	23,8
	Dipsacaceae	4	0,8	0,8	Dipsacaceae	4	2,5	100
					3-х видовые: 2 семейства			
					2-х видовые: 4 семейства			
					одновидовые: 12 семейств			
	55 семейств, 202 рода, 481 вид				32 семейства, 86 родов, 160 видов			

Петрофильный комплекс, главным образом, представлен цветковыми растениями, где почти в каждой систематической группе имеются эндемики. Всего их насчитывается 160 видов (табл. 1), что составляет 33,3 % от количества петрофитов.

Специфичность эндемичного флористического комплекса связана с обилием видов в 9 семействах, которые входят в спектр ведущих и составляют около 72 % от общего количества видов данной группы. Наибольшее число кавказских эндемичных видов содержит крупнейшее семейство Asteraceae – 21 вид (13,1 % от числа видов эндемиков). Затем следуют Caryophyllaceae – 18 (11,2 %), Lamiaceae – 16 (10,7 %), Brassicaceae – 15 (9,4) и Fabaceae – 13 (8,1). Именно на эти первые 5 семейств приходится половина всей эндемичной флоры петрофитов Дахадаевского района. Poaceae и Scrophulariaceae включают по 11 (6,9 %) и 9 (5,6 %) видов соответственно. Завершают спектр лидирующих семейств эндемиков Rosaceae и Campanulaceae, содержащие по 6 видов каждое (по 3,7 %).

Спектр ведущих семейств эндемиков совпадает с общим петрофитным, за исключением двух моментов. Здесь отсутствуют семейства Boraginaceae (оно пятивидовое) и Apiaceae (трехвидовое), но присутствует Campanulaceae. Кроме того, различаются ранги семейств, за исключением Asteraceae (табл. 1).

Иная последовательность в ранжировании доминирующих семейств наблюдается при подсчете процента участия эндемичных видов в сложении каждого семейства (табл. 1). В этом случае семейство Campanulaceae, в подавляющем большинстве, состоит из эндемичных видов (85,7 %). За ним, в убывающем порядке, следуют Caryophyllaceae (46,1 %), Lamiaceae (45,7), Brassicaceae и Scrophulariaceae (по 42,8), Fabaceae (37,1) и Asteraceae (34,4). И уже со значительным отрывом – Poaceae и Rosaceae (20,0 %). Однако ведущее положение занимает семейство Dipsacaceae, не относящееся к доминирующим, но на 100 % состоящее из эндемичных видов. В числе заметных и небольшое семейство Valerianaceae, где каждый второй вид – эндемик (55,5 %), а также – Crassulaceae (38,5 %). Сходная картина наблюдается и в исследованиях других авторов (Иванов, Ковалева, 2014; Solomon et al., 2014). Расхождения в показателях могут быть объяснены различием экологических возможностей территории и историческим развитием ее растительного покрова.

Закономерно, что крупные рода находятся в составе ведущих семейств эндемичной флоры (табл. 2). Такими являются *Astragalus*, *Campanula* и *Silene* (по 6 видов); *Cirsium* и *Veronica* (по 5); *Cerastium*, *Psephellus*, *Erysimum*, *Onobrychis* и *Thymus*: всего 5 родов по 4 вида. Хотя и не крупные семейства могут содержать заметные по разнообразию рода (*Valeriana*, *Sedum*, *Scabiosa*) (табл. 2). Но все же, заслуживает внимания слабая видовая насыщенность большинства родов. Так двадцать один род эндемичных петрофитов включают по 2 вида, хотя численно значительно преобладают одновидовые рода. Их во флоре эндемичных петрофитов 54 (62,8 %) и содержат они более трети эндемичной флоры. Родовой коэффициент низок (1,9), что косвенно свидетельствует о значимости миграционных процессов в становлении флоры данной группы растений.

Из таблицы 2 видно, что на первом месте стоит один из значительных кавказских родов – *Astragalus*. Однако, наибольшее количество эндемиков наблюдается в таких крупных родах как *Campanula* (100 %), *Veronica* (83,3), *Erysimum* и *Valeriana* (по 80), *Cirsium* (71,4), *Cerastium* (66,7 %) и некоторых других, что свидетельствует об адаптивных возможностях видов и активном протекании процессов видообразования в экстремальных экологических условиях.

Показателем оригинальности растительных комплексов является участие в их флористическом составе ряда эндемичных видов, особенно дагестанского происхождения. Руководствуясь сводками об эндемизме Дагестана (Аджиева, 2008; Литвинская, Муртазалиев, 2009; Муртазалиев, 2012, 2016a, 2016b), мы проанализировали флору данной группы на предмет статуса их видов и центров происхождения (табл. 3).

Как отмечалось, эндемичные виды во флоре петрофитов Дахадаевского района составляют 33,3 % (160 видов). Основное разнообразие создают общекавказские эндемики (47,5 %), которые формировались на базе кавказской флоры и обладают ареалом в пределах всего Кавказа с иррадиацией, иногда, в очень отдаленные районы. Среди них *Primula ruprechtii* Kusnez. ex Lipsky (рис. 2 a), *Rhamnus pallasii* Fisch. & С.А.Мей., *Reseda globulosa* Fisch. & С.А.Мей., *Sempervivum caucasicum* Rupr. ex Boiss. и другие. Далее, по обилию произрастающих эндемиков (38–23,8 %), следуют виды Восточного Кавказа (*Alyssum*

Таблица 2

Доля эндемичных и неэндемичных видов в составе крупных родов

№	Род	Количество видов	Количество эндемиков	Доля эндемиков, %	№	Род	Количество видов	Количество эндемиков	Доля эндемиков, %
1	<i>Astragalus</i>	14	6	42,9	13	<i>Veronica</i>	6	5	83,3
2	<i>Silene</i>	12	6	50	14	<i>Allium</i>	5	0	0
3	<i>Festuca</i>	10	2	20	15	<i>Asplenium</i>	5	1	20
4	<i>Sedum</i>	10	2	20	16	<i>Draba</i>	5	2	40
5	<i>Salvia</i>	8	3	37,5	17	<i>Veronica</i>	5	4	80
6	<i>Potentilla</i>	8	2	25	18	<i>Euphorbia</i>	5	1	20
7	<i>Cirsium</i>	7	5	71,4	19	<i>Saxifraga</i>	5	1	20
8	<i>Diantus</i>	7	3	42,8	20	<i>Valeriana</i>	5	4	80
9	<i>Stipa</i>	7	2	28,6	21	<i>Cotoneaster</i>	5	1	20
10	<i>Medicago</i>	6	2	33	22	<i>Artemisia</i>	5	1	20
11	<i>Cerastium</i>	6	4	66,7	23	<i>Scrophularia</i>	5	1	20
12	<i>Campanula</i>	6	6	100					

Таблица 3

Статус эндемиков и их происхождение

Статус Происхождение	Эндемики и их статус					Количество видов	Доля эндемиков, %
	Эндемики	ККД	R	R, ККД	R, ККД, ККР		
ЭК	60	1	13	1	1	76	47,6
ЭВК	20	6	11	1	-	38	23,8
ЭД	4	2	2	1	-	9	5,6
ЭБК	14	-	3	1	-	18	11,2
ЭЦиВК	6	-	2	-	-	8	5,0
ЭЗ	8	3	-	-	-	11	6,8
Σ	112	12	31	4	1	160	100
Доля эндемиков, %	70,0	7,5	19,4	2,5	0,6		

Примечание к таблице. ККД – Красная книга Дагестана; ККР – Красная книга России; R – реликт; ЭК – эндемик Кавказа; ЭВК – эндемик Восточного Кавказа; ЭД – эндемик Дагестана; ЭБК – эндемик Большого Кавказа; ЭЦиВК – эндемик Центрального и Восточного Кавказа; ЭЗ – эндемик Закавказья.

daghestanicum Rupr., *Astragalus pycnocephalus* Fisch., *Gentiana septemfida* subsp. *grossheimii* (Doluch.) Halda, *Scutellaria daghestanica* Grossh., (рис. 2 b–d), *Medicago lessingii* Fisch. & С.А.Мей. ex Kar., *Onobrychis bobrovii* Grossh. и др.). Затем идут 18 эндемиков (11,2 %), распространенные в пределах Большого Кавказа (без восточной части) (*Astragalus captiosus* Boriss, *Campanula saxifraga* subsp. *argunensis* (Rupr.) Ogan., *Salvia pallida* Benth. (рис. 2 e, f), *Pseudoroegneria gracillima* (Nevski) A.Löve и так далее) и Закавказья – 11 (6,8 %). Самыми малочисленными являются 8 видов (5,0 %) Центрального и Восточного Кавказа (табл. 3).

В исследуемой флоре выявлено два эндемичных рода: *Kemullariella* (рис. 3 a) и *Trigonocaryum* (последний является одним из трех монотипных эндемичных родов Восточного Кавказа). Что же касается локальных эндемиков (дагестанские эндемики)



Рис. 2. Эндемики Внутригорного Дагестана
Primula ruprechtii (a) (фото Е. В. Яровенко), *Astragalus ruscnocephalus* (b), *Gentiana septemfida* subsp. *grossheimii* (Doluch.) Haldai (c), *Scutellaria daghestanica* (d), *Campanula saxifraga* subsp. *argunensis* (e) (фото С. О. Омаровой), *Salvia pallida* Benth. (f) (фото А. И. Аджиевой).

(Муртазалиев, 2016), то все они относятся к восточнокавказской группе, но учтены нами отдельно (табл. 3). Эти 9 дагестанских видов отмечены в составе 7 родов и 6 семейств, одно из которых принадлежит Liliopsida.

В семействах Caryophyllaceae, Fabaceae и Asteraceae встречаются по 2 узколокальных вида, в остальных – по одному. Это *Silene chloropetala* Rupr., *Dianthus awaricus* Kharadze, *Medicago daghestanica* Rupr. (рис. 3 b), *M. gunibica* Vassilcz., *Matthiola daghestanica* N. Busch, *Satureja subdentata* Boiss., *Psephellus paucilobus* (Trautv.) Boiss., *P. gamidii* Alieva, *Stipa sosnowskyi* Seregin. Ареал их охватывает лишь горный Дагестан (средний горный пояс) и скальные, каменисто-щебнистые места обитания. Некоторые из них известны из одного или нескольких пунктов, а другие распространены довольно широко – в нескольких флористических районах Дагестана (Муртазалиев, 2016).

Основная часть Дахадаевского района Внутригорного Дагестана относится к Ахтынско-Кюринскому флористическому району, который граничит с Диклосмта-Дюльтыдагским, Центральнo-Дагестанским, Транссамурским и Кайтаго-Табасаранским (Муртазалиев, 2004). Поэтому, интерес представляет более точное происхождение Дагестанских эндемиков изучаемой территории. В составе представленной флоры пока не найдены виды, ареал которых ограничивался лишь Дахадаевским административным районом. По уровню узкого эндемизма флора петрофитов Дахадаевского района слабо обособлена от окружающих ее территорий. Некоторую самобытность ей придает вид *Stipa sosnowskyi*, ограниченного локалитета Ахтынско-Кюринского флористического района. Есть, произрастающие в двух флористических районах (*Psephellus gamidii*), или трех (*Matthiola daghestanica*, *Medicago gunibica*, *Psephellus paucilobus*). Есть, распространенные по 4 флористическим районам Дагестана из 13 (*Medicago daghestanica*, *Silene chloropetala*, *Dianthus awaricus*, *Satureja subdentata*).

В свое время М. А. Муртазалиев (2010) выделил несколько центров эндемизма на территории Дагестана. И если дать оценку локальным эндемикам изучаемой территории с этой точки зрения, то подавляющее большинство их (7 из 9 видов) являются выходцами из Центральнo-Дагестанского центра. Происхождение из Верхне-Сулакского центра имеет *Satureja subdentata*, а южного Ахтынско-Кюринского – *Stipa sosnowskyi*. Здесь, в условиях обнаженных субстратов формировались узколокальные эндемики, подтверждая убеждения «об активном протекании процессов видообразования в экстремальных экологических условиях» (Сохадзе, 1982; Адзинба, 2004). Таким образом, почти все локальные эндемики являются аллохтонными для этой части Внутригорного Дагестана и их нахождение здесь связано с миграционными процессами с сопредельных территорий.

В отношении присутствия в растительном покрове реликтов сомнений не было, поскольку горный характер территории Дахадаевского района определяет наличие здесь рефугиумов, где могли бы сохраняться реликтовые элементы (Долуханов, 1974; Дидух, 1992). Однако мы не анализировали, является ли вид на конкретной территории действительно реликтовым или имеет вторичное происхождение. К ним мы причислили все кавказские эндемики реликтового возраста (палеоэндемики), а это 36 таксонов видового ранга (22,5 % от всех эндемиков и 7,5 % от всей петрофитной флоры) (табл. 3). Реликты в составе изучаемой территории подразделяются на три группы: третичные, гляциальные и ксеротермические. Третичные виды более часты. Их 21 (*Campanula saxifraga* subsp. *argunensis*, *Medicago daghestanica*) (рис. 2 e, рис. 3 b), причем, половина восточно-кавказского происхождения. Среди ксеротермических реликтов (остатки флор межледниковых засушливых периодов) – эндемики Кавказа и Восточного Кавказа. Таких видов 5. Виды, относящиеся к гляциальным реликтам, крайне редки, несмотря на подходящие флороценоотипы. Их всего 2 и это эндемики Кавказа (*Dryas octopetala* L. и *Hymenocystis fragilis* (Trev.) A. Askerov (рис. 3 c, d). У восьми видов возраст реликтов не конкретизирован, или является переходным.

Однако, А. Г. Еленевский (1966) к палеоэндемикам относил только виды дагестанской флоры, куда для республики он включил всего 31 представителя. При таком подходе изучаемая флора содержит 7 палеоэндемиков третичного возраста: *Silene daghestanica* Rupr.,



Рис. 3. Реликтовые и охраняемые виды Внутригорного Дагестана
Kemulariella rosea (a) (фото С. О. Омаровой), *Medicago daghestanica* (b) (фото А. И. Аджиевой), *Dryas octopetala* (c) (фото С. О. Омаровой), *Hymenocystis fragilis* (d) (фото А. И. Аджиевой).

S. chloropetala, *Alyssum daghestanicum*, *Medicago daghestanica*, *Klasea flavescens* subsp. *caucasica* (Boiss.) L.Martins, *Trigonocaryum involucratum* (Steven) Medw., *Salvia pallida*, некоторые из которых встречается почти во всех горных районах Дагестана и даже выходят за его пределы. Учитывая, что современный список дагестанских эндемиков скорректирован (Муртазалиев, 2016a), то палеоэндемиками среди петрофитов Дахадаевского района являются лишь 2 вида: *Silene chloropetala* и *Medicago daghestanica*.

В связи с ограниченным ареалом и незначительной численностью ряд эндемичных видов петрофитов исследуемой территории зарегистрирован в Красных книгах (табл. 3). Их всего 17 (10,6 % от эндемиков и 3,5 % от всех петрофитов), хотя, как минимум еще 5 видов нуждаются в настоящей защите. В региональную книгу внесено 16 видов (*Gentiana septemfida* subsp. *grossheimii*, *Scutellaria daghestanica* (рис. 2 c, d), *Beta macrorrhiza* Steven., *Silene chloropetala* и др.) (Красная книга..., 2021). Еще один вид встречается и в федеральной, и в региональной Красных книгах: *Hymenocystis fragilis* (рис. 3 d). Распределены редкие виды

между 11 семействами, одно из которых относится к папоротниковидным. Семейства одновидовые, за исключением Brassicaceae (3 вида), Ranunculaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae и Liliaceae, содержащих по 2 вида.

По критериям Международного союза охраны природы и природных ресурсов (IUCN) они классифицированы следующим образом: 3 (NT) – редкие, состояние близкое к угрожаемому (2 вида); 2 (NT) – сокращающиеся, состояние близкое к угрожаемому (2 вида); 3 (VU) – редкие, уязвимые (6 видов); 2 (VU) – сокращающиеся, уязвимые (5 видов); 2 (EN) – сокращающиеся, исчезающие (2 вида) (Красная книга..., 2021). Все эти редкие виды флоры характеризуются строгой приуроченностью к материнским обнажениям, в связи с чем степень их уязвимости возрастает.

Таким образом, гетерогенность, оригинальность и специфичность флоры каменистых мест обитания представленной территории Внутригорного Дагестана, мотивируют необходимость официальной охраны. Она имеет место в виде созданного в Дахадаевском районе в 2012 году природного парка «Ицари» регионального значения, который, наряду с рекреационными задачами, должен способствовать сохранению биоразнообразия, в том числе и на выходах материнских горных пород.

Каменистые выходы коренных горных пород, осыпи щебня и морены обычно покрыты чрезвычайно разреженной растительностью. Их распределение осуществляется в зависимости от отношения к эдафическому фактору (табл. 4), а именно к физическому свойству субстрата. Представители этих сообществ или не выходят за пределы каменистых местообитаний (облигатные петрофиты) или способны к развитию в широком спектре экологических условий (факультативные петрофиты) (Долуханов, 1969; Дидух, 1992; Астамирова и др., 2011; Рыфф, 2016). Исходя из аналогичных работ (Шхагапсоев, 1996; Пяк, 2003; Ковалева, 2013), все растения петрофитного флористического комплекса, мы поделили на 3 группы: случайные, факультативные и облигатные.

Подавляющее большинство эндемиков горных пород Дахадаевского района являются облигатными петрофитами, как и по всему российскому Кавказу (Иванов, Ковалева, 2014). Их иногда отождествляют с нагорными ксерофитами (Арустамова, 1973). Они насчитывают 120 видов, или 75,5 % от общего числа эндемиков. Остальные 33 (21 %) являются факультативными петрофитами, названные А. Г. Долухановым (1969) петроадаптантами. Оставшимися 7-ю случайными видами, которые чужды для подобного субстрата, но попадают на хорошо задернованных участках, можно пренебречь (табл. 4).

Среди факультативных петрофитов, согласно классификации, С. Х. Шхагапсоева (1996), присутствуют и хасмофиты (обитатели скальных и других субстратов: 11 видов – 6,8 % от

Таблица 4

Группы петрофитов и их местообитания

	Непетрофильные (случайные) виды	Факультативные			Облигатные		
		Хасмофиты	Гляреофиты	Лапишистофиты	Хасмофиты	Гляреофиты	Хасмогляреофиты
Количество видов	7	11	6	16	30	14	76
Доля от числа петрофитов, %	4,4	6,9	3,8	10,0	18,7	8,8	47,5
Σ	7=4,4 %	33=20,6 %			120=75,0 %		

петрофитных эндемиков), и гляреофиты (обитатели осыпных и других субстратов: 6 видов – 3,8 %). Но, поскольку, типичными местообитаниями являются каменистые и щебнистые склоны, скрепленные почвами и глинами, постольку, самую богатую и разнообразную группу факультативных петрофитов представляют лапишистофиты. Их 16 видов – 10 %.

Облигатные петрофиты приурочены к еще более специфическим местообитаниям и по отношению к разным типам каменистого субстрата, в свою очередь, дифференцируются на более узкие экологические группы (табл. 4): это скальный, подвижный осыпной и смешанный. Их обитание вне каменистых мест является исключением, поэтому поколениями растения удерживают одни и те же местообитания, практически не распространяясь за их пределы и не обогащаясь выходцами из других сообществ. Но облигатность петрофитов не абсолютна, и отнесение определенного вида растения к какой-либо группе базируется на тенденции преимущественно занимать определеннный тип субстрата.

Внушительным является растительный комплекс скал и их сопряжений (трещины, расщелины), так называемые хасмофиты. Считается, что это самая оригинальная группа петрофитов, так как условия произрастания своеобразны и сложны: это широкая амплитуда колебаний температуры в течение суток, неоднородность увлажнения, сильная ветробойность. В то же время поверхность скал наиболее устойчива во времени, что приводит к накоплению в отдельных местах определенного количества мелкозема для развития растений (Гречушина, 2011). Здесь на них приходится 30 видов (18,7 % от эндемичных петрофитов). Они образованы *Cerastium dagestanicum* Schischk., *Sempervivum altum* Turritt, *Kemulariella rosea* (Steven) Tamamsch. (рис. 3 а), *Trisetum transcaucasicum* Sereidin и прочими. Обитатели подвижных обломочных пород (осыпи) – гляреофиты составляют 14 видов (8,8 %). Такое незначительное количество, видимо, связано с жестким экотопическим отбором, который выдерживает не любой вид. К этому типу эндемичных петрофитов относятся *Asperula alpina* M.Bieb., *Psephellus schistosus* (Sosn.) Alieva, *Viola minuta* M.Bieb. и другие немногочисленные представители. Виды смешанных местообитаний материнской породы, индифферентные к подвижности субстрата (скалы, осыпи, каменистые места, морены, щебни), представлены 76 видами (47,5 %). В целом, их можно назвать хасмогляреофитами (табл. 4). Богатство данных экотопов связано с их смешанным характером и неизбирательностью к физическому состоянию каменистого субстрата, позволяющим расти видам разных исходных групп.

Таким образом, эндемичная петрофитная флора Дахадаевского района Внутригорного Дагестана по приуроченности к разным физическим типам субстрата представляет собой довольно сложную совокупность, состоящую из семи групп комплексов (табл. 4), которые, к тому же, неравномерно распределены по высотным растительным поясам.

Анализ показал, что наиболее насыщенным является средний горный пояс, где сосредоточено 111 видов эндемичных растений, или 49,6 %. Это неудивительно, поскольку среднегорную часть Дагестана считают одним из крупных центров эндемизма на Кавказе (Муртазалиев, 2012). Облигатные петрофиты изучаемой территории хорошо представлены на скальных и смешанных местообитаниях, а факультативные – на смешанных. Вторую по величине группу составляют представители верхнего горного пояса, где эндемиков чуть меньше (38,5 %). Доминирующими являются те же самые экотопы. Днища ущелий, речные долины и подошвы хребтов являются существенными понижениями и составляют нижний горный пояс – пристанище элементов из представителей, переместившихся с гор, или поднявшихся с более нижних территорий. Их 11,6 %.

Иная последовательность наблюдается, если вычислить процентное содержание эндемиков в каждом растительном поясе, где этот показатель последовательно уменьшается от высокогорий (54,7 % от флоры), к среднегорьям (28,5 %) и низкогорьям (6,3 %). И для каждого высотного пояса характерны типичные виды. Закономерно, что стеноэндемиков больше в верхнем горном поясе – 28 видов. В следующем их уже несколько меньше – 23. И один – среди представителей нижнего горного пояса. То есть от принадлежности к высотному поясу зависит не только количественный, но и качественный состав петрофитных комплексов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования явились начальной точкой отсчета в работе по сохранению фиторазнообразия Дахадаевского района. Они показали, что важной чертой флоры петрофитов этой части Внутривгорного Дагестана является высокий уровень эндемизма, что подразумевает немалый возраст данного флороценопита. Эндемичная флора представлена 160 видами, 86 родами и 32 семействами и составляет треть от петрофитной флоры района. Основная часть семейств имеет в своем составе около 72 % эндемичных видов. Здесь же находятся и крупные рода (*Astragalus*, *Cirsium*, *Veronica*, *Cerastium*, *Diantus*, *Silene*). Состав петрофитной флоры Дахадаевского района, в целом, и состав ее эндемиков, в частности, вполне сопоставимы с исследованиями других авторов. Расхождения в показателях могут быть объяснены различием экологических условий территории и историческим развитием ее растительного покрова.

Преобладание восточнокавказского элемента в составе эндемичной флоры петрофитов Дахадаевского района свидетельствует о ее автохтонности. На это указывают и 9 видов дагестанского происхождения. Однако, при отсутствии узколокальных эндемиков, почти все эндемики являются аллохтонными для этой части Внутривгорного Дагестана, что объясняется слабой изоляцией региона от окружающих территорий.

Созологическую значимость территории придают два палеоэндемика и 17 охраняемых видов.

Флора Дахадаевского района Внутривгорного Дагестана, по приуроченности к разным типам субстрата, представляет собой комплекс из семи групп с доминированием облигатных петрофитов (75 %), а именно – хасмогляреофитов. Эндемики неравномерно распределены по высотным растительным поясам. Наибольшее разнообразие флоры сосредоточено в среднем горном поясе 49,6 % и несколько меньше в верхнем – 38,5 %.

Полученные данные подтверждают мнение о том, что среднегорная скально-осыпная часть Дагестана является одним из крупных центров эндемизма на Кавказе с активным протеканием процессов видообразования в экстремальных экологических условиях и служит резерватом генофонда многих ценных и полезных растений. Исходя из этого и, принимая во внимание возрастающее воздействие человека на естественный растительный покров, эндемичным петрофитам Дахадаевского района Внутривгорного Дагестана следует уделять особое внимание, обеспечивая необходимые меры охраны.

Благодарности. Автор выражает признательность преподавателям кафедры ботаники биологического факультета Дагдосуниверситета А. И. Аджиевой, С. О. Омаровой и Е. В. Яровенко за предоставленные фотоматериалы, а также студентке Д. Б. Чапаровой за активное участие в сборе и обработке данных.

Список литературы

- Абдулаев К. А., Атаев З. В., Братков В. В. Современные ландшафты Горного Дагестана // Монография. – Махачкала: Изд-во ДГПУ, 2011. – 116 с.
- Агаханянц О. Е. Растительность скал и осыпей Западного Памира // Растительность и растениеводческое освоение Памира. – Душанбе: Дониш, 1967. – С. 99–133.
- Аджиева А. И. Кавказские эндемичные виды растений на территории Дагестана. – Махачкала: Изд-во ДГУ, 2008. – 96 с.
- Адзинба З. И. Некоторые особенности колхидского флористического эндемизма // Биологическое разнообразие Кавказа: Матер. III Междунар. конф. (Нальчик, 19-23 октября, 2004 г.) – Нальчик, 2004. – Т. 1. – С. 13–15.
- Акаев Б. А., Атаев З. В., Гаджиева З. Х. и др. Физическая география Дагестана: Учебное пособие для студентов. – М.: Школа, 1996. – 384 с.
- Арустамова Д. М. О понятии «нагорные ксерофиты» и объеме типа нагорноксерофитной растительности // Вестник Московского университета. География. – 1973. – Т. 3. – С. 57–62.
- Астамирова М. А.-М., Абдуразакова А. С., Магомадова Р. С., Умаева Р. С., Магомадова А. М., Дудагова Э. Ш., Хасуева Б. А. Формирование скально-осыпной флоры верхнеальпийского пояса Восточного

- Кавказа // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2011. – № 9. – Вып. 15. – С. 5–13.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель / [Ред. С. К. Черепанов]. – Ростов н/Д: Изд-во РГУ, 1980. – Т. 1. – 328 с. – Т. 2. – 352 с. – Т. 3. – 320 с.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма / 2-е изд. – Ялта: ГНБС, 1996. – 126 с.
- Гречушкина Н. А. Петрофильная растительность и ее классификация // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии, 2011. – Т. 20, № 1. – С. 14–31.
- Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. – Вып. 1. – Баку: Азербайджанский ФАН СССР, 1936. – 269 с.
- Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. – М: МОИП, 1948. – 264 с.
- Дидух Я. П. Растительный покров горного Крыма (Структура, динамика, эволюция и охрана). – Киев: Наук. думка, 1992. – 251 с.
- Долуханов А. Г. Растительный покров Кавказа // Природные условия и естественные ресурсы СССР. – М: Наука, 1966. – С.223–256.
- Долуханов А. Г. О некоторых особенностях скально-осыпной высокогорной растительности в верховьях Большой Лиахвы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – Т. LXXIV. – С. 86–93.
- Долуханов А. Г. Субальпийские ландшафты Кавказа, как убежище реликтовых элементов флоры // Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение (сб. тр.). – Т. 12. – Л.: Наука, 1974. – С. 27–34.
- Еленевский А. Г. О некоторых замечательных особенностях флоры Внутреннегорного Дагестана // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – М.: Изд-во МГУ, 1966. – Т. LXXI, Вып. 5. – С. 107–117.
- Иванов А. Л., Ковалева О. А. Комплексная характеристика эндемичных видов петрофильной флоры российского Кавказа // Наука. Инновации. Технологии (Биологические науки), 2014. – Т. 3. – С. 113–120.
- Камелин Р. В. География растений. – СПб: Изд-во ВВМ, 2018. – 306 с.
- Ковалева О. А. Эколого-эдафический анализ флоры петрофитов Российского Кавказа // Вестник Северо-Кавказского федерального университета. – 2013. – № 3 (36). – С. 23–127.
- Колаковский А. А. Анализ эндемизма флоры Кавказа // Сообщения АН ГССР, 1989. – Вып. 135, № 3. – С. 621–624.
- Конспект флоры Кавказа / [Ред. А. Л. Тахтаджян]. – СПб: Изд-во СПбГУ, 2003. – Т. 1. – 202 с., 2006. – Т. 2. – 466 с. – СПб–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – Т. 3 (1). – 469 с., 2012. – Т. 3 (2). – 624 с.
- Корженевский В. В., Квитницкая А. А. Фитоиндикация рельефообразования и опыт ее применения // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2010. – № 100. – С. 5–28.
- Красная книга Республики Дагестан. – Махачкала: Типография ИП Джамалудинов М. А., 2020. – 800 с.
- Лавришвили П. И. К флоре петрофитов западной части Скалистого хребта // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории (сб. науч. тр.). – Ставрополь, 1979. – Вып. 3. – С. 92–94.
- Лепехина А. А. Флора и растительность Дагестана. – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2002. – 352 с.
- Литвинская С. А. Флора Западного Предкавказья и северо-западной части Большого Кавказа и ее специфика // Ботанический вестник Северного Кавказа, 2015. – № 1. – С. 56–67.
- Литвинская С. А., Муртазалиев Р. А. Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, созология, экология. – Краснодар: КубГУ, 2009. – 439 с.
- Магомедова М. А., Чапарова Д. Б. Систематическое разнообразие локальной флоры каменистых субстратов Дахадаевского района Дагестана // Современные проблемы биологии и экологии: Матер. III Междунар. научно-практич. конф. (Махачкала, 4-5 марта 2021 г.). – Махачкала: АЛЕФ, 2021. – С. 134–137.
- Муртазалиев Р. А. Карта флористических районов Дагестана // Биологическое разнообразие Кавказа: Матер. VI междунар. конф. – Нальчик: КБГУ, 2004. – С. 187–189.
- Муртазалиев Р. А. Конспект флоры Дагестана / [Ред. Р. В. Камелин]. – Махачкала: Эпоха, 2009. – Т. I. – 320 с. – Т. II. – 248 с. – Т. III. – 304 с. – Т. IV. – 332 с.
- Муртазалиев Р. А. Систематический анализ флоры Дагестана // Изучение флоры Кавказа: тезисы докладов Междунар. науч. конф. (Пятигорск, 27 сентября, 2010 г.). – Пятигорск: РИА-КМВ, 2010. – С. 79–81.
- Муртазалиев Р. А. Анализ эндемиков флоры Восточного Кавказа и особенности их распространения // Вестник ДНЦ РАН. – 2012. – № 47. – С. 81–85.
- Муртазалиев Р. А. Анализ распределения видов флоры Дагестана // Ботанический журнал. – 2016а. – Т. 101. – № 9. – С. 1056–1074.
- Муртазалиев Р. А. Эндемики флоры Дагестана и их приуроченность к флористическим районам // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2016б. – № 2. – С. 33–42.
- Пяк А. П. Петрофиты Русского Алтая (состав, экология, география, особенности генезиса): автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Томск, 2003. – 40 с.
- Рыфф Л. Э. Флора и растительность каменистых обнажений Горного Крыма: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Ялта, 2004. – 20 с.
- Рыфф Л. Э. Основные проблемы классификации растительности небольших горных стран (на примере Горного Крыма) // Актуальные проблемы геоботаники: Сб. статей и лекций IV Всероссийской школы-конференции (Уфа, 1–7 октября 2012 г.). – Уфа: Издательский центр «МедиаПринт», 2012. – С. 294–300.

Сохадзе Е. В. Известняки и растительность (ботанико-географический анализ на примере Евразии). – Тбилиси: Мецниереба, 1982. – 162 с.

Тайсумов М. А., Магомадова Р. С., Абдуразакова А. С. Астамирова М. А.-М., Исрапилова С. А., Хасуева Б. А., Ханаева Х. Р. Анализ эндемизма флоры ксерофитов Российского Кавказа // Юг России: экология, развитие. – 2017. – Т. 12, № 1. – С. 199–205.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 248 с.

Теймуров А. А. Эколого-географическая и биологическая характеристика петрофитов Самурского хребта и Джужудага в связи с историей формирования флоры Южного Дагестана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Махачкала, 1998. – 26 с.

Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. Карта растительности Дагестанской АССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 95 с.

Шифферс Е. В. Природная кормовая растительность Дагестана. – Махачкала: Типография Дагестанского филиала АН СССР, 1960. – 324 с.

Шагапсов С. Х. Петрофиты западной части Центрального Кавказа (анализ, эколого-биологические особенности, научное обоснование охраны и использования): автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 1996. – 40 с.

Шагапсов С. Х. Анализ петрофитного флористического комплекса западной части Центрального Кавказа. – Нальчик: Эль-Фа, 2003. – 220 с.

Solomon J., Shulkina T., Schatz G. E. Regional overview // Red List of the Endemic Plants of the Caucasus: Armenia, Azerbaijan, Georgia, Iran, Russia, and Turkey // Botanical Garden Press. – Missouri, 2014. – Vol. 125. – P. 1–23.

Magomedova M. A. Endemic flora of rocky outcrops of the local territory of Intramountainous Dagestan // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 38–51.

The endemics of the petrophitic flora of the local territory of Intramountainous Dagestan were studied on the example of the Dahadayevsky district. These are plants of rocky substrates, committed to narrow ecological parameters of the habitat, which are unfavorable for life, but where the largest number of endemic species is concentrated – 160. In the systematic aspect, the leading family containing the largest number of endemics (21 species – 34.4 %) is the Asteraceae family. However, non-dominant families may also differ in increased endemism (Dipsacaceae – 10 %, Campanulaceae – 85.7 %, Valerianaceae – 55.5 %). The leading genera are Astragalus, Bellflower, Yaskolka (6 species each). In general, endemic species in the flora make up 33.5 %, of which 47.5 % have an area within the entire Caucasus; 24.2 % are distributed in the Eastern Caucasus and 5.6 % are local endemics, which indicates the autochthonous flora of petrophytes. Protected species also attach a zoological significance to the territory. There are only 17 of them (10.63 % of endemics and 3.5 % of all petrophytes) 16 species are listed in the regional Red Book. Another species is also registered in the federal Red Book. All of them are confined to maternal outcrops, in connection with which the degree of their vulnerability increases. The flora under study is dominated by obligate petrophytes (75 %), namely, hasmoglyareophytes, which are unevenly distributed over high-altitude plant belts. The greatest diversity of flora is concentrated in the middle mountain belt, which supports the belief that the mid-mountain part of Dagestan is one of the major centers of endemism in the Caucasus.

Key words: Intramountain Dagestan, flora, phytodiversity, petrophytes, endemics.

Поступила в редакцию 12.04.22

Принята к печати 29.08.22

УДК 582.573.16(470.311)

Зависимость таксономических параметров флоры от размера выборки для Иргизского физико-географического района

Иванова А. В., Аристова М. А., Костина Н. В.

Институт экологии Волжского бассейна РАН
Тольятти, Россия
nastia621@yandex.ru

Оценка полноты флористической выборки является важным вопросом при проведении сравнительно-флористических и биогеографических исследований. Полнота флористической выборки исследовалась нами путем соотнесения флористических параметров заведомо полных флор с выборками различного объема. Для максимального соблюдения однородности флористического материала выборки взяты с территории одного Иргизского физико-географического района, расположенного на юге Самарского Заволжья в бассейне верхнего течения реки Большой Иргиз. При увеличении числа видов в выборке формирование спектра семейств происходит следующим образом. Семейство Asteraceae выходит на первое место после 100 видов и не меняет своего расположения впоследствии. Fabaceae-тип флоры устанавливается, начиная с объема флористической выборки, равной 500 видам, и три лидирующих семейства располагаются на своих местах: Asteraceae, Poaceae, Fabaceae. Расстановка семейств второй тройки (Brassicaceae, Chenopodiaceae и Rosaceae) происходит при достижении 800 видов в флористической выборке. Диапазон содержания видов в первой десятке ведущих семейств меняется в зависимости от величины выборки: 62–71 % (400–600 видов), 61–67 % (600–800 видов), 62–64 % (800 видов и более). С увеличением числа видов в выборке сокращается хвостовая часть спектра, поскольку при выявлении флоры пополняется состав всех семейств. Спектр родов, в отличие от семейственного, формируется медленнее. Ведущими родами для флоры Самаро-Ульяновского Поволжья нами считаются: *Carex*, *Galium*, *Potentilla*, *Artemisia*, *Salix* и *Astragalus*. Выборки, содержащие 100–200 видов, уже содержат в головной части спектра 1–3 таких рода. В выборках, содержащих 400 видов, присутствуют все роды, обозначенные нами как ведущие. Далее они продолжают перемещаться в головную часть спектра. При увеличении числа видов до 800 и более в головной части спектра находится от 2 до 5 ведущих родов.

Ключевые слова: спектры семейств и родов флоры, таксономические параметры, флористическая выборка, тип флоры, Самарское Заволжье, Иргизский физико-географический район.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема полноты выявления флоры является одной из главных при накоплении данных по видовому составу локальных флор для сравнительно-флористических и биогеографических исследований. При этом для всех используемых флористических выборок необходимо соблюдение общего требования – максимальная полнота выявления. Обычно аргументом, подтверждающим данное положение, является время исследования. Исследования должны быть достаточно продолжительны, охватывать несколько лет и все сезоны вегетации. Немаловажным являются сведения о видовом богатстве региона, которые содержатся в литературе. Нами предлагается оценка полноты выборки путем соотнесения флористических параметров заведомо полных флор с выборками различного объема. Это дает возможность создания своеобразной шкалы, которая отражает зависимость значений флористических параметров, соответствующих полной флоре, от увеличения числа видов в выборке.

Сложность в разработке такого подхода заключается в том, что исследования для выработки признаков (параметров, критериев) необходимы в каждой географической местности (природной зоне). Для максимального соблюдения однородности флористического материала выборки различного видового объема взяты с территории одного Иргизского физико-географического района, расположенного на юге Самарского Заволжья.

Цель работы – выявить характер зависимости таксономических параметров флоры от размера выборки для Иргизского физико-географического района.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Природные условия. Изучаемая территория Иргизского физико-географического района (рис. 1) расположена в степной провинции Низменного и Сыртового Заволжья (Физико-географическое..., 1964) и Среднеевропейской флористической области (Толмачев, 1974). Согласно районированию Урало-Каспийского региона, изучаемая область принадлежит двум районам: Иргизско-Камеликскому и Бузулукско-Присамарскому (Чибилев, Дебело, 2007). Эти два района находятся в одной Восточно-Европейской равнинной стране, но в различных подобластях и провинциях: первый, отличаясь более выровненным рельефом, принадлежит Низменной Заволжской подобласти (Заволжская низменно-равнинная провинция); второй, включающий в себя западную часть Сыртовой равнины, расположен в Возвышенной Заволжской подобласти (Общесыртовско-Предуральская возвышенная провинция) (Чибилев, Дебело, 2007). Такое деление отражает неоднородность природных условий изучаемой территории, что определяет различия ее природных комплексов.

Иргизский физико-географический район расположен в южной части Самарской области в бассейне верхнего течения реки Большой Иргиз (№ 73 на рис. 1). На севере его граница проходит по долинам рек Каралык и Большой Иргиз, на востоке – по склонам Общего Сырта с Оренбургской областью и на юге – с Саратовской областью. Площадь Иргизского района составляет 4,8 тыс. кв. км или 8,9 % площади Самарской области (Физико-географическое..., 1964).

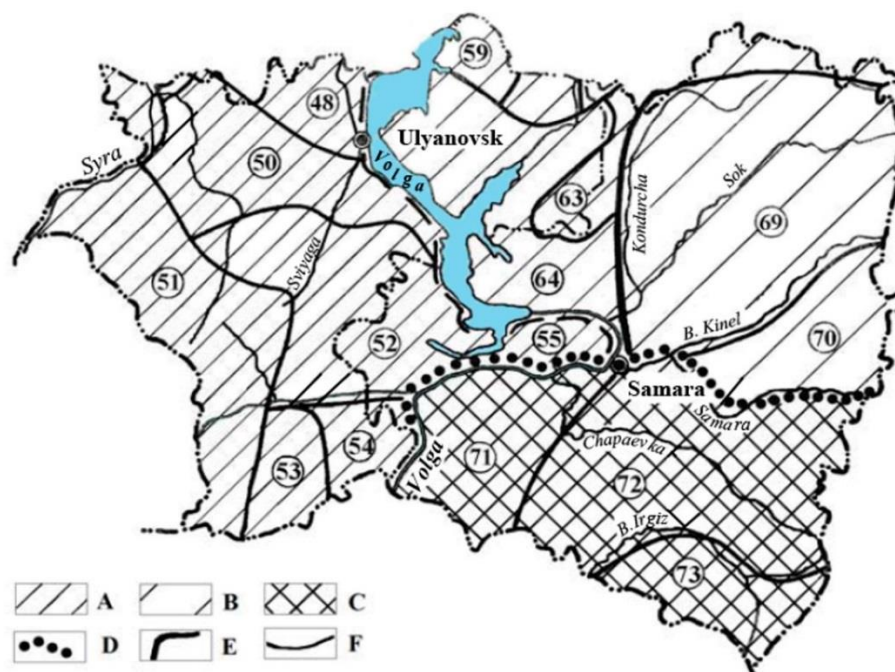


Рис. 1. Физико-географические районы Самаро-Ульяновского Поволжья
(Физико-географическое..., 1964)

А – лесостепная провинция Предволжья; В – лесостепная провинция Заволжья; С – степная провинция Заволжья; D – граница физико-географических зон; E – граница физико-географических провинций; F – граница физико-географических районов; физико-географические районы: 48 – Средне-Свияжский; 50 – Кореунско-Сенгилеевский; 51 – Инзенский; 52 – Свияго-Усинский; 54 – Южно-Сызранский; 55 – Жигулевский; 64 – Мелекесско-Ставропольский; 69 – Сокский; 70 – Самаро-Кинельский; 71 – Чагринский; 72 – Сыртовый; 73 – Иргизский (изучаемая территория).

Территория района занимает северную половину Иргизско-Камеликского междуречья, входящего в состав Заволжской Сыртовой равнины, на восточной окраине которой он расположен. Климат района более засушливый, чем во всех остальных районах области. Годовая сумма осадков 270–280 мм, большая часть которой выпадает в летнее время. Зима холодная и малоснежная. Главной рекой района является Большой Иргиз с притоками. Реки питаются родниками со склонов Общего Сырта. Летом большинство рек пересыхает. На реках создано ряд водохранилищ и оросительных систем. В районе преобладают темно-каштановые карбонатные почвы. Они занимают средние и низкие склоны сыртов и увалов. На поверхности Общего Сырта и верхних участках водораздельных сыртов находятся южные черноземы. В этой, самой южной части области, расположены самые существенные площади засоленных земель. Изучаемый район относится к подзоне типчаково-ковыльных степей. На водораздельных сыртах с черноземными почвами находятся разнотравно-злаково-ковыльные степи. На темно-каштановых почвах в верхней части широких пологих сыртовых склонов располагаются тырсово-ковыльковые степи. Нижние склоны сыртов, переходящие в речные долины, заняты тырсово-ковыльно-типчаковыми степями. В поймах рек присутствует луговая растительность. Лесистость района очень мала. Пойменные леса имеются лишь в долине Большого Иргиза вблизи села Пестровка и ниже по течению, растет дуб, вяз, осина, клен татарский, осокорь, ивы. Район отличается сильной распаханностью территории (более 80 %), что превышает аналогичные показатели по северным и западным районам Самарской области. Здесь же, на юге области, в районе долины реки Большой Иргиз, наблюдается наиболее сильная овражная эрозия сельскохозяйственных угодий (Атлас земель Самарской области, 2002).

Исходные данные по флоре Иргизского района имеются в виде списков встреченных видов, которые составлены для 35 географических пунктов (рис. 2). В каждом географическом пункте сбор данных производился маршрутным методом с длиной маршрута от 1 до 5–7 км для наиболее полного охвата имеющихся экотопов. Списки, составленные на местности, дополнялись впоследствии данными по собранному и определенному впоследствии гербарному материалу. Они могут различаться между собой по количеству

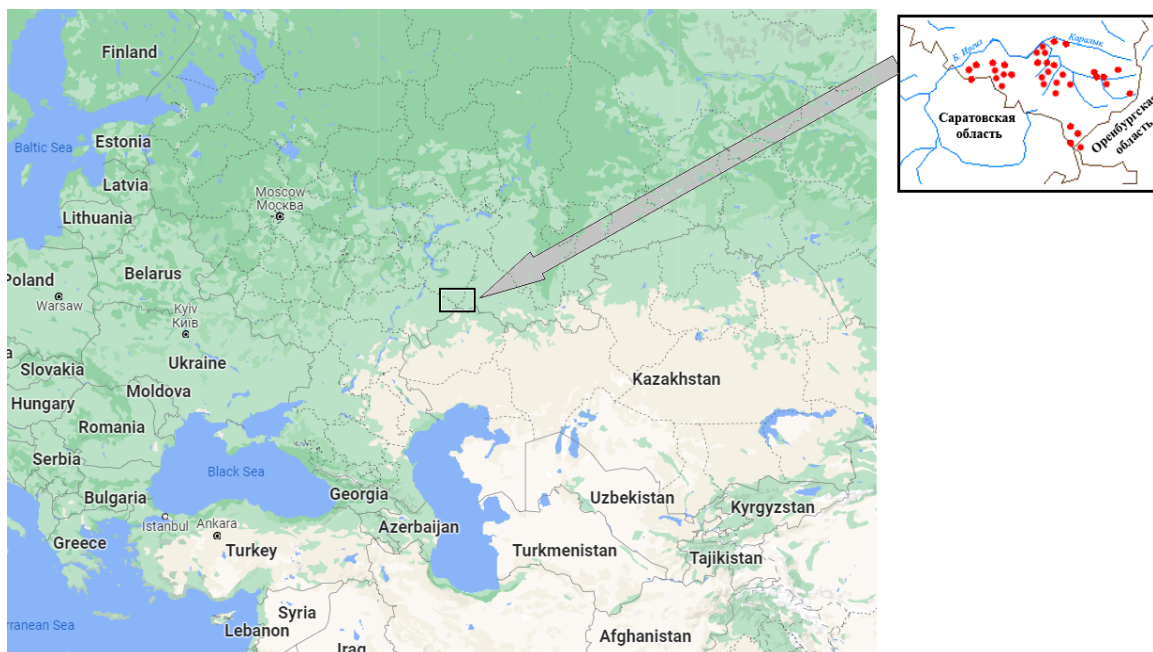


Рис. 2. Карта-схема пунктов проведенных исследований на территории Иргизского физико-географического района

видов (30–600), фитоценотической приуроченностью описания (различное количество парциальных флор, описанных полно или отчасти), а также по частоте наблюдения (одноразовые посещения, регулярные посещения в разные периоды вегетационного сезона). В перечень описаний были включены только фактически обнаруженные виды растений.

Сбор и накопление флористического материала выполнялось сотрудниками лаборатории фиторазнообразия ИЭВБ РАН в течение ряда лет: 2007, 2009, 2014–2017, 2021. Ряд участков обследовался летом в составе экспедиции-конференции в 2017 году (Сенатор и др., 2018). Нами обследована флора памятника природы Мулин дол, использованы также и опубликованные данные по этой территории (Кузовенко и др., 2012). Расположенное на юге Иргизского района урочище «Грызлы» изучалось самарскими ботаниками во главе с Т. И. Плаксиной (Кузовенко, Плаксина, 2009, 2010). В качестве одного из рассматриваемых списков использована флора Таловского участка Оренбургского заповедника (Шаронова, Плаксина, 2006), который находится в непосредственной территориальной близости от урочища «Грызлы» и представляет единый с ним природный комплекс. Кроме того, использованы данные по видовому составу сосудистых растений Большеглушицкого, Поляковского и Таловского водохранилищ (Соловьева, 2007), которые расположены в пределах изучаемой территории.

Методы обработки. С помощью функциональных возможностей базы данных FD SUR (Аристова и др., 2018) на основе имеющихся 35 списков флоры получено 356 их комбинаций, а также построены все семейственные и родовые спектры соответствующих флористических выборок различного объема.

Используемая терминология. В данной работе кроме понятия «место в спектре» использовано понятие «позиция семейства (или рода) в спектре». Таксономические спектры представляют собой перечень соответствующих таксонов с соответствующим каждому таксону числом видов. При этом обычно в рассматриваемом списке таксоны располагаются в порядке уменьшения числа видов. Не у всех таксонов, составляющих список, число видов различается. Таксоны, имеющие в своем составе сходное число видов, мы считаем соответствующим одной позиции. Например, семейства, содержащие в данной флористической выборке один вид, занимают одну позицию. Поэтому общее число таксонов (семейств или родов) в спектре не равно числу позиций. Но при увеличении числа видов увеличивается и число таксонов, и число позиций.

При анализе хвостовой части спектра семейств нами использовано понятие «одновидовые семейства». В их перечень для флоры исследуемой территории вошли следующие: Nyctaginaceae, Ephedraceae, Celastraceae, Salviniaceae, Viburnaceae, Fagaceae, Resedaceae, Nitrariaceae, Tamaricaceae. Безусловно, часть из них (например, Celastraceae, Fagaceae, Tamaricaceae) могут иметь представителей в других флорах. Но в рамках флоры Иргизского физико-географического района у нас есть все основания считать их одновидовыми.

При анализе флоры в литературе принято оперировать понятием «ведущие» семейства (Толмачев, 1974; Шмидт, 1980; Сергиенко, 2014 и др.). В их перечне рассматриваются семейства, составляющие головную часть спектра, т.е. самые многочисленные по видовому составу. Их количество строго не определено, обычно различными авторами анализируется состав 10–20 ведущих семейств. Нами параллельно с ними используется еще одно понятие: «лидирующие семейства», которые входят в состав ведущих и представляют собой самые многочисленные во флоре лесостепной и степной зон в пределах Среднего Поволжья. В состав лидирующих семейств входят Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Rosaceae и Brassicaceae. Их порядок в спектре семейств следующий: два первых места занимают Asteraceae и Poaceae, а три оставшихся в различных флорах Среднего Поволжья могут занимать 3–5 места, определяя тем самым тип флоры (Хохряков, 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Процесс формирования флористической выборки может дать своеобразную информацию о флоре, которая может отличаться от флоры географически удаленных территорий. Изучение особенностей такого рода для флоры лесостепного Самарского Заволжья (Сокский физико-географический район № 69 на рис. 1) дали возможность нам сформировать шкалу таксономических параметров для лесостепной части данной территории (Иванова и др., 2020).

Формирование спектра семейств. У районов лесостепной (Сокский) и степной (Иргизский) зон ввиду незначительной географической удаленности местности часть признаков являются общими. Семейство Asteraceae, как и в случае изученной выборки по лесостепной зоне, выходит на первое место после 100 видов и не меняет своего расположения впоследствии (рис. 3). Ввиду своей многочисленности во флоре изучаемой местности представители семейства Asteraceae при составлении списка на местности выявляются достаточно быстро и отрыв по численности от других семейств весьма значителен. Расстановка же других лидирующих семейств происходит гораздо позже.

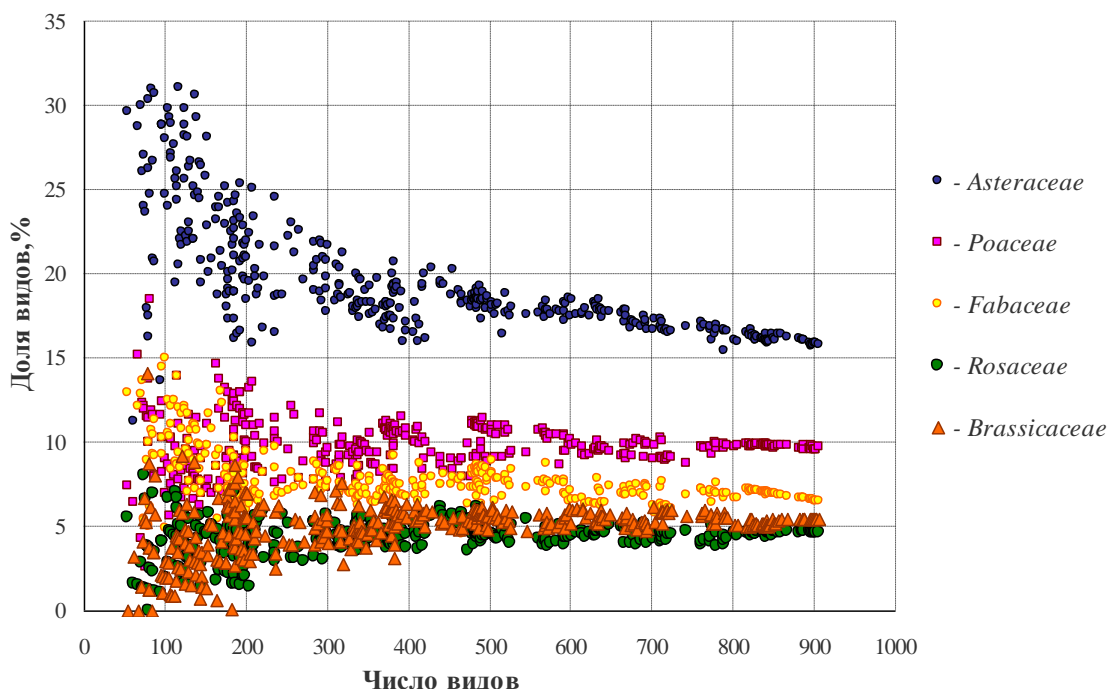


Рис. 3. Зависимость содержания видов в лидирующих семействах флоры от количества видов во флористической выборке

На изучаемой территории Иргизского физико-географического района однозначно устанавливается Fabaceae-тип флоры. Причем устанавливается он заметно раньше, чем у изученной нами флоры лесостепной зоны. Начиная с 300 видов (рис. 3), доля семейства Rosaceae становится заметно ниже, чем Fabaceae, то есть с этой отметки вклад этих двух семейств значительно различается. Однако семейства Fabaceae и Poaceae разделяются по долям несколько позже – только после 500 видов в выборке. Еще одним лидирующим семейством является Brassicaceae, причем оно выходит во флоре Иргизского района на четвертое место. В этом заключается существенное отличие исследуемой флоры от лесостепных флор Самаро-Ульяновского Поволжья, в том числе и Сокской. У Сокской флоры семейство Brassicaceae находится на пятом месте в спектре.

Расстановку семейств 3–5 позиций легче проиллюстрировать, используя рисунки 3 и 4 совместно. На рисунке 4 показаны изменения позиций семейств в спектре. Общее число позиций в спектре увеличивается при увеличении выборки, при этом каждое из них

постепенно занимает свою позицию соответственно вкладу во флору. Показаны три семейства, их общая расстановка заканчивается к 800 видам в выборке. При этом семейство Fabaceae занимает свое положение уже к 400 видам и не меняет его впоследствии. Однако, учитывая рисунок 3, правильнее будет отметить, что тип флоры определяется к 500 видам в выборке.

Семейства Brassicaceae и Rosaceae достаточно долго находятся на более низких позициях в спектре, так как количество их видов еще недостаточно для полного представления флоры. Наконец, при общей численности видов 800 и более, Brassicaceae оказывается на 4-й позиции. Rosaceae еще присутствует на 5-й, но при дальнейшем пополнении списка оно перемещается на 6-ю позицию. На пятой позиции оказывается семейство Chenopodiaceae, которое в рассматриваемой флоре степной зоны имеет более существенную долю, чем в лесостепной зоне. Его в спектрах степных флор можно рассматривать в составе лидирующих.

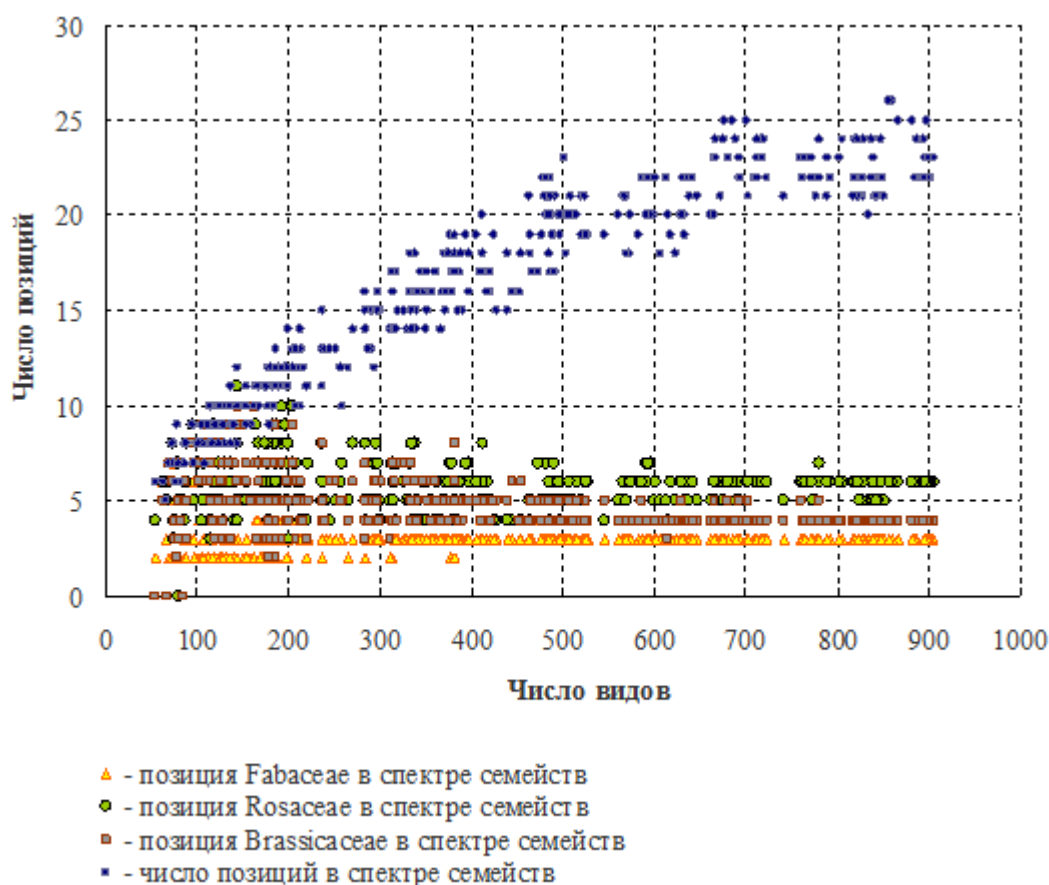


Рис. 4. Зависимость расположения в спектре некоторых семейств (Rosaceae, Fabaceae и Brassicaceae) и числа порядков в спектре семейств от количества видов во флористической выборке

Таким образом, в отношении семейства Brassicaceae просматривается аналогия с формированием флористической выборки флоры лесостепной зоны, где данное семейство занимало свою позицию позже остальных лидирующих. К сожалению, мы не располагаем данными о выборках с данной территории, содержащих более 900 видов, но есть основания полагать, что существенных изменений в плане расстановки лидирующих семейств в них не происходит.

Процент содержания видов в первой десятке ведущих семейств. Еще одним признаком, характеризующим флору географически, является процент содержания видов в первой десятке ведущих семейств (Голмачев, 1974, Камелин, 2018). Десятка ведущих

семейств часто содержит в своем составе более половины видов, поэтому считается, что признаки, связанные с ними, могут характеризовать всю флору. Отмечается также, что односторонний сдвиг этого показателя «мы наблюдаем и тогда, когда флора неполно выявлена или при переходе на уровень локальных флор» (Камелин, 2018, с. 161). Как именно это происходит на примере флоры Иргизского района, можно видеть на рисунке 5. С увеличением числа видов в выборке уменьшается диапазон варьирования обсуждаемого признака сначала до диапазона 62–71 % (400–600 видов), далее 61–67 % (600–800 видов), и затем до 62–64 % (800 видов и более). Заметим, что этот показатель несколько больше полученного ранее нами для лесостепной флоры Сокского района (Иванова и др., 2020).

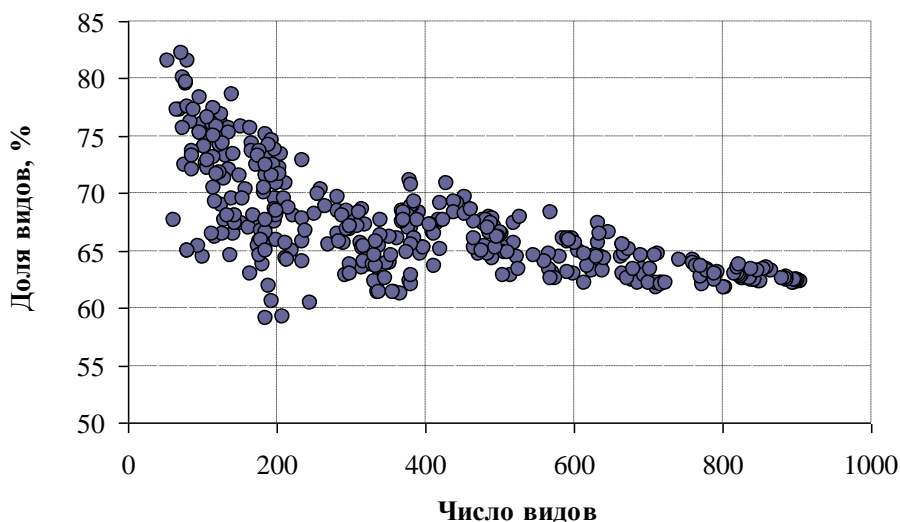


Рис. 5. Зависимость количества видов в десяти ведущих семействах от числа видов во флористической выборке

Хвостовая часть спектра. Несмотря на то, что основную часть информации о флоре содержит головная часть спектра, ряд авторов отмечают необходимость обращать внимание и на хвостовую. При этом основным параметром хвостовой части является количество семейств, содержащих один вид. Отмечается зависимость данного показателя от числа видов в выборке (Казакова, 2004; Морозова, 2008). Следовательно, этот показатель может быть принят как оценивающий полноту выборки.

Зависимость количества семейств, содержащих только один вид, от числа видов во флористической выборке для исследуемой территории показана на рисунке 6. С увеличением числа видов количество таких семейств снижается, так как дополняющие список виды дополняют состав различных семейств, в том числе и содержащих первоначально один вид.

Процесс «насыщения» семейств видами в идеальной ситуации должен закончиться в момент полного выявления флоры. В этот момент в числе одновидовых семейств должны остаться только те, которые во флоре исследуемой местности действительно имеют один вид. Имея дело с локальной флорой, мы должны помнить, что ее состав не предполагает абсолютно полного выявления. Однако флора физико-географического района имеет статус, более приближенный к региональному. И на примере флоры Сокского района можно видеть, что этот показатель действительно приближается к ситуации полного выявления. При 1179 видах 80 % семейств в спектре действительно одновидовые, остальные же могут иметь еще представителей на изучаемой территории (Иванова и др., 2020).

Изменение доли одновидовых семейств в хвостовой части спектра для Иргизского физико-географического района иллюстрирует рисунок 7. С увеличением числа видов в

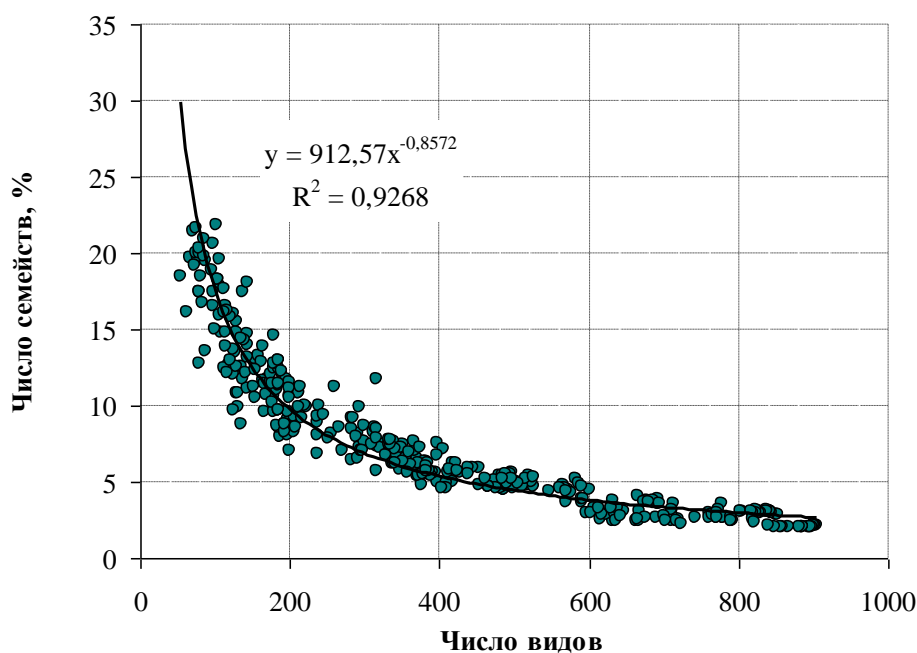


Рис. 6. Зависимость количества семейств, содержащих один вид, от числа видов во флористической выборке

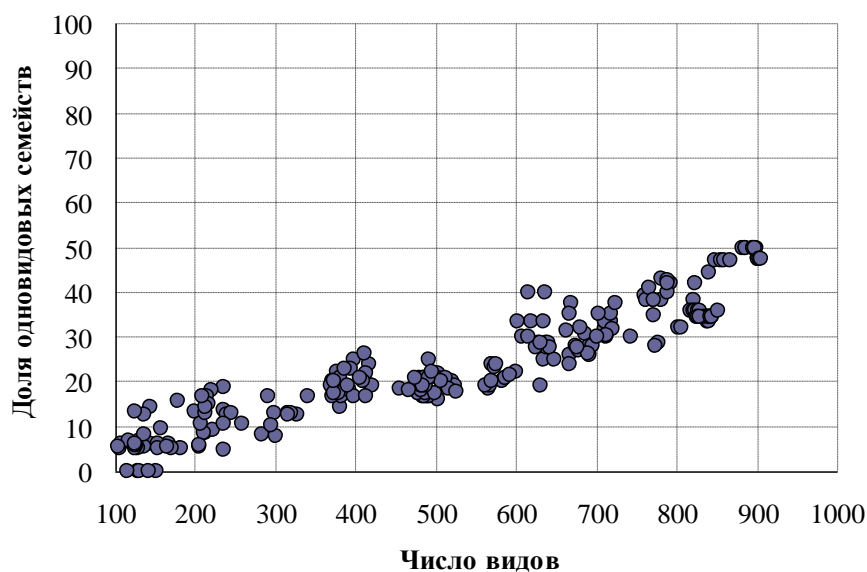


Рис. 7. Количество одновидовых семейств (для изучаемой территории) в общем количестве семейств, содержащих один вид

выборке хвостовая часть спектра сокращается. Можно видеть, что число действительно одновидовых семейств приближается к 50 %; примерно то же мы видели и для района лесостепной зоны. Однако с высокой долей вероятности можно предполагать, что видовой состав Иргизского района при 900 видах выявлен не полностью и в будущем необходимо пополнение списка.

Формирование спектра родов. Спектр родов, в отличие от семейственного, формируется медленнее. Ранее нами были определены рода, которые можно назвать ведущими, то есть те, которые должны находиться в головной части спектра у флоры,

описанной наиболее полно. Таковыми для Самаро-Ульяновского Поволжья являются *Carex*, *Galium*, *Potentilla*, *Artemisia*, *Salix* и *Astragalus* (Иванова и др., 2019). Ввиду своей многочисленности по сравнению с представителями других родов, они появляются в спектре, начиная с самых маловидовых выборок. Выборки, содержащие 100–200 видов, уже содержат в головной части спектра 1–3 таких рода (рис. 8). Каких именно – зависит от характера экотопов, которые представлены списком видов, составляющих выборку. Если преобладает охват разнообразия степных сообществ, в головную часть спектра поднимаются рода *Artemisia* и *Astragalus*. Разнообразие более мезофитных условий, сохраняющих влагу оврагов с текущими или пересыхающими водотоками, обеспечивает наличие разнообразия представителей *Galium* и *Potentilla*. Наличие различного типа водоемов определяет присутствие видов *Carex* и *Salix*. Так как количество осадков в Иргизском районе значительно ниже, чем в районах лесостепной зоны, здесь гораздо больше пересыхающих водотоков.

В выборках, содержащих 400 видов, присутствуют все рода, обозначенные нами как ведущие (рис. 8). Далее они продолжают перемещаться в головную часть спектра. У выборок с 400 до 600 видов таких родов оказывается от 0 до 4-х, то есть продолжается активное формирование головной части спектра. Более полные выборки (600–800 видов) уже содержат в головной части спектра в основном от 2 до 5-ти ведущих родов. Таким образом, полностью сформированная головная часть спектра родов должна присутствовать у выборок, содержащих более 900 видов.

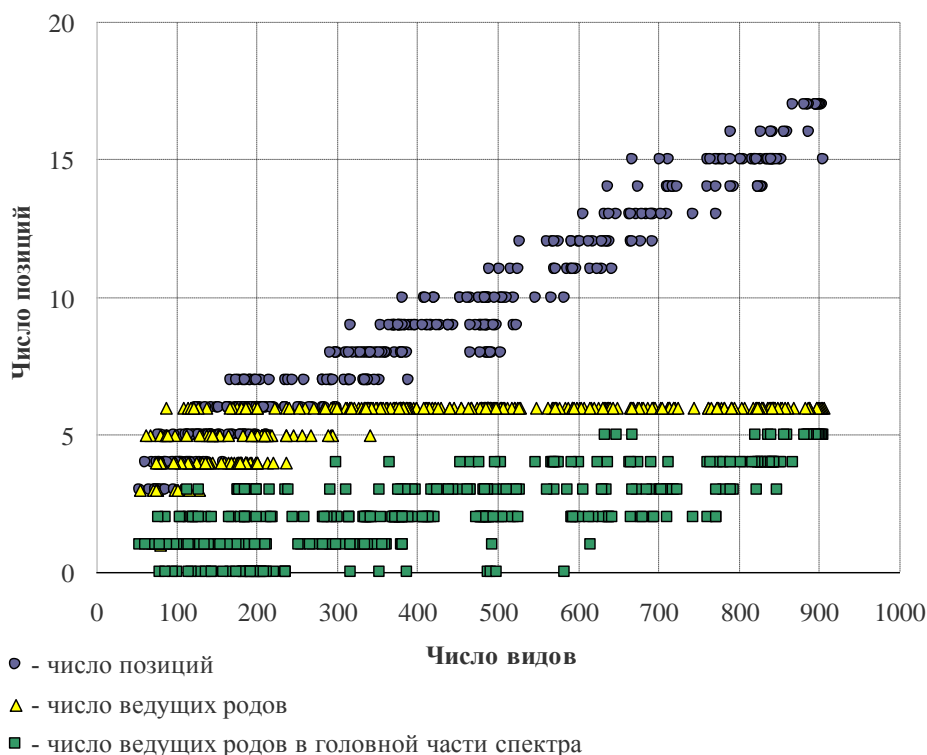


Рис. 8. Зависимость числа позиций, числа ведущих родов в спектре и числа ведущих родов в головной части спектра от количества видов во флористической выборке

О порядке лидирующих родов в спектре можно сказать следующее. На первом месте сформированного спектра родов следует ожидать род *Carex*, так как обилие представителей рода *Carex* – «общая черта евросибирских (в том числе и североазиатских) флор» (Жамалин, 2018). В связи с более засушливыми природными условиями немного снижается встречаемость представителей рода *Salix* и особенно рода *Carex*. Подавляющее число видов этого рода предпочитают «биотопы с повышенной или избыточной влажностью почвы»

(Егорова, 1999), что объясняет некоторое снижение их численности на изучаемой территории. Однако изменения положения этого рода в спектре произойти не должно. Только южнее данных территорий его роль снижается: во флорах Европейской части, Кавказа и Средней Азии он занимает соответственно 2-е, 3-е и 8-е место (Мальшев, 1972).

На основе данных о составе различного ранга флор (региональный, локальный), принадлежащих Саратовской области, расположенной южнее исследуемого нами района, отметим, что род *Carex* все же не теряет своего лидерства в пределах данной территории. Осоки находятся на первом месте в родовом спектре флоры всей Саратовской области (Еленевский и др., 2008). Анализируя флоры более локальных участков, расположенных на территории Саратовского Заволжья, видим ту же картину. Род *Carex* преобладает по численности во флоре памятника природы Дьяковский лес (579 видов), если представлять его объединенным списком (Васюков и др., 2018; Горин, 1984), а также во флоре государственного природного заказника «Саратовский» (523 вида) (Серова и др., 2018). Все это дает основания полагать, что во флоре Иргизского района род *Carex* должен также преобладать по численности. В списке, содержащем 900 видов, мы этого не наблюдаем. Вероятно, выход этого рода на первое место должен произойти при дальнейшем пополнении списка.

Таким образом, для оценки полноты флористической выборки можно использовать комплекс признаков. На примере степной зоны Самарского Заволжья (Иргизский физико-географический район) по параметрам таксономических спектров обозначим основные уровни флористической выборки в зависимости от числа видов (рис. 9). Некоторые значения уровней совпадают с таковыми для лесостепной зоны (выход на первое место семейства *Asteraceae* при 100 видах). Остальные признаки имеют отличия, что говорит о разном составе флор исследованных районов по таксономическим спектрам.

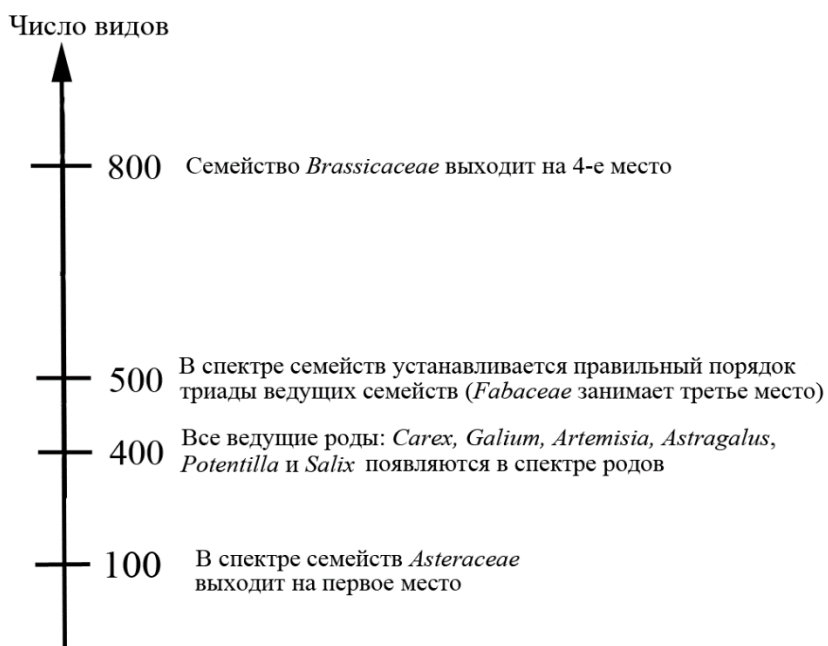


Рис. 9. Шкала таксономических признаков для Иргизского физико-географического района

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами проанализирована зависимость таксономических параметров флоры от размера выборки для Иргизского физико-географического района в пределах Самарской области. Получена шкала, которая отражает следующие позиции:

1. Семейство Asteraceae занимает первое место в семейственном спектре, когда во флористической выборке имеется 100 и более видов.
2. Fabaceae-тип флоры устанавливается при выборке не менее 500 видов.
3. Расстановка семейств второй тройки в семейственном спектре происходит при достижении 800 видов.
4. Процент содержания видов в первой десятке семейств для выборки более 800 видов составляет 62–64 %.
5. Выборки, содержащие 800 видов и более, характеризуются родовым спектром, где в головной части располагаются от 2 до 5 ведущих родов Самаро-Ульяновского Поволжья (*Carex*, *Galium*, *Potentilla*, *Artemisia*, *Salix*, *Astragalus*).

Исследование проведено в рамках государственного задания по теме с регистрационным номером 1021060107217-0-1.6.19.

Список литературы

- Аристова М. А., Розенберг Г. С., Кудинова Г. Э., Розенберг А. Г., Иванова А. В., Васюков В. М., Костина Н. В., Саксонов С. В. База данных «Флористические описания локальных участков Самарской и Ульяновской областей» (FD SUR). Свидетельство о регистрации базы данных RUS 2018621983 12.11.2018.
- Атлас земель Самарской области. – М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 2002. – 100 с.
- Васюков В. М., Сенатор С. А., Саксонов С. В., Зибзеев Е. Г., Королюк А. Ю. Материалы к флоре памятника природы «Дьяковский лес» (Саратовская область) // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2018. – Т. 16, Вып. 3. – С. 3–18.
- Горин В. И. Экологическая характеристика растительности приерусланских песков и перспективы ее оптимизации: дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.16 Экология. – Саратов: Саратовский государственный университет, 1984. – 294 с.
- Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / [Ред. А. Л. Тахтаджян]. – СПб: Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия; Сент-Луис: Миссурийский ботанический сад, 1999. – 772 с.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. – Саратов: Наука, 2008. – 232 с.
- Иванова А. В., Костина Н. В., Аристова М. А. Зависимость таксономических параметров флор от размеров выборки // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. – 2020. – Т. 20, № 4. – С. 404–416.
- Иванова А. В., Костина Н. В., Аристова М. А. Родовой спектр в анализе флоры Самаро-Ульяновского Поволжья // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. – 2019. – Т. 19, Вып. 2. – С. 196–206.
- Казакова М. В. Флора Рязанской области. – Рязань: Русское слово, 2004. – 387 с.
- Камелин Р. В. География растений. Учебное пособие. – СПб: ВВМ, 2018. – 306 с.
- Кузовенко О. А., Корчиков Е. С., Попова Д. С. Раритетные виды растений, лишайников и чешуекрылых памятника природы «Урочище Мулин дол» (Большечерниговский район Самарской области) // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1(8). – С. 2151–2154.
- Кузовенко О. А., Плаксина Т. И. «Урочище Грызлы» – уникальный степной памятник природы самарской области // Вестник Самарского государственного университета. Естественная серия. – 2009. – № 8 (74). – С. 200–207.
- Кузовенко О. А., Плаксина Т. И. «Урочище Грызлы» – уникальный степной памятник природы Самарской области // Вестник Самарского Государственного университета. – 2010. – № 2 (76). – С. 178–202.
- Мальшев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. – Л.: Наука, 1972. – С. 17–40.
- Морозова О. В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации / [Ред. А. А. Тишков]. – М.: Наука, 2008. – 328 с.
- Сенатор С. А., Саксонов С. В., Васюков В. М., Иванова А. В., Калмыкова О. Г., Кин Н. О., Князев М. С., Письмаркина Е. В. XVI экспедиция-конференция лаборатории проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2018. – Т. 27, № 3. – С. 67–97.
- Сергиенко В. Г. Состав и структура локальных флор в восточной части Вологодской области // Ботанический журнал. – 2014. – Т. 99, № 4. – С. 418–442.
- Серова Л. А., Давиденко О. Н., Беляченко А. А. Растения государственного природного заказника «Саратовский»: конспект флоры. – Саратов: Амирит, 2018. – 148 с.

Соловьева В. В. Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов Среднего Поволжья: дис. ... доктора биол. наук: спец. 03.00.16 Экология. – Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, 2007. – 494 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. – Л.: ЛГУ, 1974. – 244 с.

Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / [Ред. А. В. Ступишин]. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1964. – 173 с.

Хохряков А. П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Ботанический журнал. – 2000. – № 5. – С. 1–11.

Чибилев А. А., Дебело П. В. Ландшафты Урало-Каспийского региона. – Оренбург: Печатный дом «Димур», 2006. – 264 с.

Шаронова И. В., Плаксина Т. И. Флора участка «Таловская степь» государственного заповедника «Оренбургский» // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2006. – № 1. – С. 30–46.

Шмидт В. М. Статистические методы сравнительной флористики. – Л.: С.-Петербургский университет, 1980. – 176 с.

Ivanova A. V., Aristova M. A. Kostina N. V. Dependence of taxonomic parameters of flora on sample size for the Irgiz physical-geographic region // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 52–63.

Assessment of the completeness of the floristic sample is important for comparative floristic and biogeographic studies. The authors correlated the floristic parameters of known complete floras with samples of various sizes. To maximize the homogeneity of the floristic material, the samples were taken from the territory of one Irgiz physical-geographic region located in the south of the Samara Trans-Volga region in the basin of the upper reaches of the Bolshoy Irgiz River. The spectrum of families is formed regarding the increase in the number of species in the sample. *Asteraceae* family takes a leading position after registered 100 species in a sample and does not change its position afterwards. It was calculated that the *Fabaceae* type of flora starts from the volume of the floristic sample equal to 500 species and, consequently, the three leading families take their positions: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*. In the second triad of leading families (*Brassicaceae*, *Chenopodiaceae* and *Rosaceae*) the number of species reaches 800 items in the floristic sample. The percentage of species content in the top ten leading families varies depending on the sample size: 62–71 % (400–600 species), 61–67 % (600–800 species), 62–64 % (800 species and more). The tail part of the spectrum decreases alongside the increase in the number of species in the sample, as the composition of all families is replenished when flora is identified. In contrast to the spectrum of the family, the spectrum of genera is formed more slowly. The researchers consider *Carex*, *Galium*, *Potentilla*, *Artemisia*, *Salix* and *Astragalus* the leading genera for the flora of the Samara-Ulyanovsk Volga region. Samples consisting of 100–200 species contain from one to three of above mentioned genera in the top of the spectrum. The samples with 400 species contain all the genera that are identified as leading ones. Then they continue to move to the top of the spectrum. When the number of species grows to 800 or more per sample, from two to five leading genera are located in the top of the spectrum.

Key words: family and generic spectra of flora, taxonomic parameters, floristic sample, flora type, Samara Zavolzhye, Irgizsky physical-geographical regions.

Поступила в редакцию 24.02.22

Принята к печати 08.04.22

УДК 582.374.2

Structure and physiological state of field horsetail tissues

Sytnikov D. M., Kucherik G. V.

*Sevastopol state university
Sevastopol, Russia
sytnikov@list.ru*

The research studied the ultrastructure and physiological state of the main parenchyma of the rhizome, as well as the chlorenchyma of the vegetative shoots of the field horsetail (*Equisetum arvense* L.). JSM-6060 LA scanning microscope and JEM-1230 transmission electron microscope (JEOL, Japan) were used for the anatomical and ultrastructural analysis of horsetail tissues. The content of soluble and easily-hydrolyzing carbohydrates was found by calculating the mass fraction of sugars and starch (percentage) to air-dry mass. The content of photosynthetic pigments was identified by extraction of chlorophyll with 96 % ethanol followed by calculation of optical density of the extracts and computing pigment concentration of crude mass (mg/g). Lipid droplets, mitochondria and amyloplasts filled with starch grains were found in the cells of the main parenchyma of the rhizome, which contains maximum amount of starch. Moreover, the study registered groups of functionally active chloroplasts in the cells of chlorenchyme, which contained a high amount of photosynthetic pigments and sugars. The presented data on the structure and physiological indicators of the state of tissues complement the concept of adaptive capabilities of the field horsetail.

Key words: field horsetail, ultrastructure, tissue physiological state.

INTRODUCTION

Field horsetail (*Equisetum arvense* L.) is a perennial herbaceous plant. Generative (spore-bearing) shoots appear in early spring, at the tops they bear ovoid-cylindrical strobili with sporangia, in which spores are formed. After sporulation, generative shoots mostly die off. Instead, vegetative (assimilating) shoots develop, which reach 15–50 cm in height and consist of 14–15 internodes.

Field horsetail shoots have a pronounced metamerism, the assimilation function here is performed by green stems and branches. The rhizome of the field horsetail of two types – horizontal and vertical, bears leaf sheaths and forms tubers, which serve as a place for deposition of reserve substances, as well as organs of vegetative reproduction (Flora, 1936; Kucheryava et al., 1997; Sytnikov et al., 2014).

Horsetails are characterized by significant morphological and ecological plasticity, in connection with which they are of interest in studying the features of the distribution of pioneer vegetation. They are also indicator plants that characterize environmental conditions, such as the presence of acidic soils.

Field horsetail has a high biological efficiency in the distribution of photosynthesis products, has the ability to accumulate reserve substances both in the aerial part of the plant, and in the rhizome and tubers (Marshall, 1986).

Representatives of the genus are characterized by variability of chemical composition during the year (Plant, 1978; Botirov et al., 2021), thus, changes in the content of sugars, starch, and photosynthetic pigments can serve as indicators of the physiological state of tissues and the adaptive capabilities of horsetail. Previously, we established the leading role of chlorenchyma of the lower branches of vegetative shoots of horsetail in the accumulation of the maximum amount of chlorophyll (Sytnikov et al., 2014).

The purpose of current work is to study the features of the ultrastructure of the assimilating and storage tissues of horsetail, as well as the content of physiologically significant substances in them.

MATERIALS AND METHODS

In current work, generative (spore-bearing) and vegetative (assimilating) shoots of field horsetail (*Equisetum arvense*) growing in natural conditions were used. Phenological observations of plants were carried out according to the generally accepted method (Baydeman, 1974) in the period from March to August.

The structural features of tissues were studied using a JSM-6060 LA scanning microscope (JEOL, Japan). Samples frozen at liquid nitrogen temperature were dried at $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ in vacuum, then covered with a layer of gold in an ION Sputer JFC-1100 ion sputter (JEOL, Japan).

To study the ultrastructure of horsetail, tissue fragments 1×2 mm in size were taken, which were fixed with a 3 % solution of glutaraldehyde (Serva, USA) in phosphate buffer (pH 7.2) for 2 h. The final fixation was carried out with a 1 % osmium tetroxide solution at room temperature for 3 h. The samples were dehydrated with increasing concentrations of ethanol according to the standard procedure (Furst, 1979) and embedded with a mixture (epon and araldite) of epoxy resins (Serva, USA). Ultrathin sections were obtained on an LKB-3 ultramicrotome (LKB, Sweden) and counterstained with lead citrate according to Reynolds (Gayer, 1974) for 7 min. Tissue sections were examined using a JEM-1230 transmission electron microscope (JEOL, Japan).

The content of soluble and easily hydrolysable carbohydrates was determined according to the described procedure (Methods, 1989). Samples were fixed for 20 min at $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ and dried at $60\text{--}65\text{ }^{\circ}\text{C}$ for 4 h. Determination of the content of photosynthetic pigments was carried out by preliminary extraction of chlorophyll with 96 % ethanol, followed by determination of the optical density of the obtained extracts on a spectrophotometer PE 5400UF (Russia) at 665 and 649 nm. After determining the concentration of chlorophylls *a* and *b* in the extract (Shlyk, 1975), their content in the studied plant material was calculated using the formula of Wintermans and De Mots, taking into account the extract volume and sample weight (Musienko et al., 2001).

Statistical processing of the obtained data was carried out according to Dospekhov (1985). The figures and text show %, arithmetic mean, standard errors and least significant difference (LSD) were determined. The significance of the difference in values was assessed using a 5 % significance level ($P\leq 0.05$). The sizes of organelles and cells were calculated from electron micrographs using the UTHSCSA Image Tool 3.0 program.

RESULTS AND DISCUSSION

The surface of the rhizome internodes of the field horsetail is more even in comparison with the surface of the above-ground internodes of its vegetative shoots, and its ridges are weakly expressed. It is known (Plant, 1978) that rhizomes do not have stomata, chlorenchyma, and strands of mechanical tissue of the same type as in above-ground vegetative shoots. Under the epidermis of the rhizome internode lie several layers of more or less thick-walled, not lignified, but impregnated with fat-like substances and silica parenchymal cells, under which, in turn, lie thin-walled cells of the main parenchyma containing starch grains.

Microphotographs of rhizome tissues obtained using a scanning electron microscope clearly showed spherical starch grains. The study of the tissue ultrastructure of field horsetail (fig. 1), obtained using a transmission electron microscope, showed that in the phase of young assimilating shoots (15 cm), the cells of the *main parenchyma* of the rhizome contained numerous amyloplasts filled with starch grains, lipid drops, and mitochondria with a well-developed cristae system. (see fig. 1a).

The preliminary study of soluble and easily hydrolyzed carbohydrates in the generative period showed that the maximum amount of sugars (15.9 %) and starch (12.9 %) was contained in the field horsetail rhizome during the meristematic shoot phase. In the vegetative period of development of field horsetail (fig. 2), the content of sugars in the rhizome significantly decreased to 7.4 % of the air-dry mass with the development of assimilating shoots. However, the content of starch in the rhizome increased noticeably up to 14.0 % compared to the generative period.

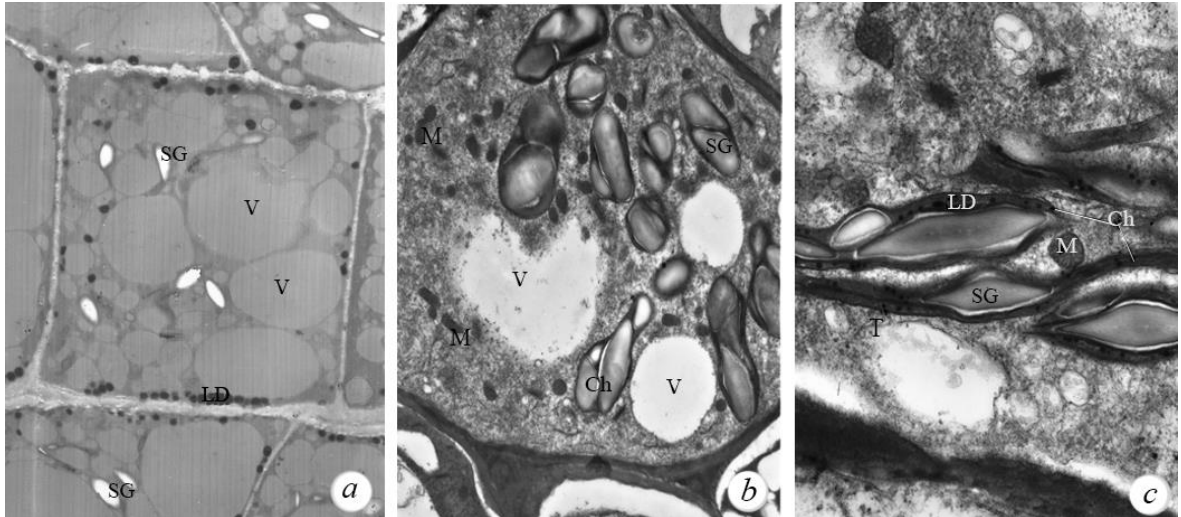


Fig. 1. Cell ultrastructure of storage and assimilating tissues of field horsetail (*Equisetum arvense*) *a* – main rhizome parenchyma (750× magnification); *b* (3000× magnification) and *c* (8000× magnification) – internode chlorenchyma. Figure captions: SG – starch grains; LD – lipid drops; V – vacuoles; Ch – chloroplasts; T – tillakoids; M – mitochondria.

A decrease in the amount of starch in the rhizome of field horsetail in the generative period of development is associated with the development of spore-bearing shoots, and an increase in the content of starch in the rhizome in the vegetative period was associated with the transition of plants to active photosynthesis and storage of its products in underground organs. The obtained microphotographs (see fig. 1*a*) illustrate the data on the high content of starch in the field horsetail rhizome at current stage of development.

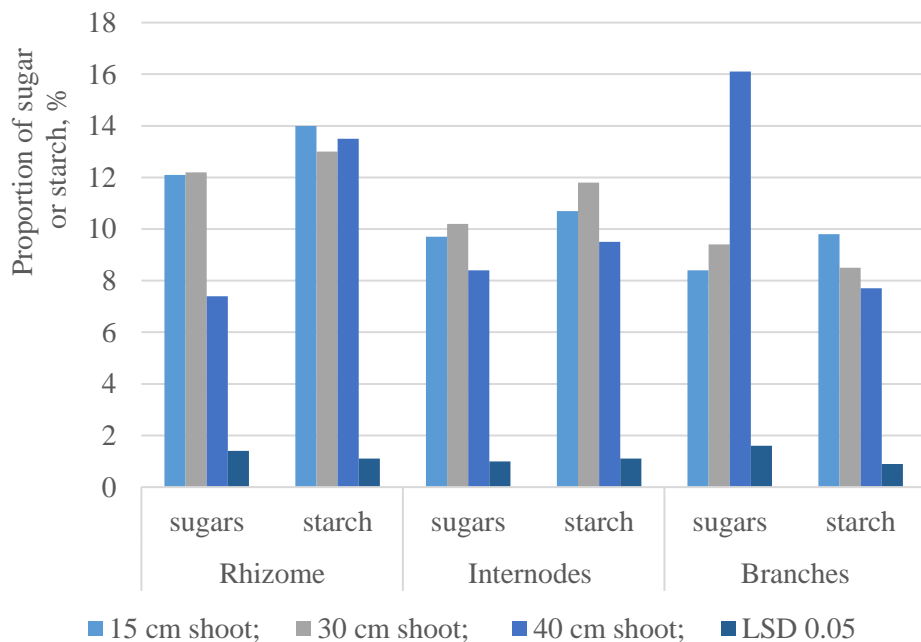


Fig. 2. Carbohydrate content of field horsetail (*Equisetum arvense*) in the vegetative period of development, % of air-dry weight

Since the leaves, as photosynthetic organs, are reduced in the assimilating shoots of horsetail, their function is performed by internodes and branches. Actively photosynthetic tissue (*chlorenchyma*) primarily underlies those parts of the epidermis of the shoots in which stomata are located. Previously, we found (Sytnikov et al., 2014) that almost the entire surface of the lateral ridges of the studied field horsetail branches is densely dotted with stomata, which are anatomically located above the chlorenchyma. Analysis of ultrastructure microphotographs of the cells of assimilating shoots of horsetail, taken with a transmission electron microscope, showed (see fig. 1 *b*, *c*) that the cells of the internode chlorenchyma were also in a functionally active state. Thus, here we have identified groups of photosynthetically active chloroplasts and mitochondria.

Chloroplasts here had the form of a thickened spindle 4–5 μm in diameter. The cell contained 5–15 chloroplasts; they contained a system of thylakoid membranes, a fine-grained stroma, and an electron-dense matrix. Their internal membrane system was located in the peripheral layers of the stroma, the main volume of chloroplasts was filled with starch grains of a simple structure, in the amount of 1–2 pieces (see fig. 1 *b*).

Starch grains of chloroplasts are temporary stores of photosynthesis products. Chloroplasts of the upper, intensively growing internodes of young assimilating shoots (15 cm), as a rule, contain somewhat more starch grains per unit area than in the lower part of the plant. An analysis of the starch content in assimilating shoots (15 cm) of field horsetail (see fig. 2) also revealed a tendency for its increased accumulation (11.9 %) in the internodes of the upper part of the plant.

The study of sugars in assimilating shoots of field horsetail (see fig. 2) showed that their maximum amount is contained in the branches of plants (16.1 %). In the internodes, the amount of sugars was in the range of 8.4–10.2 % of the air-dry mass. The study of photosynthetic pigments showed that in the internodes of assimilating shoots, the average content of chlorophyll *a* was at the level of 0.60 ± 0.03 mg/g and chlorophyll *b* – 0.25 ± 0.01 mg/g, respectively. Previously, we showed (Sytnikov et al., 2014) that a relatively high content of photosynthetic pigments in the lower branches of assimilating shoots of field horsetail is due to the presence of a fully formed photosynthetic apparatus and indicates their high assimilative capacity. The data obtained are consistent with the results of studying the dynamics of the amount of sugars in the assimilating shoots of field horsetail and indicate the existence of a relationship between their content and photosynthesis processes provided by pigments.

CONCLUSIONS

The structural features of field horsetail rhizomes include poor development or complete absence of mechanical tissues and a large amount of storage parenchyma. In the phase of young assimilating shoots, the cells of the main rhizome parenchyma contain numerous amyloplasts, lipid drops, and mitochondria with a well-developed cristae system.

It is shown that in the generative period of development of field horsetail, the amount of starch in the rhizome is noticeably reduced, which is associated with the development of spore-bearing shoots. In the cells of the main parenchyma of the horsetail rhizome, in the phase of young assimilating shoots, there are many starch grains. The relatively high content of starch in the rhizome by the end of the vegetative period of development is due to the transition of plants to active photosynthesis with the subsequent storage of its products in these underground organs.

The highest sugar content was found in the rhizome in the generative period, as well as in the branches of assimilating shoots in the vegetative period of development. The relatively high content of sugars and photosynthetic pigments in the assimilating shoots of field horsetail is accompanied by the presence of groups of functionally active chloroplasts containing starch grains in chlorenchyma cells. This indicates the presence of the assimilation ability of a fully formed photosynthetic apparatus. The obtained data on the features of the ultrastructure of horsetail tissues in connection with the indicators of their physiological state can be used in studying the adaptive capacities of other representatives of pioneer vegetation.

References

- Baydeman I. N. Methodology for studying the phenology of plants and plant communities. – Novosibirsk: Nauka, 1974. – 156 p. (in Russ.).
- Botirov E. Kh., Bonacheva V. M., Kolomiets N. E. // *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*. – 2021. – N 1. – P. 5–26. (In Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2021017760.
- Dospikhov B. A. Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results) – Moscow: Agropromizdat, 1985. – 351 p. (in Russ.).
- Flora UkrSSR / [Ed. O. V. Fomin]. – Kiev: Vydavnytstvo AN USRR, 1936. – Vol. 1. – P. 110–113. (in Ukr.).
- Furst G. G. Methods of anatomical and histochemical study of plant tissues. – Moscow: Nauka, 1979. – 155 p. (in Russ.).
- Gayer G. Electronic histochemistry. – Moscow: Mir, 1974. – 488 p. (in Russ.).
- Kucheryava L. F., Voytyuk Yu. O., Nechitaylo V. A. Systematics of higher plants. I. Archegoniats. – Kiev: Fitosotsiotsentr, 1997. – 136 p. (in Ukr.).
- Marshall G. Growth and Development of Field Horsetail (*Equisetum arvense* L.) // *Weed Science*. – 1986. – Vol. 34. – P. 271–275. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0043174500066819>.
- Methods of biochemical research of plants / [Ed. A. I. Ermakov]. – Leningrad: Agropromizdat, 1989. – 430 p. (in Russ.).
- Musienko M. M., Parshykova T. V., Slavnyi P. S. Spectrophotometric methods in the practice of plant physiology, biochemistry and ecology. – Kiev: Fitosotsiotsentr, 2001. – 200 p. (in Ukr.).
- Plant life [Ed.: Al. A. Fedorov], Moscow: Prosveshchenie, 1978. – Vol. 4. – 447 p. (In Russ.).
- Shlyk A. A. Biochemical methods in plant physiology. – Moscow: Nauka, 1975. – P. 154–170. (in Russ.).
- Sytnikov D. M., Babenko L. M., Shcherbatyuk M. M. Structure and physiological state of photosynthetic apparatus of *Equisetum arvense* L. // *Modern Phytomorphology*. – 2014. – Vol. 5. – P. 215–219. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.161027>

Сытников Д. М., Кучерик Г. В. Структура и физиологическое состояние тканей хвоща полевого // Экосистемы. 2022. Вып. 30. С. 64–68.

Изучена ультраструктура и физиологическое состояние основной паренхимы корневища, а также хлоренхимы вегетативных побегов хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.). Для анатомического и ультраструктурного анализа тканей хвоща использовали сканирующий микроскоп JSM-6060 LA и трансмиссионный электронный микроскоп JEM-1230 (JEOL, Япония). Содержание растворимых и легкогидролизуемых углеводов определяли общепринятым методом, вычисляя массовую долю сахаров и крахмала в процентах к воздушно-сухой массе. Содержание фотосинтетических пигментов определяли экстракцией хлорофилла 96 % этиловым спиртом с последующим определением оптической плотности экстрактов и расчетом концентрации пигментов в мг/г сырой массы. В клетках основной паренхимы корневища, содержащей максимальное количество крахмала, обнаружены амилопласты, заполненные зёрнами крахмала, липидные капли и митохондрии. Установлено наличие групп функционально активных хлоропластов в клетках хлоренхимы с высоким содержанием фотосинтетических пигментов и сахаров. Представленные данные о структуре и физиологических показателях состояния тканей дополняют представление об адаптационных возможностях хвоща полевого.

Ключевые слова: хвощ полевой, ультраструктура, физиологическое состояние тканей.

Поступила в редакцию 14.05.22

Принята к печати 23.06.22

УДК 591.524.11(262.54.04)

Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (Азово-Черноморский бассейн)

Копий В. Г., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А., Подзорова Д. В., Ковалёва М. А.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН

Севастополь, Россия

verakopiy@gmail.com; bondarenko.luda@gmail.com; tamplier74@mail.ru; podzorova@imbr-ras.ru;

kovalmargarita@mail.ru

Учитывая огромное значение Керченского пролива для функционирования экосистем азово-черноморского бассейна, а также для осуществления хозяйственной деятельности человека, актуальным является своевременная оценка состояния его биоценозов. В прибрежной зоне Керченского пролива и акватории Таманского полуострова (глубина 0,5–1,5 м) в сентябре 2019 года обнаружены 32 вида Polychaeta, 28 видов Crustacea, 12 видов Mollusca, 1 вид Phoronidae и не идентифицированные до вида Ascidiidae, Chironomidae, Oligochaeta, Platyhelminthes, Nemertea, Actiniidae. Наибольшее количество видов зарегистрировано на побережье Аршинцевской косы (58 видов), наименьшее (13) – в акватории у станицы Голубицкая. Индекс Чекановского–Сёренсена варьировал от 0,17 до 0,32, что свидетельствует о низком фаунистическом сходстве видового состава гидробионтов, обитающих в разных районах. Средние значения численности и биомассы макрозообентоса составили 4933 ± 3857 экз./м² и $59,85 \pm 48,01$ г/м² соответственно. Трофическая структура макрозообентоса представлена поли-, фито-, детритофагами, плотоядными животными и гидробионтами, пищевой спектр которых не изучен. Самая многочисленная группа – полифаги, наименьшее количество видов относится к детритофагам.

Ключевые слова: макрозообентос, Керченский пролив, численность, биомасса, трофическая структура.

ВВЕДЕНИЕ

Керченский пролив соединяет Чёрное и Азовское моря. Берега Керченского и Таманского полуостровов ограничивают пролив с запада и с востока. Морские и прибрежные биотопы Керченского пролива – места обитания многих видов животных и растений. Видовой состав, структуру и распределение донных сообществ макрозообентоса Керченского пролива изучали с начала XX века (Воробьев, 1949; Несис, 1957; Иванов, 1987; Алёмов, 2008; Fashchuk, 2011; Головкина, 2012; Kolyuchkina et al., 2013; Бирюкова и др., 2016; Спиридонов и др., 2016; Терентьев, Колесников, 2021). Пролив является важнейшей транспортной артерией и рыбопромысловым районом Азово-Черноморского бассейна, где осуществляются миграции многих азово-черноморских видов рыб (Брянцев, 2005; Фашук, Петренко, 2008; Сапожников и др., 2013). Большое внимание в литературе отведено исследованию антропогенного влияния на макрозообентос, включая аварии танкеров и сухогрузов во время шторма (Бирюкова и др., 2016; Спиридонов и др., 2016) и интенсивное судоходство (Фашук, Петренко, 2008). Как отдельный аспект антропогенного вмешательства рассматривается вселение в воды Керченского пролива новых видов гидробионтов и вызванные ими изменения в структуре донных сообществ (Zolotarev, 1996; Иванов, Синегуб, 2008; Ковалев и др., 2017; Syomin et al., 2021).

Учитывая огромное значение Керченского пролива для функционирования экосистем азово-черноморского бассейна, а также для осуществления хозяйственной деятельности человека, актуальной является своевременная оценка состояния его биоценозов.

Цель нашего исследования – изучить видовой состав и выявить основные биоценотические параметры макрозообентоса мелководья Керченского пролива и прибрежной части Таманского полуострова в условиях комплексной антропогенной нагрузки.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Керченский пролив расположен в северо-восточной части азово-черноморского бассейна. Длина пролива около 43 км, ширина изменяется от 3,7 до 15 км, глубина со стороны Азовского моря не более 10,5 м, со стороны Чёрного – 18 м (Садогурский, 2006). Общая площадь Керченского пролива приблизительно равна 805 км², объём вод – 4,56 км³. Его берега в основном невысокие с песчаными косами, местами обрывистые и скалистые. Зимой вода у берегов замерзает, пролив покрыт плавучим льдом (Щербак и др., 2007; Багрий и др., 2008).

Солёность воды в проливе изменяется от 10 ‰ на севере до 18 ‰ на юге, в Таманском заливе – от 14,8 до 15,5 ‰. Преобладает перенос вод из Азовского моря в Чёрное (Садогурский, 2006; Головкина, Набоженко, 2012).

Керченский пролив оказывает мощное влияние на формирование гидрологического режима, качественный и количественный состав флоры и фауны Азовского и Чёрного морей (Садогурский, 2006).

Существенные изменения в Керченском проливе произошли после прорыва косы Тузла. Анализ влияния прорыва на гидрологический режим вод Керченского пролива позволил установить, что существенные изменения произошли только в южной части и в Таманском заливе. Режим северных районов при этом остался почти неизменным. До образования промоины южная часть пролива даже при азовских течениях оказывалась под постоянным влиянием относительно тёплых и солёных черноморских вод. Во все сезоны года, заходя в пролив вдоль его восточного кавказского побережья, они формировали у косы Тузла устойчивые циклонические круговороты. Водобмен с транзитными черноморскими водами, осуществляется через проливной разрез коса Чушка – коса Тузла (Надеждин, 1947; Беренбейм, 1995; Фащук, Петренко, 2008).

Состав донных отложений Керченского пролива разнообразен: песок, глинистый ил, алевриты, глинисто-песчаный ил с высоким содержанием детрита, ракушечник, мергель, галька, камни и скалы. В южной и юго-западной частях залива, а также в центральной части Таманского залива наблюдаются заиленные грунты с повышенным содержанием S_{org} (Куринная и др., 2021). Обширные площади Керченского пролива заняты морскими травами и водорослями. Высокая концентрация взвешенного вещества объясняется разрушением берегов, ветровой эрозией, стоком впадающих в пролив рек (Мелек-Чесме, Булганак), придонными течениями и рыхлостью грунтов (Ломакин и др., 2008).

Побережье у Аршинцевской косы со стороны Камыш-Бурунской бухты представлено твёрдыми грунтами в северной части, в южной части расположены заиленные участки, местами с ракушей. В бухте произрастает zostера, в северной части бухты и у дамбы, делящей бухту в центральной части, встречаются заросли цистозиры (Милованов, 2015).

Коса Чушка является структурой Керченско-Таманской складчатой области. В пределах косы выделено два водоносных горизонта. Колебания уровня воды связано с соотношением уровней в Чёрном и Азовском морях, а также влиянием ветровых сгонов и нагонов воды. Средняя годовая температура воды составляет +12,7 °С, максимальная +29,8 °С. Зимой температура воды у дна держится в пределах +0,5–1 °С (Заключение..., 2015).

В Керченском проливе расположены объекты особо охраняемых природных территорий – гидрологический памятник природы «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Хрони» и ландшафтно-рекреационный парк «Мыс Такиль» (Распоряжение Совета министров Республики Крым от 5 февраля 2015 года № 69-р).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы бентосной съёмки рыхлых грунтов вдоль прибрежной зоны Керченского пролива и Таманского полуострова, собранные в сентябре 2019 года (рис. 1).

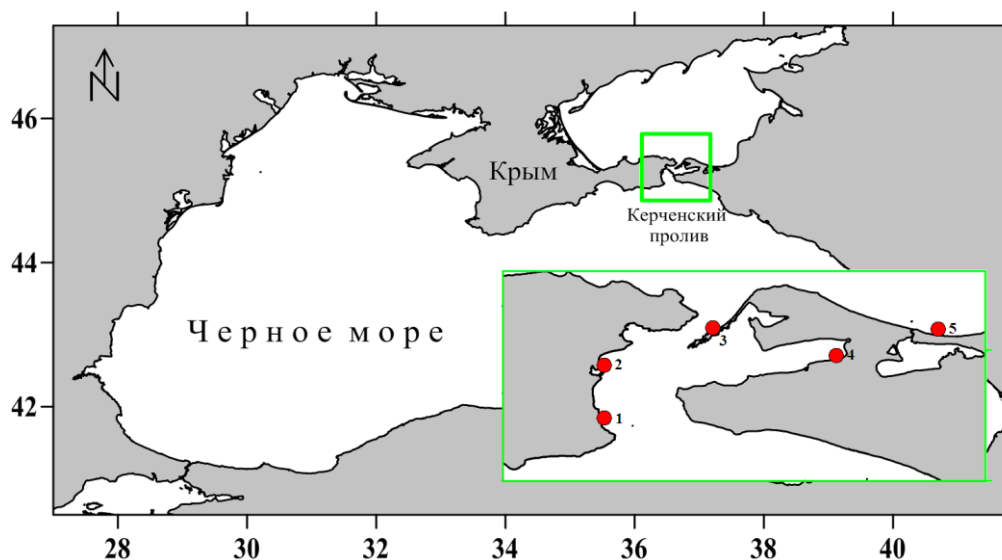


Рис. 1. Карта-схема отбора проб вдоль мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (сентябрь, 2019 г.)

1 – с. Набережное, 2 – Аршинцевская коса, 3 – коса Чушка, 4 – п. Сенной, 5 – ст. Голубицкая.

Сбор проб бентоса проводили в двух повторностях ручным дночерпателем, площадью захвата 0,04 м². Глубина захвата грунта составляла 5–7 см. В каждом районе пробы отбирали на 2–4 станции с глубин 0,5–1,5 м.

Побережье у села Набережное – отобраны 4 пробы на глубине 1 м. Грунт представлен плотным песком с примесью гравия и редкими зарослями zostеры. Акватория у села Набережное открытая и подвержена влиянию волнения моря. Температура воды 21 °С, солёность – 17,8 ‰.

Побережье Аршинцевской косы – отобраны 6 проб на глубине 0,5 м. Грунт представлен плотным мелким песком с заиленной ракушкой и редкими зарослями zostеры. Данная акватория отделена от Керченского пролива песчаной косой и характеризуется спокойным гидрологическим режимом. Температура воды 22 °С, солёность – 17,7 ‰.

Побережье косы Чушка – отобраны 4 пробы на глубине 1 м. Грунт представлен плотным мелким песком. Побережье у косы Чушка песчаное с включениями гравия. Температура воды 19,5 °С, солёность – 15,8 ‰.

Побережье у посёлка Сенной – отобраны 4 пробы на глубине 0,5 м. Грунт представлен плотным мелким песком, на поверхности которого слой zostеры. Температура воды 24 °С, солёность – 16,7 ‰.

Побережье у станции Голубицкая – отобраны 6 проб (2 пробы на глубине 0,5 м, 2 – на глубине 1 м, 2 – на глубине 1,5 м). Грунт представлен мелким, средним песком с примесью ракушки. На глубине 1,5 м песок более плотный, на его поверхности – слой zostеры. Доля мелкого песка больше, чем ракушки. Температура воды 23 °С, солёность – 12,9 ‰.

При описании количественного развития макрозообентоса применены показатели численности (N, экз./м²) и биомассы (B, г/м²). Видовую идентификацию и выделение трофических групп осуществляли с помощью литературных источников (Определитель..., 1972; Киселева, 1981, 2004; Грезе, 1985; Grintsov, Sezgin, 2011).

Таксономическая принадлежность приводилась в соответствие с базами данных *World Register of Marine Species* (2022).

Индекс функционального обилия (ИФО) определяли по формуле:

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

где: N – численность вида; B – биомасса вида (Мальцев, 1990).

Для определения фаунистического сходства в сравниваемых списках использовался индекс Чекановского–Сёренсена:

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

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

Коэффициент Чекановского–Сёренсена может изменяться от 0 (отсутствие сходства) до 1 (полное сходство).

Оценку ожидаемого числа видов проводили с помощью алгоритма экстраполяции видового богатства Chao-2 (Петров, Неврова, 2012; Chao, Chiu, 2016a, 2016b).

Для определения солёности и температуры (S , ‰) использовали солемер «Senshe Sension-1».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной части Таманского полуострова представлен организмами, относящимися к 10 крупным таксонам (табл. 1).

Таблица 1

Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова

1	2	3	4	5	6
Таксон	Набережное	Аршинцевская коса	Чушка	Сенной	Голубицкая
Asciidiidae Herdman, 1882	-	$\frac{13}{16,67}$	-	$\frac{25}{0,131}$	-
Insecta					
Chironomidae	-	$\frac{29}{0,006}$	-	-	-
Crustacea					
Amphipoda gen. spp.	-	-	-	-	$\frac{4}{0,01}$
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	-	$\frac{4}{0,001}$	-		-
<i>Apherusa bispinosa</i> (SpenceBate, 1857)	-	$\frac{17}{0,004}$	-	$\frac{31}{0,008}$	-
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (SpenceBate, 1857)	-	-	$\frac{13}{0,008}$	-	-
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	$\frac{1894}{0,238}$	$\frac{8}{0,001}$		$\frac{219}{0,029}$	-
<i>Cumella (Cumella) limicola</i> Sars, 1879	$\frac{6}{0,0006}$		$\frac{31}{0,004}$	$\frac{6}{0,0003}$	-
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	$\frac{19}{0,012}$	$\frac{79}{0,068}$	$\frac{13}{0,003}$	$\frac{81}{0,029}$	-
<i>Echinogammarus</i> sp.	-	$\frac{4}{0,002}$	-	-	-
<i>Echinogammarus foxi</i> (Schellenberg, 1928)	-	-	-	$\frac{6}{0,0006}$	-
<i>Erichthonius difformis</i> H. Milne Edwards, 1830	-	$\frac{21}{0,005}$	-	$\frac{325}{0,057}$	-
<i>Eurydice pontica</i> (Czerniavsky, 1868)	-	-	$\frac{56}{0,125}$	-	-
<i>Gammarus</i> sp.	-	-	-	-	$\frac{8}{0,013}$
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966	$\frac{1144}{0,304}$	-	-	-	-

Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны
Таманского полуострова (Азово-Черноморский бассейн)

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Idotea balthica</i> (Pallas, 1772)	-	-	-	$\frac{19}{0,038}$	-
<i>Iphinoe elisae</i> Băcescu, 1950	-	$\frac{17}{0,005}$	-	$\frac{6}{0,0006}$	-
<i>Jaera (Jaera) nordmanni</i> (Rathke, 1836)	-	$\frac{4}{0,002}$	-	-	-
<i>Lekanesphaera hookeri</i> (Leach, 1814)	-	-	$\frac{6}{0,116}$	-	$\frac{292}{3,742}$
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	-	$\frac{908}{0,369}$	$\frac{31}{0,005}$	$\frac{200}{0,054}$	-
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	-	$\frac{8}{0,006}$	-	-	-
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	-	$\frac{13}{0,003}$	-	-	-
Mysida gen. spp.	-	-	-	-	$\frac{4}{0,007}$
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1836	-	$\frac{8}{9,75}$	-	-	-
<i>Pleonexes helleri</i> (Karaman, 1975)	-	-	$\frac{6}{0,008}$	-	-
<i>Plumulojassa ocia</i> (SpenceBate, 1862)	-	-	$\frac{13}{0,001}$	-	-
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sovinskij, 1894)	-	-	-	-	$\frac{1471}{0,975}$
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	-	$\frac{8}{2,25}$	-	$\frac{6}{1,5}$	-
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1836)	-	$\frac{4}{0,004}$	-	$\frac{13}{0,004}$	-
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1813)	-	$\frac{13}{0,0006}$	$\frac{13}{0,0006}$	$\frac{113}{0,009}$	-
Бцero	$\frac{3063}{0,56}$	$\frac{1116}{12,47}$	$\frac{181}{0,27}$	$\frac{1025}{1,73}$	$\frac{1779}{4,75}$
Mollusca					
<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	$\frac{19}{0,469}$	$\frac{33}{0,258}$	-	$\frac{56}{0,113}$	-
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	-	-	$\frac{6}{78,13}$	-	-
<i>Arcuatula senhousia</i> (Benson, 1842)	-	$\frac{304}{51,67}$	-	$\frac{238}{36,25}$	-
<i>Bittium reticulatum</i> (daCosta, 1778)	-	-	-	$\frac{25}{0,25}$	-
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguère, 1789)	$\frac{563}{0,294}$	$\frac{213}{22,92}$	-	$\frac{250}{21,25}$	$\frac{38}{1,75}$
<i>Lentidium mediterraneum</i> (O. G. Costa, 1830)	-	$\frac{8}{0,033}$	-	-	$\frac{108}{1,083}$
<i>Loripes orbiculatus</i> Poli, 1795	-	-	-	$\frac{13}{0,625}$	-
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	-	$\frac{925}{31,67}$	-	$\frac{1156}{8,125}$	$\frac{17}{3,75}$
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	-	$\frac{17}{2,5}$	-	-	-
<i>Rissoa membranacea</i> (J.Adams, 1800)	-	-	-	$\frac{263}{3,75}$	-
<i>Rissoa parva</i> (daCosta, 1778)	-	-	-	$\frac{225}{2,5}$	-
<i>Tritia neritea</i> (Linnaeus, 1758)	-	$\frac{338}{0,21}$	-	-	-
Бцero	$\frac{581}{0,76}$	$\frac{1838}{109,25}$	$\frac{6}{78,13}$	$\frac{2225}{72,86}$	$\frac{163}{6,58}$

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
Phoronida					
<i>Phoronis psammophila</i> Cori, 1889	-	$\frac{21}{0,121}$	-	-	-
Polychaeta					
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	-	$\frac{8}{0,242}$	-	-	-
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	-	$\frac{4}{0,008}$	-	-	-
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	$\frac{50}{0,013}$	$\frac{471}{0,142}$	-	$\frac{31}{0,025}$	-
<i>Exogone naidina</i> Ørsted, 1845	-	$\frac{8}{0,0004}$	-	-	-
<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)	-	$\frac{850}{0,695}$	-	-	-
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	-	$\frac{696}{1,153}$	-	-	-
<i>Genetyllis</i> sp.	-	$\frac{4}{0,004}$	-	-	-
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	-	$\frac{21}{0,033}$	-	$\frac{6}{0,006}$	-
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	-	$\frac{79}{0,208}$	-	$\frac{6}{0,006}$	-
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	-	$\frac{33}{0,027}$	-	-	-
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	-	$\frac{8}{0,017}$	-	$\frac{13}{0,006}$	-
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	-	$\frac{8}{0,017}$	-	$\frac{31}{0,1}$	-
<i>Megadrilus purpureus</i> (Schneider, 1868)	-	-	-	-	$\frac{17}{0,008}$
<i>Microspio mecznikowiana</i> (Claparède, 1869)	$\frac{9}{0,0009}$	$\frac{54}{0,025}$	-	-	-
Nereididae gen. spp. Blainville, 1818	-	$\frac{4}{0,002}$	-	-	$\frac{4}{0,15}$
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	-	$\frac{371}{0,57}$	-	$\frac{6}{0,188}$	-
<i>Nereiphylla pusilla</i> (Claparède, 1870)	-	$\frac{8}{0,002}$	-	-	-
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	-	$\frac{100}{0,279}$	$\frac{6}{0,006}$	-	-
<i>Oriopsis armandi</i> (Claparède, 1864)	-	$\frac{125}{0,013}$	-	-	-
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	-	$\frac{38}{0,188}$	-	-	-
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	$\frac{75}{0,65}$	-	-	-	-
<i>Phyllodoce mucosa</i> Ørsted, 1843	$\frac{50}{0,6}$	-	-	$\frac{13}{0,031}$	-
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	$\frac{9}{0,005}$	$\frac{217}{0,262}$	$\frac{6}{0,003}$	$\frac{113}{0,856}$	$\frac{317}{0,067}$
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	$\frac{13}{0,007}$	$\frac{2063}{0,433}$	-	-	-
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	-	$\frac{4}{0,0006}$	-	-	-
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	-	$\frac{4}{0,004}$	-	$\frac{19}{0,013}$	$\frac{17}{0,008}$
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)	-	$\frac{2329}{0,449}$	-	-	-
<i>Scolecopsis squamata</i> (Müller, 1806)	-	-	$\frac{6}{0,0006}$	-	-

Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны
Таманского полуострова (Азово-Черноморский бассейн)

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
<i>Scolelepis tridentata</i> (Southern, 1914)	<u>38</u> 0,0009	-	<u>13</u> 0,001	-	-
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914	-	<u>725</u> 0,074	-	<u>6</u> 0,0006	-
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870	-	<u>113</u> 0,183	-	<u>13</u> 0,022	-
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice&Levin, 1998	-	<u>4</u> 0,0004	-	-	-
Всего	<u>244</u> 1,276	<u>8350</u> 5,032	<u>31</u> 0,011	<u>256</u> 1,254	<u>354</u> 0,233
Oligochaeta	-	<u>196</u> 0,016	-	<u>6</u> 0,0006	-
Nemertea	-	<u>183</u> 0,1	-	-	-
Platyhelminthes	<u>13</u> 0,005	<u>171</u> 0,1	<u>6</u> 0,003	-	<u>1075</u> 0,217
Actiniidae Rafinesque, 1815	-	-	-	<u>88</u> 1,387	-
ИТОГО	<u>3900</u> 2,599	<u>12104</u> 143,88	<u>225</u> 78,4	<u>3625</u> 77,37	<u>3371</u> 11,78

Примечание к таблице. Числитель – численность, экз./м²; знаменатель – биомасса, г/м².

На исследуемом полигоне в пробах бентоса зарегистрированы 73 вида, включающих 32 вида Polychaeta, 28 видов Crustacea, 12 видов Mollusca, 1 вид Phoronidae и неидентифицированные до вида Ascidiidae, Chironomidae, Oligochaeta, Platyhelminthes, Nemertea и Actiniidae. Из них в центральной части Керченского пролива обнаружены 67 видов, тогда как в данной акватории в период с 2003 по 2005 годы найдены 48 видов макрозообентоса (Панов и др., 2013).

Наибольшее видовое разнообразие зарегистрировано у побережья Аршинцевской косы (58 видов), наименьшее (13) – в акватории, расположенной недалеко от станицы Голубицкая. Выявлено, что полихета *P. dumerilii* обнаружена в акватории всех исследуемых районов, тогда как 39 видов встречаются только в одном из районов (табл. 1).

Индекс Чекановского–Сёренсена варьировал от 0,17 до 0,32, что свидетельствует о низком фаунистическом сходстве видового состава гидробионтов, обитающих в разных акваториях (табл. 2).

Таблица 2

Фаунистическое сходство макрозообентоса отдельных пунктов мелководья Керченского пролива и прибрежной части Таманского полуострова, оцененное с использованием индекса Чекановского–Сёренсена

Районы	Набережное	Аршинцевская коса	Чушка	Сенной	Голубицкая
Набережное	0				
Аршинцевская коса	0,30	0			
Чушка	0,32	0,14	0		
Сенной	0,32	0,24	0,20	0	
Голубицкая	0,27	0,19	0,28	0,17	0

Полноту полученных нами данных характеризует кривая накопленного числа видов (рис. 2).

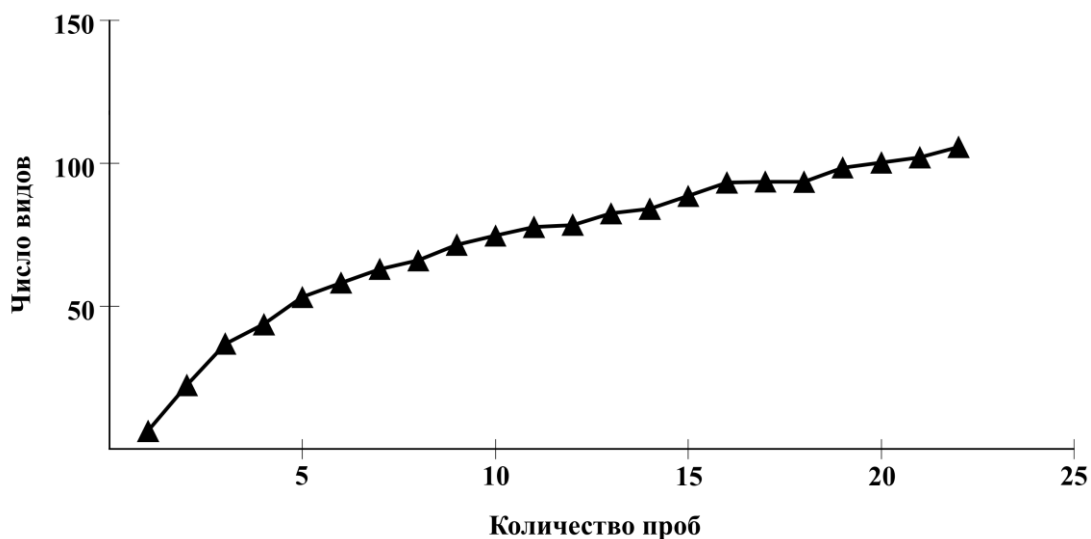


Рис. 2. Кумулятивная кривая ожидаемого числа видов макрозообентоса в прибрежной зоне Керченского пролива и Таманского полуострова

При расчете индекса Чао-2 выявлено, что кривая постепенно возрастает, но не выходит на плато, поэтому мы можем говорить о том, что количество проб, отобранных на участках, недостаточно для того, чтобы охватить всё видовое богатство данной акватории.

Средние значения численности и биомассы макрозообентоса составили 4933 ± 3857 экз./м² (средняя \pm доверительный интервал) и $59,85 \pm 48,01$ г/м² соответственно.

В центральной части Керченского пролива средняя численность гидробионтов с 2003 по 2005 годы возросла от 802 до 1138 экз./м² (Панов и др., 2013), в 2019 году она составила 6288 экз./м². Биомасса в 2003–2005 годах изменилась от 179,1 до 230,8 г/м². Доля двустворчатых моллюсков в суммарной биомассе зообентоса составила от 80 до 92 % (Панов и др., 2013). В 2019 году этот показатель снизился до 84,79 г/м². По-видимому, это связано с тем, что в общей биомассе макрозообентоса 43 % приходится на долю молоди митилид с низкой биомассой.

В бентосных пробах 2019 года Polychaeta представлены шестью отрядами (Capitellida, Eunicida, Phyllodocida, Protodrilida, Sabellida и Spionida), 14 семействами и 27 родами. Наибольшее количество видов (15) относится к отряду Phyllodocida. Значения численности и биомассы полихет в пробах варьировали соответственно от 25 до 25300 экз./м² и от 0,003 до 16,11 г/м². Существенный вклад в формирование численности внесла полихета *S. clavata* (26 % общей численности), 16 % биомассы приходится на *F. enigmaticus*.

Максимальные количественные показатели отмечены в акватории Аршинцевской косы, где наибольший вклад в численность полихет вносит *S. clavata* (28 %), в биомассу – *F. enigmaticus* (23 %).

Malacostraca представлены шестью отрядами (Amphipoda, Isopoda, Cumacea, Mysida, Tanaidacea и Decapoda), 19 семействами и 24 родами. Наибольшее количество видов (17) относится к разноногим ракам. Значения численности и биомассы ракообразных в пробах варьировали соответственно от 25 до 12225 экз./м² и от 0,003 до 61,12 г/м². Существенный вклад в формирование численности внёс *P. maeoticus* (26 % общей численности), 52 % биомассы приходится на *P. adspersus*.

Максимальные количественные показатели отмечены в акватории Аршинцевской косы, где наибольший вклад в численность ракообразных вносят амфипода *M. gryllotalpa* (81 %), в биомассу – декапода *P. adspersus* (78 %).

Моллюски представлены девятью отрядами (Arcida, Caenogastropoda, Cardiida, Myida, Mytilida, Littorinimorpha, Lucinida, Neogastropoda и Nudibranchia). К отряду Mytilida относятся

три вида, к остальным – по одному виду. Средние значения численности моллюсков составили 789 ± 708 экз./м², биомассы – $48,81 \pm 40,81$ г/м². Существенный вклад в формирование численности внёс *M. lineatus* (42 % общей численности), 33 % биомассы приходится на двустворчатого моллюска *A. senhousia*.

Максимальные количественные показатели отмечены в акватории Аршинцевской косы, где наибольший вклад в численность моллюсков вносят *M. lineatus* (50 % общей численности), в биомассу – *A. senhousia* (47 %).

Вклад остальных групп (Actiniidae, Platyhelminthes, Nemertea, Oligochaeta, *Ph. psammophila*, Chironomidae, Ascidiidae) составил 9 % общей численности и 8 % биомассы бентоса.

Исходя из вышеизложенного следует отметить, что в акватории Аршинцевской косы зарегистрированы наибольшее количество видов (58) и высокие показатели численности и биомассы, которые варьировали от 300 до 38225 экз/м² и от 0,22 до 465,53 г/м² соответственно. Численность макрозообентоса сформирована полихетами (70 %), биомасса – моллюсками (76 %). В 2013 году в акватории косы Тузла, расположенной недалеко от Аршинцевской косы, обнаружено 30 видов макрозообентоса (Терентьев, Семик, 2019). Плотность поселения и биомасса изменялись от 7472 до 169425 экз/м² и от 7 до 182 г/м² соответственно. В 2013 году наибольшим разнообразием отличались ракообразные (37 % видового богатства), тогда как в 2019 году их сменили полихеты, для 66 % которых характерно обитание на илистых грунтах. Возможно, это обусловлено процессом заиления отдельных участков дна (Панов, 2013; Фашук и др., 2013).

А. С. Терентьев (2014) связывает заиление акватории Керченского предпроливья Чёрного моря с последствиями донных траловых промыслов и завалов, приводящих к разрушению донных биоценозов. В частности, произошла смена биоценозов двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis* и *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844) на биоценоз полихеты *Terebellides stroemii* Sars, 1835.

С помощью индекса функционального обилия определили лидеров исследованного полигона: двустворчатые моллюски *A. senhousia*, *M. lineatus* и *C. glaucum*.

В акватории побережья у села Набережное доминировали амфиподы *G. insensibilis*, *C. acanthifera* и полихета *Ph. maculata*; у Аршинцевской косы – двустворчатые моллюски *A. senhousia*, *M. lineatus* и *C. glaucum*; у косы Чушка – двустворчатый моллюск *A. kagoshimensis*, изоподы *E. pontica* и *L. hookeri*; в акватории побережья у посёлка Сенной – двустворчатые моллюски *A. senhousia*, *C. glaucum* и *M. lineatus*; в акватории побережья у станицы Голубицкая – изопода *L. hookeri*, амфипода *P. maoticus* и двустворчатый моллюск *M. lineatus*.

В связи с отсутствием литературных данных по состоянию макрозообентоса Таманского залива на глубинах до 1,5 м в данной работе представлены результаты по исследованию южной части залива и проведён сравнительный анализ таксономического состава и количественного развития макрозообентоса в 1955, 2008 (глубины 4–5 м) (Несис, 1957; Kolyuchkina et al., 2013) и 2019 годах (рис. 3).

По количеству видов оказались близки годы 1955 и 2019 (по 12 видов), в 2008 году – 18 видов. Наиболее высокие показатели биомассы отмечены в 2008 году, они сформированы двустворчатым моллюском *C. glaucum*, образующим в данной акватории сообщество с субдоминантом брюхоногим моллюском *B. reticulatum* (Kolyuchkina et al., 2013). По нашим данным *C. glaucum* доминирует вместе с другими *Bivalvia*. Важно отметить, что одним из них, как было показано выше, является новый для данного региона вид *A. senhousia*.

Впервые в Чёрном море *A. senhousia* обнаружен в 2002 году на западном участке шельфа у берегов Румынии (Micu, 2004a, 2004b). Известно, что данный вид включён в Чёрный список морских инвазивных видов (Otero et al., 2013). *A. senhousia* может формировать плотные поселения численностью до 170000 экз./м² (Munari, 2008). В акватории Керченского пролива 2 экземпляра аркуатулы обнаружены на глубине 2 м в 2015 году (Ковалёв и др., 2017). В бентосных пробах 2019 года данный вид зарегистрирован нами на рыхлых субстратах в акватории Аршинцевской косы с плотностью поселения 304 экз./м², в акватории побережья

посёлка Сенной – 119 экз./м². Максимальный размер этого моллюска в пробах составил 22 мм. *A. senhousia* встречается в диапазоне солёности от 18 до 36 ‰ при температуре от 1 до 31 °С, толерантен к пониженной концентрации кислорода (до 1–3 мг/л) (Slack-Smith, Brearley, 1987; McDonald, Wells, 2009; Симакова и др., 2021), что сопоставимо с нашими данными по температуре и солёности.

Следует отметить, что в бентосных пробах исследованной акватории Керченского пролива нами обнаружены ещё 4 вида-вселенца: полихеты *F. enigmaticus*, *P. cornuta*, *S. gynobranchiata* и десятиногий рак *R. harrisii*. Эти гидробионты способны обитать также в широком диапазоне солёности и температуры (Radashevsky, Selifonova, 2013; Залота, 2017; Копий и др., 2022).

Трофическая структура макрозообентоса представлена поли-, фито-, детритофагами, плотоядными животными и гидробионтами, пищевой спектр которых не изучен (рис. 4).

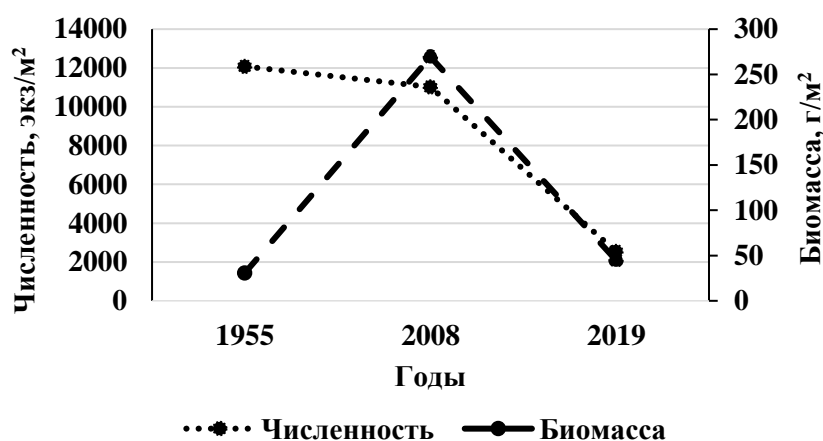


Рис. 3. Сравнительный анализ количественных показателей макрозообентоса акватории Таманского залива в разные временные периоды: 1955 год по (Несис, 1957), 2008 год по (Kolyuchkina et al., 2013), 2019 год – наши данные

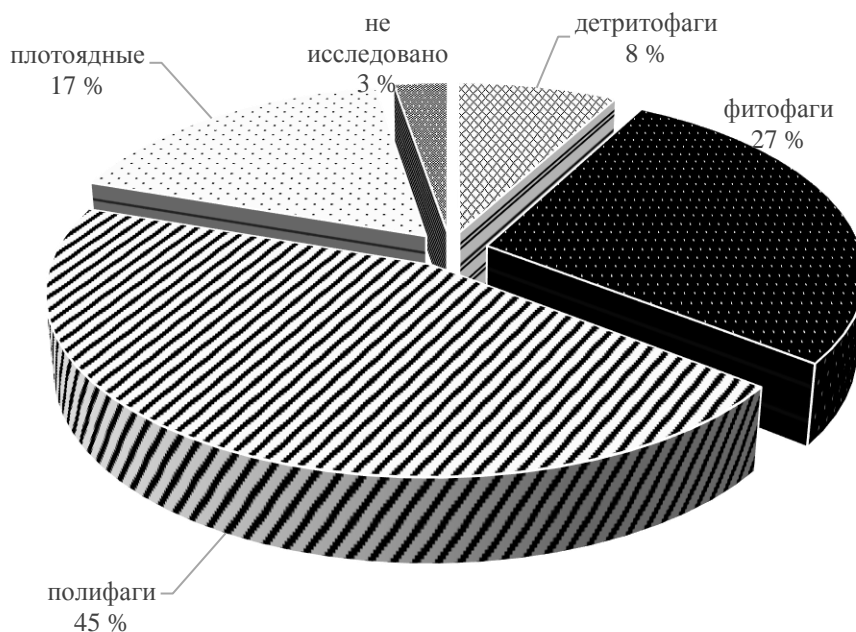


Рис. 4. Трофическая структура видов макрозообентоса мелководья Керченского пролива и прибрежной части Таманского полуострова

Самая многочисленная группа – полифаги, к которой принадлежат 34 вида (17 видов полихет, 5 ракообразных, 9 моллюсков, а также Ascidiidae, Chironomidae и Oligochaeta), на их долю приходится 45 % общего количества зарегистрированных видов. Наименьшее количество видов относится к детритофагам: 1 вид полихет и 5 видов ракообразных.

В центральной части Керченского пролива в трофической структуре макрозообентоса ведущая роль принадлежала также полифагам (44 % общего количества видов). Доля этих организмов по численности составила 65 %, по биомассе – 98 %. Из них 24 % численности и 83 % биомассы сформированы сестонофагами. Их доля в суммарной биомассе зообентоса в 2003 и 2005 годах была высокой – от 80 до 92 %, в численности – до 50 %, что авторы (Панов и др., 2013) связывают с изменениями количества взвеси в водах центральной части Керченского пролива.

Наименьшие показатели макрозообентоса отмечены для детритофагов (8 % видового состава, 0,28 % численности и 0,01 % биомассы). Тогда как в 2003–2005 годах они составляли 54–57 % видового богатства, от 40 до 65 % суммарной численности зообентоса и 16 % суммарной биомассы (Панов и др., 2013).

Все трофические группы зарегистрированы на четырёх исследованных участках, в акватории побережья у станции Голубицкая не обнаружены детритофаги. Доля полифагов варьировала от 36 до 64 % общего количества видов, наибольшее их количество отмечено у побережья станции Голубицкая. Фитофаги преобладали в акватории косы Чушка (50 % общего количества видов), плотоядные – у побережья села Набережное (21 %).

Ранжированный ряд по численности возглавляют плотоядные животные (рис. 5), формирует этот показатель гастропода *T. neritea* (92,3 %). Далее следуют полифаги, лидируют в этой группе двустворчатые моллюски *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*, на долю которых приходится 41,9 и 29,6 % общей численности полифагов. Фитофаги занимают третье место. Основная роль в формировании численности фитофагов принадлежит гастроподу *R. membranacea* (69,3 % общей численности фитофагов). Детритофаги и гидробионты, пищевой спектр которых не изучен, вносят незначительную долю в общую численность макрозообентоса – всего 1,34 %.

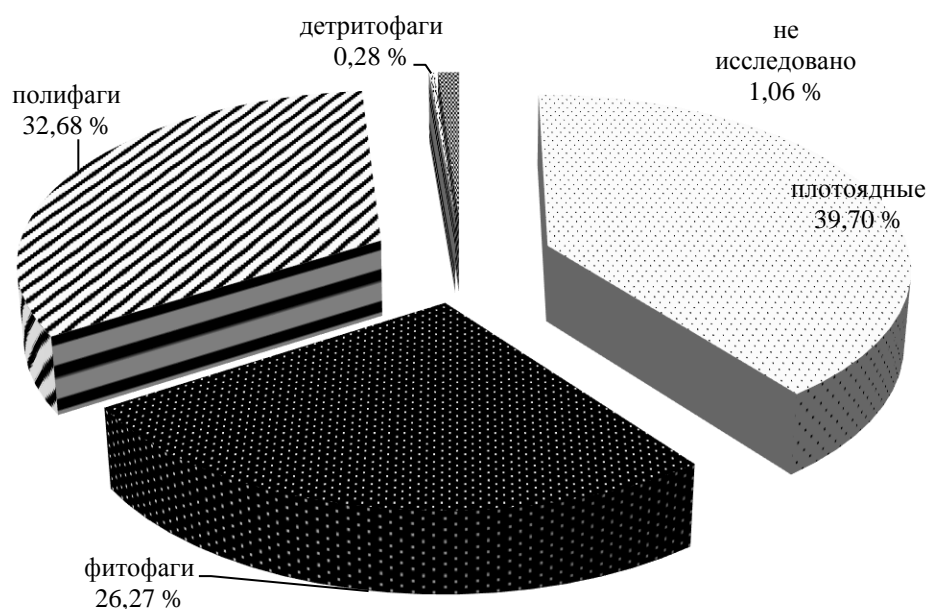


Рис. 5. Трофическая структура макрозообентоса мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (по численности)

Ранжированный ряд по биомассе возглавляют полифаги. Значительный вклад в этот показатель вносят митиллиды *A. senhousia* и *M. lineatus*, на долю которых приходится 29,2 и 29,6 % общей численности полифагов. Затем следуют фитофаги, лидерство среди них принадлежит изоподе *L. hookeri* и гастроподе *R. membranacea* (34,3 и 29,4 % общей биомассы детритофагов соответственно). На долю плотоядных, детритофагов и гидробионтов, пищевой спектр которых не изучен, приходится 4,36 % общей биомассы макрозообентоса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рыхлых грунтах мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (глубина 0,5–1,5 м) в сентябре 2019 года обнаружены 32 вида Polychaeta, 28 видов Crustacea, 12 видов Mollusca, 1 вид Phoronidae и не идентифицированные до вида Ascidiidae, Chironomidae, Oligochaeta, Platyhelminthes, Nemertea и Actiniidae. Наибольшее количество видов зарегистрировано на побережье Аршинцевской косы (58 видов), наименьшее (13) – в акватории побережья у станицы Голубицкая. Индекс Чекановского–Сёренсена варьировал от 0,17 до 0,32, что свидетельствует о низком фаунистическом сходстве видового состава гидробионтов, обитающих в разных районах исследованной акватории.

Средние значения численности и биомассы макрозообентоса составили 4933 ± 3857 экз./м² и $59,85 \pm 48,01$ г/м², соответственно.

Трофическая структура макрозообентоса представлена поли-, фито-, детритофагами, плотоядными животными и гидробионтами, пищевой спектр которых не изучен. Самая многочисленная группа – полифаги, наименьшее количество видов относится к детритофагам.

При расчете индекса Чжао-2 выявлено, что количество проб, отобранных на участках, недостаточно для того, чтобы охватить всё видовое богатство исследованной акватории. В связи с этим, работы в данном направлении необходимо продолжить.

Благодарности. Авторы выражают благодарность к. б. н. М. В. Макарову за помощь в определении гастропод и С. Е. Литвинюку за помощь в сборе материала.

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

Список литературы

Алёмов С. В. Исследование макрозообентоса Керченского пролива в связи с аварийным разливом нефтепродуктов // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений – 2: Матер. междунар. науч. конф. (Херсон, 26–29 августа 2008 г.). – Херсон, 2008. – С. 39–44.

Багрий И. Д., Почтаренко В. И., Аксьом С. Д., Шехунова С. Б., Знаменская Т. А., Маслун Н. В., Дубосарский В. Р., Кравчинский Р. Л., Янцевич А. А. Особенности лито-динамических процессов и вещественного состава донных отложений в прибрежной части о. коса Тузла // Геолог Украины. – 2008. – Вып. № 1–2. – С. 99–110.

Беренбейм Д. Я. Тузлинская промоина и проблема рыболовства в Керченском проливе // Известия Всесоюзного географического общества. – 1995. – Т. 87, вып. 2. – С. 175–179.

Бирюкова С. В., Семин В. Л., Громов В. В. Состояние донных сообществ Таманского залива после постройки дамбы Тузла в Керченском проливе // Наука юга России (Вестник Южного Научного центра). Биология. – 2016. – Т. 12, № 2. – С. 53–67.

Брянцев В. А. Возможные экологические последствия сооружения Тузлинской дамбы (Керченский пролив) // Морской экологический журнал. – 2005. – Т. 4, № 1. – С. 47–50.

Воробьев В. П. Бентос Азовского моря // Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – 1949. – Вып. 13. – 195 с.

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.

Грезе И. И. Высшие ракообразные. Бокоплавы. Фауна Украины. – Т. 26, вып. 5. – Киев: Наукова думка, 1985. – 163 с.

Заключение экспертной комиссии государственной экологической экспертизы проектной документации «Реконструкция пирса автопассажирской паромной переправы и его корневой части в морском порту Кавказ». – Москва: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, 2015. – 29 с.

Залота А. К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (Crustacea Decapoda) в морях России и сопредельных водах: автореф. дис. ... канд. биол. Наук. – Москва: ФГБУ ИОРАН, 2017. – 24 с.

Иванов А. И. Распределение и запасы мидий в Керченском проливе // Океанология. – 1987. – Т. 27, вып. 5. – С. 850–854.

Иванов Д. А., Синегуб И. А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasi* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cuneax cacornea* // Современные проблемы экологии азово-черноморского региона: Матер. III Междунар. конф. (Керчь, 10–11 октября 2007 г.). – Керчь: Южный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии, 2008. – С. 45–51.

Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – Киев: Наукова думка, 1981. – 163 с.

Киселева М. И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. – Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. – 409 с.

Ковалёв Е. А., Живоглядова Л. А., Ревков Н. К., Фроленко Л. Н., Афанасьев Д. Ф. Первая находка двустворчатого моллюска *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) в российской части азово-черноморского бассейна // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – № 3. – С. 24–29.

Копий В. Г., Зайцева О. В., Петров С. А. Особенности биологии полихеты *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) из массовых поселений в прибрежной акватории Керченского пролива (Чёрное море) // Российский журнал биологических инвазий. – 2022. – Т. 15, № 1. – С. 76–90. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-76-90>

Куринная Ю. С., Орехова Н.А., Гурув К. И., Забегав И. А. Физико-химические характеристики донных отложений в районе Керченского пролива. Моря России: тезисы докладов Всероссийской научной конференции (Севастополь, 20–24 сентября 2021 г.) – Севастополь: ФГБУН ФИЦ МГИ, 2021. – С. 423–424.

Ломакин П. Д., Спиридонова Е. О., Чепыженко А. И., Чепыженко А. А. Антропогенные и природные источники взвешенного вещества в водах Керченского пролива // Морской экологический журнал. – 2008. – Т. 7, № 4. – С. 51–59.

Мальцев В. И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиологический журнал. – 1990. – Т. 26, № 1. – С. 87–89.

Милованов А. И. Особенности пространственного распределения бычков (Gobiidae, Perciformes) в Керченском проливе // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – 2015. – Т. 53. – С. 75–79.

Надеждин В. М. Влияние Тузлинской промоины на гидрологический режим Керченского пролива. – Керчь: Азово-Черноморский научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии, 1947. – С. 3–7.

Несис К. Н. Донные биоценозы Керченского пролива // Сборник работ студенческого научного общества Московского технического института рыбной промышленности и хозяйства, секция ихтиологии. – 1957. – Вып. 1. – С. 3–11.

Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / [Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского]. – Киев: Наукова думка, 1972. – Т. 1. – 437 с.; Т. 2. – 536 с.; Т. 3. – 340 с.

Панов Б. Н., Спиридонова Е. О., Литвиненко Н. М. Влияние взвешенного вещества морских вод на формирование зообентоса центральной части Керченского пролива // Системы контроля окружающей среды (сб. научн. тр. МГИ НАНУ). – Севастополь, 2013. – Вып. 19. – С. 214–220.

Петров А. Н., Неврова Е. Л. Прогностическая оценка видового богатства бентосных диатомовых водорослей // Альгология. – 2012. – Т. 22, № 4. – С. 360–382.

Распоряжение Совета министров Республики Крым от 5 февраля 2015 года № 69-р «Об утверждении Перечня особо охраняемых природных территорий регионального значения Республики Крым». https://ru.wikipedia.org/wiki/Керчь-Еникальский_канал

Садогурский С. Е. Макрофитобентос водоёмов острова Тузла и прилегающих морских акваторий (Керченский пролив, Украина) // Альгология. – 2006. – Т. 16, № 3. – С. 337–354.

Сапожников В. В., Аржанова Н. В., Лапина Н. М., Агатова А. И., Торгунова Н. И., Зозуля Н. М., Бондаренко Л. Г., Вишневский С. Л., Радченко С. В., Рой В. И., Столярский С. И., Полонский В. Е. Комплексные экологические исследования Керченского пролива и Таманского залива после катастрофы танкера с мазутом (2007–2010 гг.) // Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Среда обитания водных биологических ресурсов. – 2013. – Т. 150. – С. 65–77.

Симакова У. В., Ковалева М. А., Семин В. Л., Тимофеев В. А., Копий В. Г., Колочкина Г. А. Инвазивный двустворчатый моллюск *Arcuatula senhousia* в Керченском проливе: новый этап инвазии // Морские исследования и образование (MARESEDU-2021): труды X Междунар. науч.-практ. конф. (Москва 25–29 октября 2021 г.) – Москва, 2021. – Т. 2 (III). – С. 218–223.

Спиридонов В. А., Колочкина Г. А., Беляев Н. А., Басин А. Б., Козловский В. В. Современное состояние макрозообентоса ультрамелководной зоны Таманского залива Азовского моря // Океанология. Морская биология. – 2016. – Т. 56, № 2. – С. 266–277.

Терентьев А. С., Семик А. М. Макрозообентос косы Тузла (Керченский пролив) в летний период 2013 года // Экосистемы. – 2019. – 20 (50). – С. 82–91.

- Терентьев А. С., Колесников М. В. Донные сообщества Керченского пролива Чёрного моря // Труды государственного океанографического института. – 2021. – Т. 222. – С. 251–270.
- Терентьев А. С. Реакция массовых видов зообентоса на заиление Керченского предпроливья Чёрного моря // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – № 11. – С. 235–246.
- Фащук Д. Я., Петренко О. А. Керченский пролив – важнейшая транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-Черноморского бассейна // Юг России: экология, развитие. – 2008. – № 1. – С. 16–24.
- Фащук Д. Я., Ковальчук С. К., Терентьев А. С., Дубинец Г. А., Крискевич Л. В. Изменения прибрежной зоны Чёрного моря в Керченском проливе и ее экологические последствия // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2013. – № 5. – С. 125–138.
- Щербак С. С., Лаврова О. Ю., Митягина М. И. Возможности спутникового дистанционного зондирования для изучения влияния атмосферных процессов на формирование течений в Керченском проливе // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2007. – Т. 1, вып. 4. – С. 376–383.
- Chao A., Chiu C. H. (2016a). Nonparametric Estimation and Comparison of Species Richness <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/paper/114.pdf>
- Chao, A. Chiu, C. H. (2016b). Species richness: estimation and comparison. Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. – P. 1–26. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/paper/119.pdf>
- Fashchuk D. Ya. Marine Ecological Geography. Theory and Experience.– Environmental Science and Engineering. – Berlin, Heidelberg: Springer – Verlag, 2011. – 433 p.
- Grintsov V., Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. – Sevastopol: Digit Print, 2011. – 151 p.
- Kolyuchkina G. A., Spiridonov V. A., Basin A. B., Kozlovskii V. V., Simakova U. V. Long-Term Changes of Taman Bay Macrozoobenthic Communities // 4th Black Sea Scientific Conference Black Sea – Challenges Towards Good Environmental Status (Constanța, Romania, 28–31 October 2013). – Constanța, 2013. – С. 82–84.
- McDonald J. I., Wells F. E. Results of a 2007 survey of the Swan River region for four introduced marine species. – Fisheries Research Report No 189. – Western Australia, North Beach: Department of Fisheries, Western Australia, 2009. – 24 p.
- Micu D. Annotated checklist of the marine Mollusca from the Romanian Black Sea // In: International workshop on Black Sea Benthos / [Eds. Bayram Öztürk, Vadim O. Mokievsky, Bülent Topaloğlu]. – Topaloglu (Istanbul, Turkey, 19–23 April 2004). – Istanbul, Turkey, 2004a. – P. 84–149.
- Micu D. First record of *Musculista senhousia* (Brenson in Cantor, 1842) from the Black Sea. – In: Abstracts of the International Symposium of Malacology (Romania, Sibiu, 2004). – Sibiu, 2004b. – P. 47.
- Munari C. Effects of the exotic invader *Musculista senhousia* on benthic communities of two Mediterranean lagoons // Hydrobiologia. – 2008. – Vol. 611, N 1. – P 29–43.
- Otero M., Cebrian E., Francour P., Galil B., Savini D. Monitoring Marine Invasive Species in Mediterranean Marine Protected Areas (MPAs): A strategy and practical guide for managers. – Malaga, Spain: IUCN, 2013. – 136 p.
- Radashevsky V. I., Selifonova Zh. P. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea // Mediterranean Marine Science. – 2013. – N 14 (2). – P. 261–269. DOI: 10.12681/mms.415.
- Slack-Smith S. M., Brearley A. *Musculista senhousia* (Benson, 1842); a mussel recently introduced into the Swan River estuary, Western Australia (Mollusca: Mytilidae) // Records of the Western Australian Museum. – 1987. – Vol. 13, N 2. – P. 225–230.
- Syomin V. L., Kolyuchkina G. A., Ptushkin M. D., Timofeev V. A., Simakova U. V. *Polydora websteri* – a commensal of *Anadara kagoshimensis* in the Azov-Black Sea Region // Russian Journal of Biological Invasions. – 2021. – Vol. 12, iss. 3. – P. 309–316. <https://doi.org/10.1134/S2075111721030139>
- WoRMS Editorial Board (2022): World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022-06-07. DOI:10.14284/170
- Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusc species // Marine ecology. – 1996. – Vol. 17, iss. 1–3. – P. 227 – 236.

Kopiy V. G., Bondarenko L. V., Timofeev V. A., Podzorova D. V., Kovaleva M. A. Macrozoobenthos of the shallow waters of the Kerch Strait and coastal waters of the Taman Peninsula (Azov-Black Sea basin) // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 69–83.

Considering the great importance of the Kerch Strait for the functioning of the ecosystems of the Azov-Black Sea basin, as well as for the implementation of human economic activity, it is relevant to assess the state of its biocenoses. In September 2019 32 species of polychaetes, 27 species of crustaceans, 12 species of Mollusca, 1 species of Phoronidae and not identified to the species Ascidiidae, Chironomidae, Oligochaeta, Platyhelminthes, Nemertea, Actiniidae were found in the coastal zone of the Kerch Strait and the aquatory of the Taman Peninsula (depth 0.5–1.5 m). The largest number of species was recorded on the coast of the Arshintsevskaia Spit (58 species), the smallest (13) – in the water area of the coast near the village of Golubitskaya. The Czekanowski–Sorensen index varied from 0.17 to 0.32, which indicates a low faunal similarity of hydrobionts living in different areas. The average values of abundance and biomass of macrozoobenthos were 4933 ± 3857 ind./m² and 59.85 ± 48.01 g/m², respectively. The trophic structure of macrozoobenthos is represented by poly-, phyto-, detritophages, carnivores and hydrobionts, the food spectrum of which has not been studied. The largest group is polyphages, the smallest number of species belongs to detritophages.

Key words: macrozoobenthos, Kerch Strait, abundance, biomass, trophic structure.

*Поступила в редакцию 24.06.22
Принята к печати 05.08.22*

УДК 581.524.2(470-924.71)

Морфологическая изменчивость *Ambrosia artemisiifolia* в условиях Предгорного Крыма

Омельяненко Т. З.¹, Багрикова Н. А.²

¹ Южный филиал ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений»

Симферополь, Россия

o.tanya-work@yandex.ru

² Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

Ялта, Республика Крым, Россия

nbagrik@mail.ru

Одним из наиболее широко распространённых инвазивных растений в России, демонстрирующих высокую экологическую пластичность, является североамериканский вид – *Ambrosia artemisiifolia* L. В работе представлены сведения о его распространении в Республике Крым. Проведен анализ изменчивости морфометрических параметров 12 ценопопуляций, изученных в 2021 году в различных экотопах Предгорного Крыма. Наибольшие значения морфометрических показателей отмечены в синантропном и рудеральном местообитаниях, где для сообществ характерен выраженный уровень антропогенной нагрузки. Наименьшие средние значения отмечены в синантропизированных сообществах. Наибольшей степенью изменчивости отличались количественные параметры. Минимальной изменчивостью характеризовались качественные параметры генеративной сферы. На основании корреляционного анализа установлено, что наибольшее число очень сильных и сильных связей ($r > 0,71$) характерно для качественных параметров. На основании дискриминантного и кластерного анализов установлено, что наибольшее фенотипическое сходство характерно для ценопопуляций в синантропизированных и рудеральных местообитаниях. Кластерный анализ позволил объединить 12 ценопопуляций в 4 группы. В отдельный кластер выделяется ценопопуляция, описанная в синантропизированном разнотравном сообществе. Она отличается от других ценопопуляций наименьшими средними значениями морфометрических параметров.

Ключевые слова: инвазивное растение, карантинный вид, ценопопуляции, изменчивость, Предгорный Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Попадание чужеземных видов растений в новые условия неизбежно влечет за собой ряд трудно прогнозируемых последствий. Среди них особую роль играют процессы борьбы с аборигенными видами за ресурсы, а также трансформация захваченного пространства, что создает менее благоприятные условия существования слагающих сообщества видов. Некоторые исследователи отмечали, что усиление антропогенного воздействия способствует плавному стиранию границ экологически разнообразных флор (Бурда, 1991; Тохтарь, Петрик, 1993; Тохтарь, 1996), а последующее внедрение агрессивных чужеземных видов ведёт к блокировке сукцессионных процессов и может стать причиной исчезновения доминирующих растительных сообществ (Шварц, 2004). Итогом подобного вмешательства является нарушение естественного хода флорогенеза.

Несмотря на богатый арсенал высокотехнологичных методов, применяемых при изучении чужеродных видов, стоит признать, что достоверно установить комплекс универсальных признаков, способствующих их успешной экспансии, крайне затруднительно. Иногда закономерности, которые лежат в основе успешной инвазии вида в одних условиях, могут оказаться совершенно неприменимы в иных. В связи с этим, особую актуальность представляет изучение изменчивости морфометрической структуры вида в разнообразных биотопах, что позволяет оценить его адаптационные возможности. Подобные исследования приближают к более точному прогнозированию инвазии и ее успешности, способствуют разработке комплекса эффективных мер, а также выбору информативных маркерных

морфологических параметров, детерминирующих популяционную структуру вида в определенных условиях.

В России одним из наиболее широко распространенных инвазивных растений, демонстрирующих высокую экологическую пластичность, является североамериканский вид *Ambrosia artemisiifolia* L. В зависимости от условий обитания, растения способны проявлять широкий спектр биоморфологической изменчивости, семенной продуктивности и, как следствие, степени инвазивности. Амброзия полыннолистная входит в перечни карантинных видов ряда стран Азии (Иордания, Казахстан, Узбекистан), Европы (Азербайджан, Беларусь, Российская Федерация, Испания, Швейцария и Украина) и Африки (Египет). Вид включен в перечни ЕАЭС и ЕОКЗР (EPPO Global Database).

В «Биологической флоре Крыма» (Голубев, 1996) *A. artemisiifolia* отнесена к адвентивным видам и указана для предгорного, южнобережного Крыма, Керченского полуострова. Анализ литературных данных, гербарных образцов (YALT и Национального банка-депозитария живых систем «Ноев ковчег») и собственных полевых исследований показал, что в Крыму *A. artemisiifolia* распространена во всех природных зонах и отмечена в Симферопольском, Белогорском, Красногвардейском, Кировском, Нижнегорском, Ленинском, Первомайском, Черноморском, Сакском, Джанкойском, Бахчисарайском, Советском, Краснопереконском, Раздольненском административных районах, а также в пределах Ялтинского, Алуштинского, Судакского, Феодосийского, Евпаторийского городских округов Республики Крым, а также на территории города федерального значения Севастополь (Беляева, Пирогова, 2020; Плантиум, 2022; Global Biodiversity Information Facility, 2022; iNaturalist, 2022).

На территории Крымского полуострова амброзия отмечается в составе настоящих степей и предгорных лесостепей и имеет третий статус инвазивности. Таким образом, она относится к группе чужеродных видов, которые заселяют нарушенные местообитания, и, натурализуясь в них, способна внедряться как в естественные, так и полустественные растительные сообщества (рис. 1) (Багрикова, Скурлатова, 2021).

Цель работы – изучить морфологическую изменчивость *A. artemisiifolia* в различных эколого-ценотических условиях Предгорного Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение 12 качественных и количественных параметров морфоструктуры вида проводилось на 25 средневозрастных растениях по общепринятой методике (Голубев, 1962) в 12 ценопопуляциях в различных эколого-ценотических условиях. Для анализа применялся метод, предложенный С.А. Мамаевым (1985), по которому на основании показателя коэффициента вариации (CV, %), выделяются следующие уровни изменчивости признаков: ≤ 7 % – очень низкий; 8–12 % – низкий; 13–20 % – средний; 21–40 % – высокий; более 40 % – очень высокий. Использован индекс фитоценотической пластичности (*I_p*), который рассчитывается по формуле:

$$I_p = \frac{A-B}{A} \times 100 \%,$$

где: *I_p* – индекс фитоценотической пластичности; А и В – максимальные и минимальные средние значения признака соответственно (Злобин, 1989).

Взаимосвязь между параметрами оценивалась по коэффициенту корреляции, значения которого позволили подразделить степень связи на 4 основные группы: *r*>0,8 – очень сильная связь; *r*=0,71–0,8 – сильная связь; *r*=0,61–0,7 – умеренная связь; *r*=0,5–0,6 – слабая связь (Пархоменко, Кашин, 2011). С целью установления фенотипического сходства и/или различия ценопопуляций применялся дискриминантный анализ с учетом расстояния Махаланобиса. Кластерный анализ проводился с использованием иерархической классификации и

кластеризации методом k-средних с применением метода Варда и учетом Евклидова расстояния. Статистическая обработка выполнена с помощью пакетов программ MS Excel 10 и STATISTICA 10.

Исследование проводилось в Симферопольском и Белогорском административных районах, входящих в юго-западный и центральный предгорные агроклиматические районы Крыма (Опанасенко и др., 2015).

ЦП 1. 45.067234 N, 34.452202 E. Белогорский район, сельское поселение Ароматное. Синантропное сообщество на окраине поля зерновых, где сформировались монодоминантные заросли амброзии. Общее проективное покрытие (ОПП) – 100 %, *A. artemisiifolia* – 95 %.

ЦП 2. 45.062491 N, 34.496496 E. Белогорский район, сельское поселение Зеленогорье. Сегетальное сообщество на убранном поле зерновых. У многих растений при уборке урожая был обрезан главный побег, в связи с чем сформировались боковые побеги. По осям мужских соцветий развивались дополнительные ответвления с расположенными на них корзинками и завязями. ОПП – 80 %, *A. artemisiifolia* – 20–30 %.

ЦП 3. 45.07693 N, 34.459225 E. Белогорский район, сельское поселение Зеленогорье. Синантропное сообщество вблизи заброшенного поля зерновых. ОПП – 100 %, *A. artemisiifolia* – 50 %.

ЦП 4. 45.032225 N, 34.345765 E. Белогорский район, сельское поселение Крымская Роза. Ценопопуляция расположена в пределах синантропизированного сообщества в составе сосняка, внутри которого был отмечен крупный перекопанный участок, где были удалены все древесные растения (рис. 1f). В результате этого по периферии антропогенно нарушенного участка, произрастает лесное сообщество, в состав которого внедрились синантропные представители. Единичные особи амброзии распространились вглубь соснового леса на расстоянии до 150 м от основной части ценопопуляции. ОПП – 90 %, *A. artemisiifolia* – 45–50 %.

ЦП 5. 45.051978 N, 34.593475 E. г. Белогорск, ул. Гагарина. Рудеральное сообщество у гаражного кооператива (рис 1e). ОПП – 90 %, *A. artemisiifolia* – 75 %.

ЦП 6. 44.945249 N, 34.226144 E. Симферопольский район, рудеральное местообитание вдоль трассы Трудовое – Денисовка, вблизи Таврической ТЭС. Ценопопуляция представлена очень мелкими особями. ОПП – 90 %, *A. artemisiifolia* – 15–20 %.

ЦП 7. 45.13868 N, 34.600539 E. Белогорский район, с. Вишенное. Рудеральное сообщество у частного домовладения, ОПП – 90 %, *A. artemisiifolia* – 50 %.

ЦП 8. 45.067551 N, 34.569867 E. г. Белогорск. Рудеральное сообщество на обочине трассы «Таврида», вблизи ул. Муарема Мартынова. Ценопопуляция представлена относительно мелкими особями. У большинства растений отсутствовал главный побег, выражены побеги 2-го порядка. Для некоторых особей отмечены многочисленные женские цветки, мужские корзинки практически отсутствовали. ОПП – 55 %, *A. artemisiifolia* – 10–15 %.

ЦП 9. 45.06482 N, 34.476316 E. Белогорский район, с. Русаковка, вблизи лесного массива Кара-Куш (рис 1a). Синантропное сообщество между краем поля подсолнечника и трассой «Таврида». ОПП – 100 %, *A. artemisiifolia* – до 70–90 %.

ЦП 10. 44.59817 N, 34.74348 E. Симферопольский район, трасса 35А-002 (поворот с Симферопольской объездной дороги (Мирное – Дубки) в сторону пос. Айкавана). Рудеральное местообитание. У многих растений были скошены побеги, при этом у части растений отсутствовали мужские корзинки, а на их месте выявлены многочисленные женские цветки. ОПП – 85 %, *A. artemisiifolia* – 40 %.

ЦП 11. 45.06482 N, 34.476316 E, Белогорский район, А-291, 169-й километр. Синантропное сообщество между краем поля подсолнечника и трассой «Таврида». У многих особей были скошены главные побеги. ОПП – 90–100 %, *A. artemisiifolia* – до 80 %.

ЦП 12. 45.027827 N, 34.426989 E. Белогорский район, сельское поселение Зеленогорье, дорога в с. Межгорье. Синантропизированное разнотравное сообщество, используемое для сенозаготовки. ОПП – 80 %, *A. artemisiifolia* – до 20 %.



Рис. 1. *Ambrosia artemisiifolia* в различных экотопах Предгорного Крыма

a – синантропное сообщество между краем поля подсолнечника и трассой «Таврида»; *b* – синантропное монодоминантное сообщество между с/х угодьями Белогорского района; *c* – единичные особи *Ambrosia artemisiifolia* в границах городской территории г. Белогорска; *d* – сеgetальное сообщество в Симферопольском районе; *e* – рудеральное сообщество около гаражного кооператива Белогорского района; *f* – синантропизированное сообщество на окраине соснового леса Белогорского района.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшие значения качественных (высота растения, длина и ширина листа, длина мужского верхушечного соцветия и диаметр мужской корзинки) и количественных (количество листьев и плодов на одно растение) морфометрических параметров отмечены для ЦП 7, описанной в рудеральном сообществе у частного домовладения, где ОПП – 90 %, а на *A. artemisiifolia* приходится 50 %. В ЦП 9 в синантропном сообществе между краем поля подсолнечника и трассой «Таврида» наибольшие значения характерны для диаметра побега, количества ветвлений и количества мужских корзинок в соцветии. Для ЦП 3 в синантропном сообществе с ОПП – 100 %, из которых на *A. artemisiifolia* приходится 50 %, установлено, что такие параметры, как количество мужских корзинок в соцветии, длина и ширина плода, отличаются высокими показателями (табл. 1).

Значения некоторых параметров заметно превышают средние показатели, представленные в таблице 1. Например, в ЦП 9 отмечались наибольшая высота – 138 см и

наибольшее количество листьев – более 1500 шт., а максимальное количество ветвлений было выявлено в ЦП 7 – 41 шт. Максимальное значение семенной продуктивности было характерно для некоторых особей в ЦП 9 и достигало 12760 шт.

Таким образом, наибольшие значения морфометрических показателей отмечены в синантропных, в том числе рудеральных сообществах Белогорского района с выраженным уровнем антропогенного пресса.

Практически все параметры особей ЦП 12, произрастающих в составе синантропизированного сообщества, где при ОПП 80 % на *A. artemisiifolia* приходится до 20 %, характеризуются наименьшими средними значениями. Можно предположить, что при высокой плотности травостоя представители семейств *Roaceae* и *Fabaceae* в этом сообществе за счет своей засухоустойчивости и выраженной конкурентной способности за разнообразные ресурсы среды, препятствуют внедрению и развитию *A. artemisiifolia*. Помимо этого, причинами миниатюризации особей амброзии могут являться сухость почв и бедность субстрата.

При сравнении морфометрических параметров растений амброзии в разных регионах Российской Федерации выявлены некоторые особенности.

В условиях Предгорного Крыма в 2009–2010 годах высота растений изменялась от $24,2 \pm 0,9$ до $99,5 \pm 0,3$ см (Жалдак, 2011), в рамках настоящего исследования в 2021 году средние значения варьировали в пределах от $18,8 \pm 1$ до $96,9 \pm 7,1$ см, что свидетельствует о стабильности указанного показателя.

В Приморском крае высота растений достигает 2 м, при этом средние значения варьируют от 1,0 до 1,2 м (Кудрявцева и др., 2018), что значительно превышает значения, полученные в условиях Предгорного Крыма. В условиях Республики Башкортостан в с. Ермолаево высота растений в среднем составляла $71,2 \pm 9,6$ см (Абрамова, 2014), что соответствует значениям, описанным в синантропизированном и рудеральном сообществах Предгорного Крыма. В Кабардино-Балкарской Республике высота растений варьировала в зависимости от условий произрастания: в нарушенных рудеральных сообществах достигала всего $10,2 \pm 4,1$ см; в естественных луговых фитоценозах изменялась от $12,2 \pm 3,1$ до $48,4 \pm 12,3$ см; в полуестественных фитоценозах – от $20,6 \pm 1,9$ до $82,4 \pm 6,4$ см; на сорных местах – от $56,2 \pm 5,2$ до $138,6 \pm 1$ см (Чадаева и др., 2018). На основании того, что в синантропизированном сообществе Предгорного Крыма наименьшая высота растений составляла 10,2 см, а в синантропном сообществе высота самых крупных особей достигала 138 см, можно сделать вывод о том, что диапазон указанного параметра в Предгорном Крыму сходен с размахом, указанным в сорных и рудеральных сообществах Кабардино-Балкарской Республики.

Средние значения высоты растений в рудеральных и синантропных условиях Предгорного Крыма, в целом, соответствуют средним показателям высоты особей, описанных в Московской области, которые варьируют от 78 до 105 см (Петрова, 2019).

В Симферопольском и Белогорском районах в 2021 году размах длины и ширины листа находился в сравнительно широких пределах: средние значения длины листа варьировали от 3,1 до 13,3 см, ширины – от 1,7 до 8,1 см. В приведенный диапазон попадают и результаты, полученные в условиях Предгорного Крыма в 2009–2010 годах: длина листа – от $4,7 \pm 0,6$ до $6,9 \pm 0,9$ см, ширина – от $3,5 \pm 0,2$ до $5 \pm 0,3$ см (Жалдак, 2011). В Московской области указанные параметры также менялись в более узких пределах: длина листа – от 9 до 11 см, ширина – от 8 до 10 см (Петрова, 2019).

Морфометрические значения плодов амброзии в Предгорном Крыму (длина – от $3,3 \pm 0,1$ до $4,5 \pm 0,2$ мм; ширина – от $1,9 \pm 0,1$ до $2,3 \pm 0,2$ мм) несколько превышают показатели, установленные для плодов, собранных в Белгородской области России, где длина варьировала от $3,42 \pm 0,12$ до $3,64 \pm 0,09$ мм; ширина – от $1,9 \pm 0,06$ до $2,16 \pm 0,06$ мм (Тохтарь, 2012). При этом, полученные в 2021 году данные уступают значениям, описанных в более ранних исследованиях в Предгорном Крыму, где длина плода достигала $4,8 \pm 0,05$ мм (Жалдак, 2011). Однако в 2009–2010 годах семенная продуктивность вида достигала $371,4 \pm 10,1$ шт., тогда как в 2021 году средние значения данного показателя варьировали от 38,8 до 4036,2 шт. Таким

образом, при сравнительно сходных эколого-ценотических условиях и морфометрических показателях вида, количественные репродуктивные параметры в 2021 году достигали значительно более высоких значений.

На основании проведенного анализа можно сделать заключение, что *A. artemisiifolia* демонстрирует широкий диапазон значений морфометрических параметров, как в сравнительно сходных условиях южных регионов РФ, так и в более северных районах.

В рамках настоящего исследования, во всех изученных ценопопуляциях максимальный размах варьирования и очень высокая изменчивость характерны для количественных параметров: количества ветвлений (31–97 %), количества листьев (36–97 %) и количества плодов на одно растение (57–99 %), которые относятся к наиболее адаптивным и пластичным. Наименьший размах варьирования отмечен для ширины листа (19–30 %), что свидетельствует о сравнительной устойчивости этого параметра в разнообразных экотопах.

Высокие значения коэффициента вариации (CV – от 17 до 54 %) выявлены для высоты растения, диаметра побега, длины и ширины листа, длины мужского соцветия, а также количества мужских корзинок. Средние значения (2–36 %) характерны для диаметра мужской корзинки, низкие (0–19 %) – для ширины плода, очень низкие (0–16 %) – для длины плода (табл. 1).

Полученные данные подтверждают результаты анализа фитоценотической пластичности ($I_p=17-99\%$, в среднем – 69 %). Высокие индексы пластичности отмечались для всех параметров, кроме диаметра корзинки, длины и ширины плода. На основании этого можно сделать вывод, что качественные признаки генеративной сферы являются достаточно автономными и наименее чувствительными к изменениям среды, конкурентной нагрузке и антропогенному прессу. Они обусловлены преимущественно диапазоном генетических возможностей и не отражают общего состояния вида как восприимчивой системы.

Анализ изменчивости показал, что максимальное число наибольших значений коэффициента вариации выявлено в ЦП 7 и ЦП 8, описанных в рудеральных сообществах. Для ЦП 7 наибольшие показатели изменчивости выявлены для таких показателей как диаметр побега, количество листьев, а также длина и ширина листа; в ЦП 8 – для количества ветвлений и плодов, что обусловлено присутствием особей с обрезанными главными побегами.

Для ЦП 12, имеющей наименьшие значения морфометрических показателей, отмечается выраженная изменчивость для количества ветвлений, длины мужского соцветия, количества мужских корзинок и плодов. Это свидетельствует о том, что в экстремальных условиях вид проявляет выраженную гетерогенность элементов размножения, что увеличивает вероятность формирования жизнеспособных генеративных структур. В ЦП 3, описанной в синантропном сообществе, наибольшее значение коэффициента вариации (CV) установлено для высоты растения, которая варьировала от 27 до 88 см. Можно предположить, что монодоминантность сообщества способствовала беспрепятственному формированию нескольких генераций. Однако особи, которые развивались в более поздние сроки, не успели нарастить достаточную биомассу и перешли к фазам цветения и плодоношения практически одновременно с растениями более ранних сроков развития.

В ЦП 11, также описанной в синантропном сообществе, наибольшие значения CV отмечались для диаметра мужской корзинки и длины плода. Высокая степень изменчивости указанных параметров может являться следствием агротехнических мероприятий, в результате которых были обрезаны главные побеги растений. Это привело к формированию побегов второго порядка и, как следствие, выраженной морфометрической неоднородности генеративных структур.

Таким образом, при различных уровнях антропогенной и конкурентной нагрузок, вид демонстрирует свои адаптационные возможности через указанные параметры.

Между морфометрическими показателями во всех изученных ЦП наибольшее количество очень сильных положительных связей ($r>0,8$) было отмечено между длиной листа (5) и двумя качественными признаками: шириной листа (6) и высотой побега (1) (табл. 2). Наибольшее число сильных корреляционных связей ($r=0,71-0,8$) проявлялось между высотой растения (1) и тремя качественными признаками: диаметром побега (2), шириной листа (6) и

длиной мужского верхушечного соцветия (7). Такое же число сильных связей было отмечено между длиной мужского верхушечного соцветия (7), высотой растения (1), длиной листа (5) и его шириной (6). Таким образом, очень сильные и сильные корреляционные связи отмечаются внутри комплекса качественных параметров.

Таблица 2

Корреляционные связи морфометрических параметров всех ценопопуляций
Ambrosia artemisiifolia в 2021 году

Параметры	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	0,73	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	0,66	0,66	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	0,56	0,72	0,53	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–
5	0,81	0,58	0,58	0,41	0,00	–	–	–	–	–	–	–
6	0,78	0,63	0,59	0,46	0,93	0,00	–	–	–	–	–	–
7	0,77	0,59	0,51	0,35	0,75	0,73	0,00	–	–	–	–	–
8	0,56	0,39	0,44	0,25	0,54	0,5	0,63	0,00	–	–	–	–
9	0,25	0,43	0,3	0,31	0,27	0,34	0,38	0,13	0,00	–	–	–
10	0,47	0,63	0,36	0,7	0,32	0,36	0,32	0,13	0,2	0,00	–	–
11	0,24	0,25	0,21	0,15	0,23	0,26	0,26	0,22	0,4	0,06	0,00	–
12	0,12	0,24	0,14	0,2	0,09	0,14	0,17	0,04	0,29	0,13	0,5	0

Примечание к таблице. 1 – высота растения, см; 2 – диаметр побега, мм; 3 – количество ветвлений, шт.; 4 – количество листьев, шт.; 5 – длина листа, см; 6 – ширина листа, см; 7 – длина мужского верхушечного соцветия, см; 8 – количество мужских корзинок в соцветии, шт.; 9 – диаметр мужской (нижней в соцветии) корзинки, мм; 10 – количество плодов на одно растение, шт.; 11 – длина плода, мм; 12 – ширина плода, мм.

Максимальное количество умеренных связей ($r=0,61-0,7$) свойственно для диаметра побега (2), количества ветвлений (3) и количества плодов (10) с другими вегетативными и генеративными признаками. Наибольшее число слабых связей ($r=0,5-0,6$) отмечалось для количества ветвлений (3) как с качественными, так и количественными вегетативными и генеративными параметрами.

Для признаков, коэффициент корреляции которых $<0,5$, выраженной взаимосвязи не отмечается. Например, для такого параметра, как диаметр мужской корзинки (9), не наблюдается ни одной корреляции, где r превышал бы 0,43. Для длины и ширины плода отмечается умеренная связь относительно друг друга, при этом от остальных параметров вида указанные признаки являются независимыми. Для семенной продуктивности отмечено две умеренных связи: с диаметром побега и количеством листьев. Со всеми остальными параметрами отмечается незначительная связь.

Изученные ценопопуляции статистически достоверно различаются в пространстве дискриминантных функций ($p<0,01$). На основании анализа квадратов расстояний Махаланобиса, установлено, что максимальные различия выявлены между ЦП 7 и ЦП 1–3, 6, 8, 10, 11, а также между ЦП 12 и ЦП 4, 5, 7, 9. При этом наибольшее расстояние отмечено непосредственно между ЦП 7 и ЦП 12 (61, 82). Таким образом, две указанные ценопопуляции являются наиболее фенотипически различными, как относительно друг друга, так и с остальными ценопопуляциями. ЦП 7 исследовалась в условиях выраженной нарушенности, в которой вид занимал одно из доминирующих положений в сообществе; ЦП 12, изученная при относительной сухости почв и высокой конкуренции со злаковыми и бобовыми видами, демонстрировала незначительную долю участия в сообществе и наименьшие средние значения, что подтверждает достоверность различий между указанными ценопопуляциями.

Минимальное расстояние отмечено между ЦП 1 и ЦП 2 (3,23), что отражает значительное сходство этих ценопопуляций. Оба сообщества связаны с сегетальной растительностью, при этом ЦП 1 описана на периферии поля, ЦП 2 – на убранном поле зерновых. Отрастание побегов второго порядка после скашивания растений в ЦП 2 способствовало тому, что

некоторые параметры особей превышают таковые у растений, изученных в рудеральных, синантропных и синантропизированных сообществах. В частности, это прослеживается при рассмотрении таких параметров, как количество листьев и количество мужских корзинок в соцветии. Незначительное расстояние отмечено между ЦП 4 и ЦП 5 (3,83), при том, что условия местообитаний, время заноса вида и стадии сукцессионного процесса значительно различаются.

На основании кластерного анализа была построена дендрограмма, которая демонстрирует степени сходства и различия изученных ценопопуляций (рис. 2).

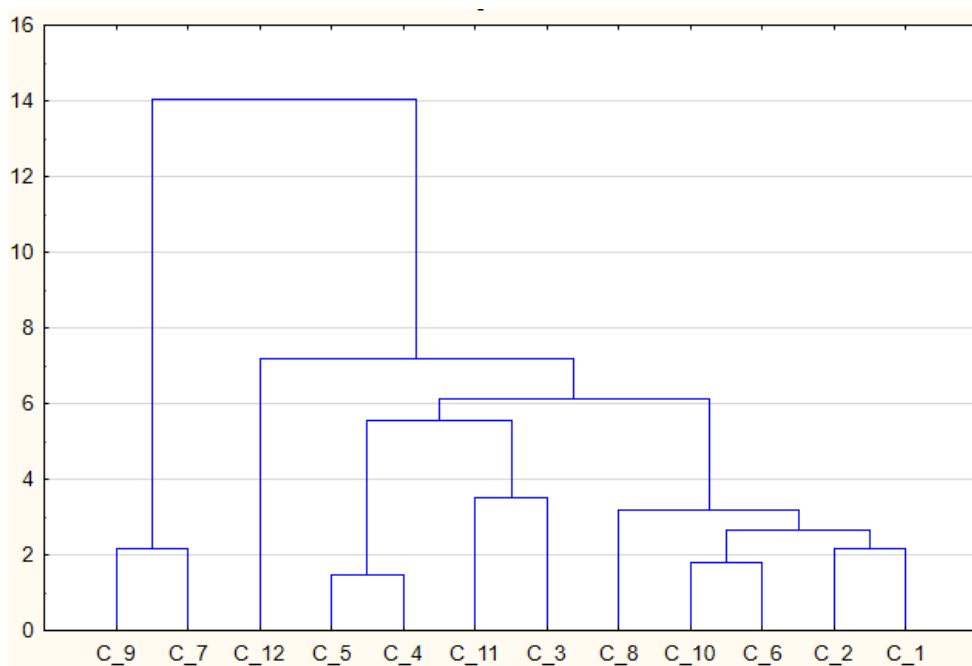


Рис. 2. Дендрограмма дифференциации ценопопуляций *Ambrosia artemisiifolia*
По оси абсцисс – № ценопопуляций, по оси ординат – Евклидово расстояние.

Согласно кластеризации методом k-средних ценопопуляции можно разделить на 4 кластера (табл. 3). При этом в первый кластер вошли ЦП 3, ЦП 4 и ЦП 5. Сходство ценопопуляций, в значительной мере, определено такими параметрами, как высота растения, количество ветвлений, длина и ширина листа, длина мужского соцветия и количество мужских корзинок в соцветии. В этих ценопопуляциях, описанных в синантропных, синантропизированных и рудеральных сообществах в Белогорском районе, при ОПП от 90 до 100 % на *A. artemisiifolia* приходилось от 50 до 75 % покрытия.

Таблица 3

Элементы кластеров согласно кластеризации методом k-средних

1 кластер	Расстояние до центра кластера	2 кластер	Расстояние до центра кластера	3 кластер	Расстояние до центра кластера	4 кластер	Расстояние до центра кластера
ЦП 3	0,78	ЦП 1	0,48	ЦП 12	0,00	ЦП 7	0,56
ЦП 4	0,45	ЦП 2	0,43			ЦП 9	0,56
ЦП 5	0,42	ЦП 6	0,34				
		ЦП 8	0,61				
		ЦП 10	0,43				
		ЦП 11	0,65				

При детальном анализе значений морфометрических параметров, видно, что наибольшим сходством характеризуются ЦП 4 и ЦП 5, описанные в синантропизированных и рудеральных сообществах, что подтверждается наименьшим значением Евклидова расстояния между ними (1,39) (табл. 4).

Таблица 4

Евклидово расстояние между ценопопуляциями

№ ЦП	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	2,08	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	3,71	4,29	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	2,55	2,76	4,19	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–
5	2,46	3,41	4,02	1,39	0,00	–	–	–	–	–	–	–
6	2,16	2,33	4,23	3,61	3,52	0,00	–	–	–	–	–	–
7	6,50	7,88	6,15	6,99	6,16	7,37	0,0	–	–	–	–	–
8	3,55	2,19	5,47	3,45	4,13	2,70	8,7	0,00	–	–	–	–
9	4,64	6,29	4,40	5,32	4,59	5,84	3,9	7,26	0,00	–	–	–
10	2,28	2,43	4,55	3,33	3,52	1,74	7,5	2,65	5,83	0,00	–	–
11	2,87	3,33	3,45	3,64	3,53	2,50	6,4	3,63	4,49	3,16	0,00	–
12	5,57	4,74	7,72	5,12	5,97	5,09	10,5	3,37	8,76	4,31	5,64	0,0

Кластерный анализ позволил внести некоторые коррективы в трактование полученной дендрограммы. В частности, ЦП 11, которая на рисунке 2 представлена в общем кластере (ЦП 3, 4, 5 и 11), действительно имеет малое расстояние с ЦП 3, что выражается в близких значениях таких параметров, как высота растения, диаметр побега, количество листьев, длина листа, длина мужского верхушечного соцветия, диаметр корзинки, количество плодов и ширина плода. Обе ценопопуляции изучались в синантропных условиях.

Однако по данным кластеризации методом *k*-средних, ЦП 11 попадает во второй кластер. Анализ морфометрических показателей позволяет говорить, что для ЦП 11 отмечается наибольшее число близких значений с ЦП 1, ЦП 6 и ЦП 10, которые изучались в синантропных и рудеральных местообитаниях. Среди указанных ценопопуляций, наибольшим сходством характеризуются ЦП 10 и ЦП 6 (1,74) (табл. 4), что выражается в близких значениях большинства показателей, за исключением количества ветвлений и плодов. Обе ценопопуляции произрастают в рудеральных условиях в Симферопольском районе.

Несколько в меньшей мере сходство отмечено для ЦП 1 и ЦП 2 (2,08), изученных в синантропных и сеgetальных сообществах в Белогорском районе. Достаточно близкими можно считать ЦП 2 и 8 (2,19), произрастающие в сеgetальных и рудеральных местообитаниях. Помимо этого, сравнительно сходными являются ценопопуляции в рудеральных сообществах обоих районов – ЦП 8 и ЦП 10 (2,65). Ценопопуляции данного кластера в большей мере приурочены к рудеральным и синантропным условиям, в меньшей – к сеgetальным. Таким образом, ценопопуляции, объединенные во 2-й кластер, характерны для фитоценозов, испытывающих высокий уровень антропогенного пресса, в которых при ОПП от 55 до 100 %, на амброзию приходилось от 10 до 95 % покрытия.

На равном отдалении от центра 4-го кластера находится две образующие его ценопопуляции (ЦП 7 и ЦП 9), которые сходны по большинству параметров. Данные ценопопуляции отмечались в рудеральных и синантропных условиях Белогорского района, где на *A. artemisiifolia* приходилось от 50 до 90 %. Стоит отметить, что Евклидово расстояние между указанными ценопопуляциями составляет 3,9 и является наименьшим для этих

ценопопуляций. При этом для ЦП 7 со всеми остальными ценопопуляциями (кроме ЦП 3 и ЦП 9) отмечаются значительные расстояния (от 6,2 до 10,5), что характеризует ЦП 7 как одну из наиболее обособленных ценопопуляций.

ЦП 12 занимает промежуточное место между ценопопуляциями, входящими во 2-ой и 4-ый кластеры и имеет наибольшее сходство с ценопопуляциями 2-го кластера. Однако относительно невысокие показатели габитуса и семенной продуктивности особей ЦП 12 не позволили отнести ее ни к одному кластеру. Наибольшее Евклидово расстояние отмечено между ЦП 12 и ЦП 3 (7,7), ЦП 7 (10,5), а также ЦП 9 (8,8), что характеризует их как наиболее отдаленные друг от друга. Наименьшее расстояние отмечено между ЦП 8 и ЦП 12 (3,37), что подтверждается некоторым сходством средних значений таких параметров, как высота растения, диаметр побега, количество листьев, длина и ширина листа, а также количество мужских корзинок в соцветии. Важно отметить, что проективное покрытие особей ценопопуляций также сходны – 15 и 20 %, соответственно. Таким образом, можно сделать вывод о том, что даже в разнообразных условиях произрастания, но при сходной степени конкуренции за ресурсы, может проявляться сходство растений по морфометрическим параметрам.

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований установлено:

Вид обладает широким диапазоном значений морфометрических параметров вегетативных и генеративных органов, как в сравнительно сходных условиях, так и в достаточно отдаленных регионах Российской Федерации.

Наибольшими значениями морфометрических показателей характеризуется ценопопуляция, описанные в рудеральных и синантропных сообществах Белогорского района. Наименьшими значениями отличались особи, описанные в синантропизированном разнотравном сообществе, используемом для сенозаготовки.

Наибольший размах изменчивости и коэффициент вариации отмечены для количественных параметров вида. Наименьшей изменчивостью отличаются такие генеративные параметры, как длина и ширина плода, что говорит о выраженной стабильности этих показателей.

Наибольшее число сильных корреляционных связей было отмечено между высотой растения с диаметром побега, шириной листа и длиной мужского соцветия, что свидетельствует об их высокой согласованной изменчивости.

Наиболее фенотипически близкими согласно дискриминатному анализу можно считать ЦП 1 и 2, которые отмечались в синантропных и сегетальных сообществах Белогорского района. При этом, максимально отдаленными можно считать ЦП 7 и ЦП 12, изученных в рудеральных и синантропизированных условиях, соответственно.

По результатам кластерного анализа выделено 4 группы. Наибольшим сходством отличались ценопопуляции, которые отмечались преимущественно в условиях с выраженной антропогенной нагрузкой. Наименьшее Евклидово расстояние выявлено между ЦП 4 и 5, описанных в синантропизированных и рудеральных сообществах Белогорского района, что характеризует их как наиболее сходные.

Список литературы

- Абрамова Л. М. Синантропизация растительности: закономерности и возможности управления процессом (на примере Республики Башкортостан): автореф. дис. ... докт. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника, 03.00.16 Экология. – Пермь: Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2014. – 45 с.
- Багрикова Н. А., Скурлатова М. В. Материалы к «чёрной книге» флоры Крымского полуострова // Российский журнал биологических инвазий. – 2021. – Т. 14, № 2. – С. 16–31. DOI: 10.13140/RG.2.2.24139.72486
- Беляева С. Н., Пирогова М. Е. Амброзия в Крыму: возможности элиминационной терапии // Вестник физиотерапии и курортологии. – 2020. – Т. 26, № 2. – С. 62–67.
- Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры / [Отв. ред. Кондратюк Е. Н]. – Киев: Наук. думка, 1991. – 168 с.

- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта, НБС–ННЦ, 1996. – 126 с.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи. Часть I. Биоморфология подземных органов // Труды Центрально-Черноземного госзаповедника. – Воронеж: изд-во Воронежского ун-та, 1962. – Вып. 7. – С. 318–359.
- Депозитарий живых систем «Ноев ковчег» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://plant.depo.msu> (просмотрено 11.02.2022)
- Жалдак С. Н. Эколого-ценотические особенности *Ambrosia artemisiifolia* в условиях Предгорного Крыма // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2011. – № 5 (24). – С. 66–70.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы ценотических популяций растений. – Казань: Казанский университет, 1989. – 146 с.
- Кудрявцева Е. П., Базарова В. Б., Лящевская М.С., Мохова Л.М. Амброзия полыннолистная: современное распространение, структура сообществ и присутствие в голоценовых отложениях Приморского края (юг Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. – 2018. – № 66. – С. 125–146. DOI: 10.25221/kl.66.5
- Мамаев С. А. Основы проблемы исследования внутривидовой изменчивости растений // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск, 1985. – С. 3–8.
- Опанасенко Н. Е., Костенко И. В., Евтушенко А. П. Агрэкологические ресурсы и районирование степного и предгорного Крыма под плодовые культуры. – Симферополь: ООО Издательство «Научный мир», 2015. – С. 70–80.
- Пархоменко В. М., Кашин А. С. Состояние ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. в Саратовской области: Изменчивость морфометрических признаков и стратегия выживания // Растительные ресурсы. – 2011. – Т. 47, вып. 4. – С. 1–18.
- Петрова С. Е. Онтогенез карантинных инвазионных сорняков *Ambrosia artemisiifolia* L. и *A. trifida* L. (Asteraceae) в Московской области // Российский журнал биологических инвазий. – 2019. – Т. 12, № 3. – С. 80–95.
- Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. 2007–2022 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.plantarium.ru> (просмотрено 20.03.2022)
- Тохтарь В. К. Дополнение к адвентивной флоре Юго-востока Украины // Украинский ботанический журнал. – 1996. – Т. 53, № 6. – С. 687–690.
- Тохтарь В. К., Волобуева Ю. Е. Изменчивость семян *Ambrosia artemisiifolia* L. различного географического происхождения // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2012. – № 21 (140). – С. 19–22.
- Тохтарь В. К., Петрик С. П. Одновременное появление адвентивных видов в разных регионах Украины // Украинский ботанический журнал. – 1993. – Т. 50, № 1. – С. 110–112.
- Чадаева В. А., Шахагасоева К. А., Цепкова Н. Л., Шахагасоев С. Х. Мониторинг распространения *Ambrosia artemisiifolia* L. в луговых фитоценозах Кабардино-Балкарской Республики (Центральный Кавказ) // Российский журнал биологических инвазий. – 2018. – Т. 11, № 1. – С. 130–142.
- Шварц Е. А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. – 112 с.
- EPPO Global Database [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://gd.eppo.int> (просмотрено 10.03.2022)
- Global Biodiversity Information Facility [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.gbif.org> (просмотрено 01.04.2022)
- iNaturalist [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.inaturalist.org> (просмотрено 20.03.2022)

Omelyanenko T. Z., Bagrikova N. A. Morphological variability of *Ambrosia artemisiifolia* in the Foothill Crimea // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 84–94.

Ambrosia artemisiifolia L. is a North American species and one of the most widespread invasive plants in Russia, demonstrating high ecological plasticity. The paper presents the data about its distribution in the Republic of Crimea. The analysis of the variability of morphometric parameters of 12 cenopopulations studied in various ecotopes of the Foothill Crimea in 2021 was carried out. The highest values of morphometric indicators were registered in synanthropic and ruderal habitats, where communities are characterized by a significant level of anthropogenic load. The lowest average values were observed in synanthropized communities. Quantitative parameters have the greatest degree of variability. The qualitative parameters of the generative sphere were characterized by minimal variability. The correlation analysis revealed that the largest number of very strong and strong ties ($r > 0.71$) was typical for qualitative parameters. Based on discriminant and cluster analyses, it was found that the greatest phenotypic similarity was specific for cenopopulations in synanthropized and ruderal habitats. Cluster analysis let the researchers combine 12 cenopopulations into four groups. The cenopopulation described in the synanthropized mixed-grass community was selected to a separate cluster. It differs from other cenopopulations by the lowest average values of morphometric parameters.

Key words: invasive plant, quarantine species, cenopopulations, variability, Foothill Crimea.

Поступила в редакцию 24.05.22
Принята к печати 23.06.22

УДК: 582.573.16(470.311)

Особенности реализации семенной продуктивности лука стебельчатого *Allium stipitatum* Regel при интродукции в Московской области

Иванова М. И., Бухаров А. Ф., Кашлева А. И., Еремина Н. А.

Федеральный научный центр овощеводства – Всероссийский научно-исследовательский институт овощеводства
Верея, Раменский район, Московская область, Россия
ivanova_170@mail.ru; afb56@mail.ru; vniioh@yandex.ru

Проведен анализ направленности изменений показателей семенной продуктивности лука стебельчатого (*Allium stipitatum*) в условиях искусственного фитоценоза *ex situ* Московской области. Выявлено, что у двух генотипов (№ 235 – с белыми листочками околоцветника и № 237 – с фиолетовыми листочками околоцветника) *A. stipitatum* завязываемость плодов в среднем составила 67,1 и 73,9 %, осемененность плодов – 5,3 и 5,1 шт./плод, реальная семенная продуктивность – 6,7 и 9,4 г/растение, масса 1000 семян – 7,7 и 7,4 г соответственно. Коэффициент вариации числа семян в соцветии отмечен на уровне 3,4–6,0 %, коэффициента семенификации – 8,3–10,5 %. Остальные изученные параметры имели средний коэффициент вариации. Завязываемость плодов, осемененность плодов и масса 1000 семян возрастали от нижнего яруса к верхнему. Максимальное влияние на реальную и потенциальную семенную продуктивность оказал генотип: 49,6 и 57,8 % соответственно. Высокий репродукционный потенциал в условиях опыта свидетельствует о возможности семеноводства изученных генотипов. Биолого-морфологическая характеристика этого вида ярко отражает его эфемероидную природу, сложившуюся в результате филогенеза в условиях аридного климата Средней Азии.

Ключевые слова: *Allium stipitatum* Regel, завязываемость плодов, семенная продуктивность, масса 1000 семян.

ВВЕДЕНИЕ

Allium L. (Amaryllidaceae J.St.-Hil.: Alliioideae Herb.) – один из крупнейших родов однодольных, насчитывающий более 1000 видов (Govaerts et al., 2020), естественно распространенных по всему северному полушарию (Chase et al., 2016; Friesen, 2022). Основные центры биоразнообразия расположены в аридных и субаридных районах Юго-Западной и Центральной Азии, а также в Средиземноморье. Значительно меньший центр находится в западной части Северной Америки (Chase et al., 2016). Род характеризуется луковичами (часто образующимися на корневищах), заключенными в пленчатые, волокнистые или сетчатые оболочки, свободными или базально сросшимися чашелистиками и обычно субгинобазным столбиком (Friesen et al., 2006). Подавляющее морфологическое разнообразие рода отражает сложная таксономическая структура, состоящая из 15 подродов и 72 секций трех эволюционных линий (Fritsch, Friesen, 2002; Friesen et al., 2006).

Лук стебельчатый (*Allium stipitatum*, subg. *Melanocrommyum*, sect. *Procerallium*, subsect. *Elatae*) произрастает в Турции, Иране и Центральной Азии. Естественно произрастает в нижнем и среднем поясе гор Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Размножается семенами и вегетативно. В Узбекистане встречается в Кураминском, Чаткальском, Актауском, Кугистанском, Бабатагском, Мальгузарском, Зеравшанском, Гиссарском, Нуратинском и Туркестанском хребтах (Хасанов, 2016). Используется в народной медицине для лечения различных заболеваний, в том числе воспаления и стресса. Обладает противовоспалительной (Krejsova et al., 2014), противомикробной (Danquah et al., 2018; Karunanidhi et al., 2019), антибактериальной (O'Donnell et al., 2009), ранозаживляющей (Mohammadi-Rika et al., 2021) активностью. Луковицы едят маринованными, а кусочки сушеной луковицы используют в качестве добавок к йогуртам, а также в смесях для засолки (Иванова и др., 2019). Вид перспективный, рекомендуется для озеленительных посадок. Можно использовать также для срезки в сухие, зимние букеты (Солдатенко и др., 2021).

A. stipitatum – луковичный геофит с ранневесенним эфемероидным ритмом развития (Инамов, 1967). По жизненной форме относится к луковичным непартикулирующим моноцентрическим лукам (Черемушкина, 2004). Генеративный побег в условиях Ботанического сада Института ботаники и зоологии АН Республики Узбекистан (г. Ташкент) достигает 170 см высоты, несет (3)4–8(9) листьев. Нижний лист до 70 см длины, до 13 см ширины. Регулярно плодоносит. Луковица крупная, состоит из двух запасяющих чешуй, при этом наружная значительно толще внутренней. В условиях сада луковицы достигают диаметра 8 см и массы 175 г. Вегетативное размножение происходит путем образования дочерних луковиц в пазухах ассимилирующих листьев. В условиях природы при наличии 1–2 листьев растения не цветут, среди растений с 3 листьями генеративные составляют 0,25 %, с 4 листьями – 8,3 %, с 5 – 60,0 %, с 6 – 91,8 %, с 7 – 93,8 %. Завязываемость плодов у растений с 4 листьями возрастает с 27,2 % в мелких клонах до 40,6 % в крупных клонах, с 5 листьями – соответственно с 36,1 до 53,1 %, с 6 листьями – с 35,8 до 45,6 %. Явно выражена тенденция увеличения числа семян в плоде – в мелких клонах с 1,65 до 1,73, в средних – с 1,47 до 1,91, в крупных – с 1,56 до 1,63. Все это привело к росту числа семян на генеративном побеге – с 37,8 до 55,9 в мелких клонах, с 63,1 до 133,9 в средних и с 87,3 до 124,8 в крупных. В целом, в природе Узбекистана в зависимости от числа растений в клоне на один генеративный побег число цветков составляло 86,6–168,9 шт., завязываемость плодов – 27,2–53,1 %, семян на побеге – 37,8–133,9 шт., семян в плоде – 1,47–1,74 шт., абсолютная масса семян – 2,54–3,45 г (Печеницын, Уралов, 2018). Форма плода *A. stipitatum* представляет собой уплощенную шаровидную коробочку. Семена в поперечном сечении округлые, слегка гребенчатые, с хорошо дифференцированными корешками, зачатками семядольного листа и хорошо развитым эндоспермом с выступающими ядрами (Abdullaeva, 2017; Baasanmunkh et al., 2020).

Лук стебельчатый в условиях культуры Гиссарской долины (р-он Рудаки Республики Таджикистан) вступает в фазу цветения на месяц раньше (вторая декада апреля), нежели в естественных условиях. При среднем числе плодов 250 шт., число завязавшихся составляет – 210 шт., а общее число семян в одном соцветии – 809 шт. При дифференциации числа сформировавшихся семян в плодах выявлено, что число коробочек, в которых сформировалось по 6 семян, составляет 15,5; по 4 – 67,5; по 3 – 11,7 и по 2 – 5,3 % от общего количества завязавшихся коробочек. Семенная продуктивность лука стебельчатого в естественных условиях на территории участка Гажне (Варзобский район, бассейн реки Варзоб, высота н. у. м. 1450 м) в среднем выше на 16,7–24,5 %, нежели в условиях района Рудаки. Различие обусловлено, прежде всего, наличием благоприятного горного климата, который характеризуется более высокой атмосферной влажностью, чего не хватает на первом этапе интродуцированному растению (Саттаров, Муродов, 2020).

В условиях Башкирской Республики на один генеративный побег зафиксирован (шт.): число цветков в соцветии – 136,3, плодов в соцветии – 94,2, семян в плоде – 2,83. Плодоцветение составило 68,9 %. При этом потенциальная семенная продуктивность составила 1908,6 шт./растение, реальная семенная продуктивность – 269,6 шт./растение, коэффициент продуктивности – 14 % (Тухватуллина, Абрамова, 2012).

Семена из Ирана длиннойцевидные, длиной 4 мм, шириной 2,5 мм (Neshati, Fritsch, 2009), из Узбекистана – овально-полушаровидные, 3,84 и 2,96 мм соответственно (Baasanmunkh et al., 2020). В условиях Башкирской Республики длина семени составила 3,59 мм, ширина – 2,83 мм, абсолютная масса семян – 7,2 г (Тухватуллина, Абрамова, 2012).

У всех видов *Allium* коробочка трехгнездная. В каждом гнезде располагается строго по 2 семечки, а в завязи находится 6 семечек. Исключение составляют среднеазиатские виды лука (Филимонова, 1970), помещенные в секцию *Molium*, в гнезде завязи которых более 2-х семечек.

Изучение вопросов, связанных с биологией формирования и размножения семян, важно для понимания процессов репродукции в природных условиях. Определение потенциальной семенной продуктивности и степени ее реализации позволяет охарактеризовать репродукционные возможности вида, способности его к самовоспроизведению в

ценопопуляциях, а при интродукции может служить тестом для оценки степени акклиматизации растений в новых условиях произрастания (Белых, 2011; Бухаров и др., 2019).

Цель исследования – изучить реализацию семенной продуктивности двух генотипов лука стебельчатого (*Allium stipitatum* Regel), интродуцированных из Таджикистана, в условиях культуры Московской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили соцветия *A. stipitatum* из биокolleкции ВНИИО – филиала ФГБНУ ФНЦО, интродуцированных из Согдийского филиала Института садоводства и овощеводства Академии сельскохозяйственных наук Республики Таджикистан: № 235 – с белыми листочками околоцветника, № 237 – с фиолетовыми листочками околоцветника. Возраст материнских растений – 9–10 лет. Измерения проводили на 10 модельных растениях каждого образца. Уборку соцветий провели в фазу созревания семян: в 2020 году образец № 235 – 21 июля, № 237 – 17 июля; в 2021 году № 235 – 12 июля, № 237 – 7 июля.

В 2020 году сумма ночной температуры воздуха за январь составила 3 °С, февраль – –3 °С, март – 127 °С, апрель – 156 °С; сумма дневной температуры воздуха за май – 478 °С, июнь – 685 °С, с 1 по 21 июля – 488 °С (рис. 1).

В 2021 году сумма ночной температуры воздуха за январь составила –178 °С, февраль – –285 °С, март – –70 °С, апрель – 199 °С; сумма дневной температуры воздуха за май – 566 °С, июнь – 732 °С, с 1 по 12 июля – 334 °С (рис. 2).

В целом, зима в 2020 году была мягкой, а в 2021 году – холодной, но не суровой, что оптимальна для перезимовки растений луковых культур.

Определяли высоту стрелки (см), диаметр соцветия (см), диаметр и высоту цветоноса (см), длину цветоножек нижнего, среднего и верхнего ярусов (см). Семенную продуктивность (в расчете на одно соцветие) изучали по общепринятой методике (Бухаров и др., 2013). При этом учитывали следующие показатели: число цветков в соцветии, число осемененных плодов в соцветии (шт.), завязываемость плодов (%), число семян в соцветии (шт.),

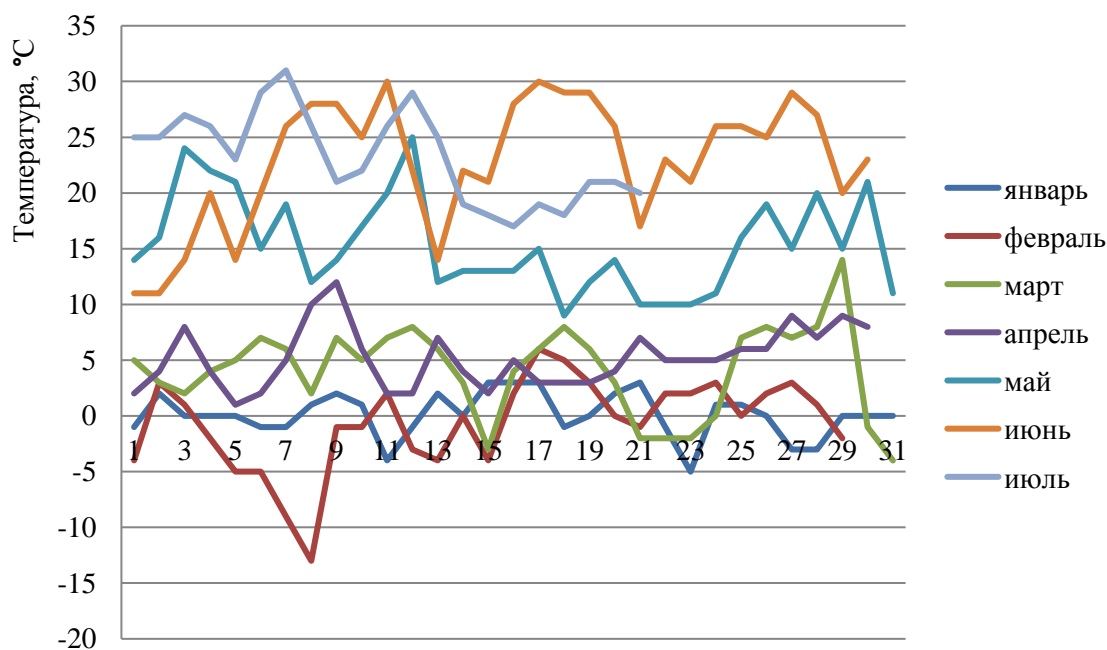


Рис. 1. График хода температур воздуха за 2020 год
Январь – апрель – ночные температуры; май – 21 июля – дневные температуры.

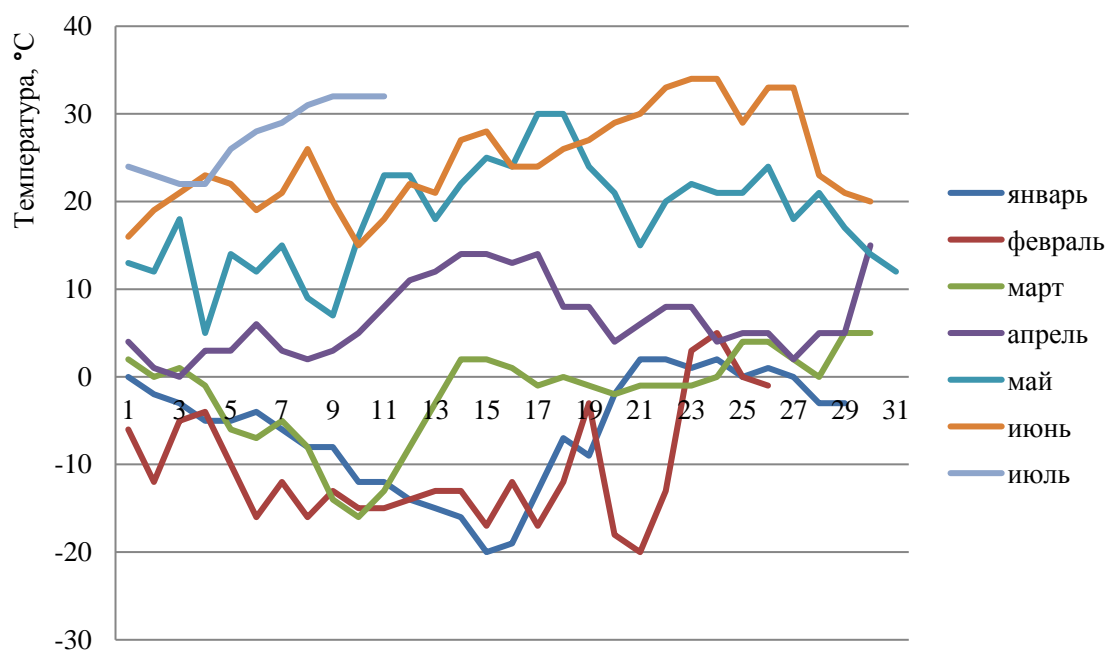


Рис. 2. График хода температур воздуха за 2021 год
Январь – апрель – ночные температуры; май – 12 июля – дневные температуры.

средняя осемененность плодов (шт./плод), число семяпочек в соцветии (шт.), массу 1000 семян (г), реальную семенную продуктивность (г/растение), потенциальную семенную продуктивность (г/растение), коэффициент реализации семенной продуктивности (%). Завязываемость плодов рассчитывали как отношение числа осемененных плодов в соцветии к числу цветков в соцветии, выраженное в процентах. Коэффициент семенификации определяли как отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной семенной продуктивности, выраженное в процентах. Об изменении коэффициента семенификации судили по показателям завязываемости плодов и числа семян в плоде. Для определения массы семян каждого растения взвешивали на аналитических весах OHAUS Explorer Pro EP 214 С.

Статистически анализ выполнен с помощью программного приложения Excel. Определяли минимальные (X_{\min}), максимальные (X_{\max}) и средние ($X_{\text{ср}}$) значения показателей, среднюю квадратическую погрешность среднего арифметического ($SX_{\text{ср}}$) и коэффициент вариации (C_v).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семена цветковых растений являются основными элементами системы адаптивных или репродуктивных стратегий. Цветки *A. stipitatum* собраны в зонтиковидные цимозные соцветия, в молодом состоянии заключенные в чехол из кроющих листьев (рис. 1). Данный вид относится к перекрестноопыляемым, насекомоопыляемым растениям, и завязываемость плодов зависит от факторов окружающей среды и наличия опылителей, различающихся в разные годы. Дозревание семян происходит уже при высохших листьях.

Плод – трехгнездная ценокарпная коробочка. Число семяпочек в завязи – величина постоянная, равная 6, и формирование потенциальной семенной продуктивности побега зависело лишь от числа цветков в соцветии. В каждом гнезде формировалось по две семяпочки; в интродукции в одном плоде чаще всего формировалось менее 6 семян. В некоторых соцветиях зафиксированы плоды, в которых семена не образовались вовсе, в связи с чем реальная семенная продуктивность данного вида резко отличалась от потенциальной меньшими значениями и большой вариабельностью показателей.

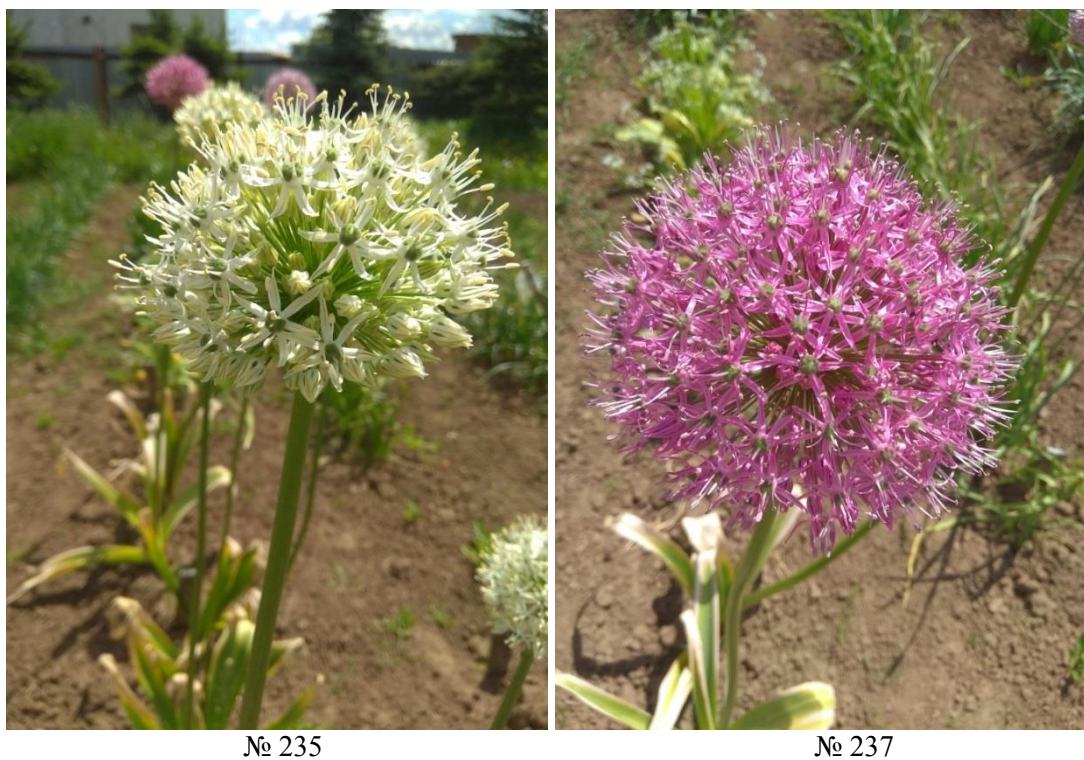


Рис. 3. Генотипы *Allium stipitatum*: № 235 – с белыми листочками околоцветника, № 237 – с фиолетовыми листочками околоцветника

При интродукции в условиях Московской области в 2021 году с 14 по 19 июня средняя дневная температура воздуха была на уровне 26,0 °С, а с 20 по 27 июня – 31,9 °С, что совпадает с периодом массового цветения. В 2020 году с 14 по 19 июня средняя дневная температура была на уровне 26,5 °С, а с 20 по 27 июня – 23,4 °С. Очевидно, что в период с 20 по 27 июня средняя дневная температура воздуха в 2021 году оказалась на 8,5 °С выше по сравнению с 2020 годом. Такая высокая температура отрицательно сказалась на формировании соцветия, число цветков и плодов в соцветии, число семян в соцветии и реальную семенную продуктивность, но положительно – на массу 1000 семян.

Число цветков в соцветии у образца № 235 составила 236,2–320,2 шт., № 237 – 314,2–365,7 шт. (табл. 1). В условиях Ботанического сада Института ботаники и зоологии АН Республики Узбекистан (г. Ташкент) в соцветии зафиксировано до 650 цветков (Печеницын, Уралов, 2018), Ботанического сада-института УНЦ РАН (г. Уфа) – 136 (Тухватуллина, Абрамова, 2012), ботанического сада Института биологии Коми НЦ – 224 шт. (Волкова, 2006).

Число плодов в соцветии варьировало у образца № 253 от 174,3 до 193,3 шт., у № 237 – от 233,2 до 268,6 шт. в зависимости от года. В условиях Ботанического сада-института УНЦ РАН (г. Уфа) число плодов в соцветии отмечено на уровне 94,2 шт. (Тухватуллина, Абрамова, 2012), в условиях культуры Гиссарской долины Республики Таджикистан – 250 шт. (Саттаров, Муродов, 2020).

Завязываемость плодов составила 60,4–74,2 % в зависимости от образца и года исследования, что согласуется с результатами Тухватуллиной и Абрамовой (2012), где этот показатель записан как 68,9 %.

В природе Узбекистана число семян в плоде было в пределах 1,47–1,74 шт. (Печеницын, Уралов, 2018), в условиях культуры Республики Башкортостан – 2,83 шт. (Тухватуллина, Абрамова, 2012). В наших исследованиях этот показатель зафиксировано у образца № 255 на уровне 5,2–5,44 шт./плод, № 237 – 4,91–5,2 шт./плод.

Таблица 1

Изменчивость показателей семенной продуктивности двух генотипов *Allium stipitatum*

Признаки	№ 235		№ 237	
	2020 г.	2021 г.	2020 г.	2021 г.
Число цветков в соцветии, шт.	320,2±27,4	236,2±21,5	365,7±25,6	314,2±24,2
Число плодов в соцветии, шт.	193,3±12,9	174,3±11,6	268,6±15,9	233,2±18,5
Завязываемость плодов, %	60,4±3,15	73,8±3,38	73,5±3,39	74,2±3,47
Осемененность плодов, шт./плод	5,20±0,262	5,44±0,271	5,20±0,246	4,91±0,258
Число семян в соцветии, шт.	1005,4±18,8	718,4±19,3	1397,6±21,2	1143,9±24,3
Коэффициент семенификации, %	52,3±2,28	50,7±2,38	63,7±2,35	60,7±2,39
Масса 1000 семян, г	7,64±0,392	7,84±0,323	7,28±0,364	7,56±0,391
Реальная семенная продуктивность, г/растение	7,68±0,563	5,63±0,428	10,18±0,759	8,65±0,675
Потенциальная семенная продуктивность, г/растение	14,68±0,924	11,11±0,804	15,97±1,127	14,25±1,096

Коэффициент семенификации (продуктивности) характеризует фактическую реализацию репродуктивного потенциала интродуцентов при культивировании. Этот показатель у образца № 235 составил 50,7–52,3 %, у № 237 – 60,7–63,7 %.

В культуре в условиях Московской области масса 1000 семян в среднем составила 7,28–7,84 г, что совпадает с результатами, полученными в Башкирской Республике, где масса 1000 семян отмечено на уровне 7,2 г (Тухватуллина, Абрамова, 2012). С другой стороны, в природе Узбекистана этот показатель был в пределах 2,54–3,45 г (Печеницын, Уралов, 2018).

Один из важнейших этапов изучения репродуктивной биологии – определение семенной продуктивности растений. Качественные показатели семенной продуктивности растений представляют собой важнейшие критерии для оценки успешности вида при переносе его в другие эколого-фитоценоотические условия (интродукции, реинтродукции).

Как известно, показатели семенной продуктивности плохо поддаются прогнозированию. На формирование семенной продуктивности, кроме внутренних причин (аномалии развития зародыша, стерильность пыльцы и пр.), влияет множество биотических и абиотических внешних факторов. Как отмечает Р. Е. Левина (1981), чем благоприятней условия, тем меньше разница между потенциальной и реальной семенной продуктивности.

У образца № 235 реальная возможность образования семян реализовалась 5,63–7,68 г/растение, потенциальная – 11,11–14,68 г/растение. У образца № 237 эти показатели составили 8,65–10,18 и 14,25–15,97 г/растение соответственно.

В статистике принято, если коэффициент вариации меньше 10 %, то степень рассеивания данных считается незначительной; если от 10 % до 20 % – средней; больше 20 % и меньше или равно 33 % – значительной. В наших исследованиях незначительный коэффициент вариации выявлен у числа семян в соцветии (3,4–6,0 %) и коэффициента семенификации (8,3–10,5 %). Остальные изученные параметры имели средний коэффициент вариации (рис. 4).

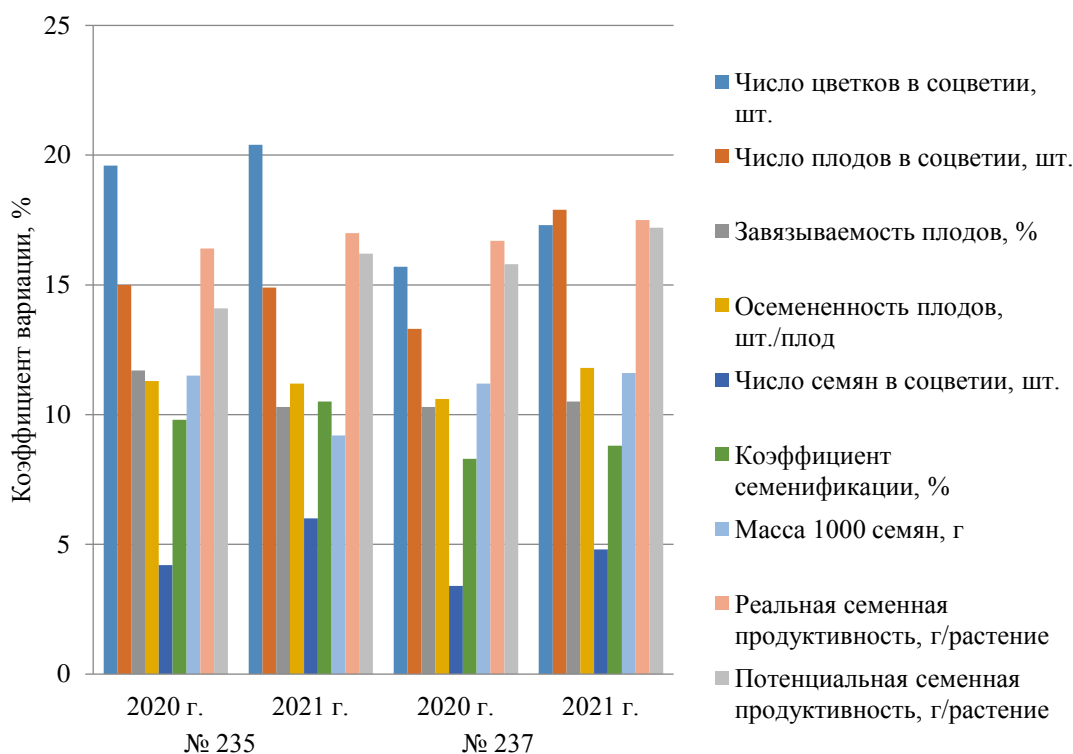


Рис. 4. Коэффициент вариации показателей семенной продуктивности двух генотипов *Allium stipitatum*

Завязываемость плодов, осемененность плодов и масса 1000 семян возрастали от нижнего яруса к верхнему (рис. 5–7). Это связано с тем, что цветение у всех видов *Allium*, образующих полноценные цветки, начинается с вершины соцветия, постепенно перемещаясь к экваториальной части; 2-я половина соцветия начинает цветение позже. Самыми последними открываются цветки в нижней его части, в зоне прикрепления к цветочному стеблю – стрелке.

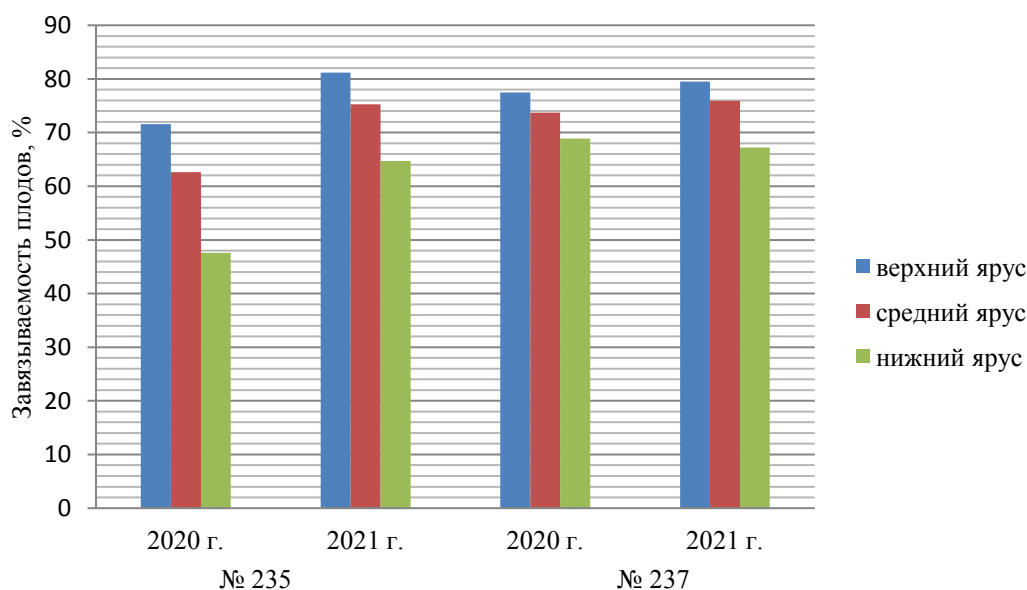


Рис. 5. Ярусная изменчивость завязываемости плодов двух генотипов *Allium stipitatum*

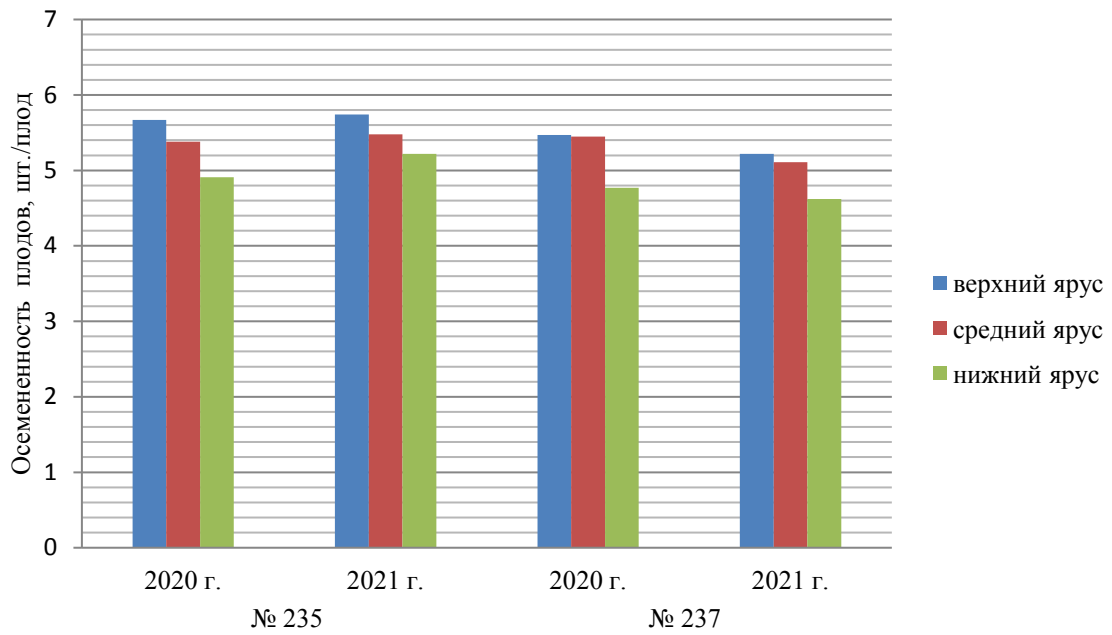


Рис. 6. Ярусная изменчивость осемененности плодов двух генотипов *Allium stipitatum*

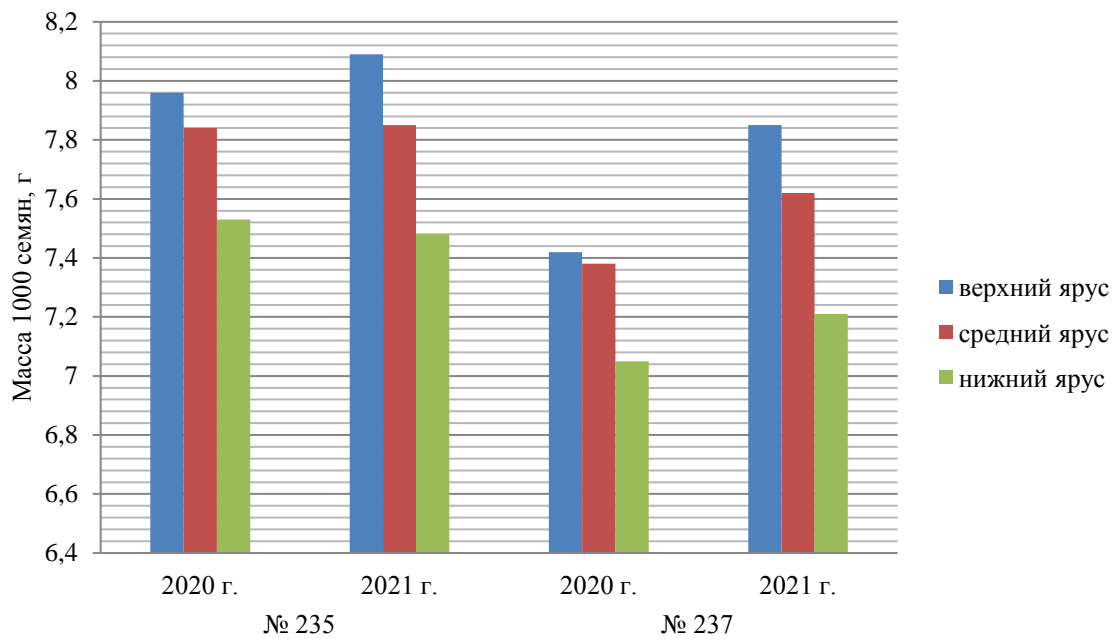


Рис. 7. Ярусная изменчивость массы 1000 семян двух генотипов *Allium stipitatum*

К основным показателям семенной продуктивности применяли двухфакторный дисперсионный анализ, который показал, что для показателей числа цветков, потенциальной семенной продуктивности, числа плодов влияние фактора года и фактора генотипа достоверно (табл. 2).

Таблица 2

Дисперсионный анализ изменчивости показателя семенной продуктивности
Allium stipitatum в системе двухфакторного опыта 2×2 (n=5)

Фактор	Df	Mean Sq	F - value	F ₀₅ (F ₀₁)
Потенциальная семенная продуктивность, г/растение				
Генотип (А)	1	55,79	128,9	4,75 (9,33)
Год (В)	1	23,92	55,2	4,75 (9,33)
Взаимодействие А:В	1	16,42	37,9	4,75 (9,33)
Остаток	12	0,433	-	-
Реальная семенная продуктивность, г/растение				
Сорт (А)	1	27,12	129,8	4,75 (9,33)
Год (В)	1	16,43	78,6	4,75 (9,33)
Взаимодействие А:В	1	10,93	52,3	4,75 (9,33)
Остаток	12	0,209	-	-

Генотип оказал максимальное влияние на реальную (49,6 %) и потенциальную (57,8 %) семенную продуктивность. Вклад фактора года в реализацию реальной семенной продуктивности составил 30 %, в потенциальную – 24,7 %. Суммарный вклад всех форм взаимодействия факторов (основным из которых являлся генотип) составил 20 и 17 % соответственно (рис. 8).

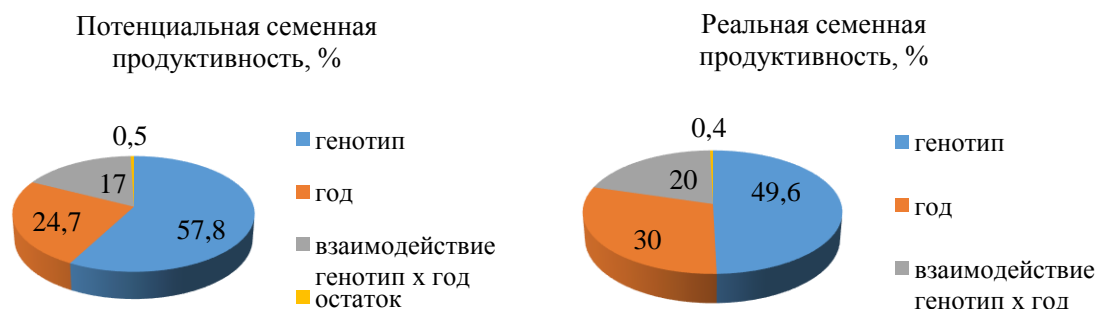


Рис. 8. Вклад факторов в развитие признака потенциальной и реальной семенной продуктивности *Allium stipitatum*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение плодоношения для интродуцированных растений является важнейшей задачей в условиях культуры. Лук стебельчатый является типичным эфемероидным озимым растением с хорошей адаптацией в культуре. Вид перспективен в культуре в качестве пищевой, лекарственной и декоративной культуры. Изучена семенная продуктивность двух генотипов (№ 235 – с белыми листочками околоцветника и № 237 – с фиолетовыми листочками околоцветника) *A. stipitatum* в условиях интродукции Московской области, интродуцированных из Согдийского филиала Института садоводства и овощеводства Академии сельскохозяйственных наук Республики Таджикистан. В целом в условиях культуры Московской области завязываемость плодов в среднем составила 67,1 и 73,9 %, осемененность плодов – 5,3 и 5,1 шт./плод, реальная семенная продуктивность – 6,7 и 9,4 г/растение, масса 1000 семян – 7,7 и 7,4 г соответственно. Снижение числа завязавшихся семян по сравнению с количеством семян может быть вызвано нарушением

эмбриогенеза, неблагоприятными условиями внешней среды в период закладки репродуктивных органов и плодообразования, недостаточным количеством опылителей, повреждением завязавшихся семян насекомыми. Коэффициент вариации числа семян в соцветии отмечен на уровне 3,4–6,0 %, коэффициента семенификации – 8,3–10,5 %. Остальные изученные параметры имели средний коэффициент вариации. Завязываемость плодов, осемененность плодов и масса 1000 семян возрастали от нижнего яруса к верхнему. Максимальное влияние на реальную и потенциальную семенную продуктивность оказал генотип: 49,6 и 57,8 % соответственно. Вклад фактора года в реализацию реальной семенной продуктивности составил 30 %, в потенциальную – 24,7 %. Знание особенностей стратегий жизни *A. stipitatum* может служить важным инструментом в организации мониторинга состояния их ценопопуляций, разработке комплекса научно-обоснованных мероприятий по рациональному использованию, охране, восстановлению, интродукции, в проведении биомониторинга состояния экосистем, а также в объяснении закономерностей формирования растительного покрова в пределах конкретных территорий. Стоит обратить внимание на ценность полученных данных для видов *Allium*, имеющих ценные хозяйственные признаки и использующиеся как в селекционно-генетических работах, так и в других отраслях народного хозяйства (медицине, фармакологии, садово-парковом дизайне и др.).

Список литературы

- Белых О. А. Семенная продуктивность *Thalictrum minus* (Ranunculaceae) как показатель адаптационных возможностей вида // Карпология и репродуктивная биология высших растений. – 2011. – С. 275–277.
- Бухаров А. Ф., Балеев Д. Н., Бухарова А. Р. Анализ, прогноз и моделирование семенной продуктивности овощных культур: учебно-методическое пособие. – М.: Изд-во РГАЗУ, 2013. – 54 с.
- Бухаров А. Ф., Балеев Д. Н., Кашнова Е. В., Касаева Г. В., Иванова М. И., Разин О. А. Экологическая и сортовая изменчивость морфометрических параметров семян моркови // Картофель и овощи. – 2019. – № 3. – С. 37–40.
- Волкова Г. А. Среднеазиатские виды рода *Allium* L. (лук) на Европейском севере // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2006. – № 4 (102). – С. 2–6.
- Иванова М. И., Бухаров А. Ф., Балеев Д. Н., Бухарова А. Р., Кашлева А. И., Середин Т. М., Разин О. А. Биохимический состав листьев видов *Allium* L. в условиях Московской области // Достижения науки и техники АПК. – 2019. – Т. 33, № 5. – С. 47–50.
- Инамов А. И. Ритм цветения и плодоношения лука стебельчатого / Использование растительных ресурсов и повышение продуктивности культурных растений. – Ташкент, 1967. – С. 81–85.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). – М.: Наука, 1981. – 96 с.
- Печеницын В. П., Уралов А. И. Структурные особенности и возрастные изменения клонов *Allium stipitatum* (Alliaceae) // Ботанический журнал. – 2018. – № 103 (1). – С. 94–110.
- Саттаров Д. С., Муродов Ш. С. Семенная продуктивность лука стебельчатого – *Allium stipitatum* (Alliaceae) в условиях культуры (Таджикистан) // Рациональное использование природных ресурсов в агроценозах. – 2020. – № 57. – 10.33952/2542-0720-15.05.2020.33.
- Солдатенко А. В., Иванова М. И., Бухаров А. Ф., Кашлева А. И., Середин Т. М. Перспективы введения в культуру дикорастущих видов рода *Allium* L. пищевого направления // Овощи России. – 2021. – № 1. – С. 20–32.
- Тухватуллина Л. А., Абрамова Л. М. Семенная продуктивность некоторых видов рода *Allium* L. при интродукции в Уфе // Бюллетень главного ботанического сада. – 2012. – № 3. – С. 2–7.
- Филимонова З. Н. О значении количества семян в систематике р. *Allium* L. / Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент, 1970. – Т. 7. – С. 107–112.
- Хасанов Ф. О. *Allium* L. – Лук. – В кн. Флора Узбекистана. – Ташкент, 2016. – С. 6–119.
- Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. – Новосибирск, 2004. – 280 с.
- Abdullaeva A. T. The morphological and anatomical structure of seeds of *Allium stipitatum* Regel and *Allium giganteum* Regel (Amarillidaceae) // International Journal of Science and Research (IJSR). – 2018. – Vol. 7, iss. 6. – P. 98–101.
- Baasanmunkh S., Lee J. K., Jang J. E., Park M. S., Friesen N., Chung S., Choi H.J. Seed Morphology of *Allium* L. (Amaryllidaceae) from Central Asian Countries and Its Taxonomic Implications // Plants. – 2020. – N 9. – P. 1239.
- Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis P. S., Stevens P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2016. – N 181. – P. 1–20.
- Danquah C. A., Kakagianni E., Khondkar P. Analogues of Disulfides from *Allium stipitatum* Demonstrate Potent Anti-tubercular Activities through Drug Efflux Pump and Biofilm Inhibition // Scientific Reports. – 2018. – N 8. – P. 1150.
- Friesen N. Chapter 1. Genus *Allium*: Evolution, Classification, and Domestication. In Edible Alliums: Modern Biology, Production and Uses; Rabinowitch, H. D., Brian, T., Eds.; CABI Publishing: Wallingford, UK, 2022. – P. 5–30.

Friesen N., Fritsch R. M., Blattner F. R. Phylogeny and new intrageneric classification of *Allium* L. (Alliaceae) based on nuclear rDNA ITS sequences // *Aliso*. – 2006. – N 22. – P. 372–395.

Fritsch R. M., Friesen N. Evolution, domestication, and taxonomy. In *Allium Crop Science: Recent Advances*; Rabinowitch, H.D., Currah, L., Eds.; CABI Publishing: Wallingford, UK, 2002. – P. 5–30.

Govaerts R., Kington S., Friesen N., Fritsch R., Snijman D.A., Marcucci R., Silverstone-Sopkin P.A., Brullo P. (2005–2020). World Checklist of Amaryllidaceae. [http:// apps.kew.org/wcsp/](http://apps.kew.org/wcsp/)

Karunanidhi A., Ghaznavi-Rad E., Jeevajothi Nathan J., Joseph N., Chigurupati S., Mohd Fauzi F., Pichika M.R., Hamat R. A., Lung L. T. T., van Belkum A., Neela V. Bioactive 2-(Methyldithio)Pyridine-3-Carbonitrile from Persian Shallot (*Allium stipitatum* Regel.) Exerts Broad-Spectrum Antimicrobial Activity // *Molecules*. – 2019. – Vol. 13, N 24 (6). – P. 1–13.

Krejcová P., Kucerová P., Stafford G. I., Jäger A. K., Kubec R. Antiinflammatory and neurological activity of pyrithione and related sulfur-containing pyridine *N*-oxides from Persian shallot (*Allium stipitatum*) // *Journal of Ethnopharmacology*. – 2014. – N 154. – P. 176–182.

Mohammadi-Rika A., Beigi-Boroujeni M., Rajabzadeh A., Zarei L. Effect of Extract of *Allium stipitatum* on Excisional Wound Healing in Rats // *Iranian Journal of Veterinary Surgery*. – 2021. – N 16 (1), Serial N: 34. – P. 5–11.

O'Donnell G., Poeschl R., Zimhony O. Bioactive pyridine-*N*-oxide disulfides from *Allium stipitatum* // *Journal of Natural Products*. – 2009. – N 72 (3). – P. 360–365.

Ivanova M. I., Bukharov A. F., Kashleva A. I., Eremina N. A. Peculiarities of realization of seed productivity of *Allium stipitatum* Regel during introduction in Moscow region // *Ekosistemy*. 2022. Iss. 30. P. 95–105.

The analysis of the trend of changes in indicators of seed productivity of Persian shallot (*Allium stipitatum*) under conditions of artificial phytocenosis *ex situ* in the Moscow region was carried out. It was revealed that two genotypes (No. 235 – with white petals and No. 237 - with purple petals) of *A. stipitatum* have the following parameters: the average fruit set is 67.1 and 73.9 %; number of seeds per fruit – 5.3 and 5.1 pcs./fruit; real seed productivity - 6.7 and 9.4 g/plant; weight of 1000 seeds – 7.7 and 7.4 g, respectively. The coefficient of variation of the number of seeds in the inflorescence was registered at the level of 3.4–6.0 %, while the seedification coefficient was 8.3–10.5%. The other studied parameters had an average coefficient of variation. Fruit set, number of seeds per fruit and the weight of 1000 seeds increased from the lower tier to the upper one. The genotype had the maximum impact on the real and potential seed productivity: 49.6 and 57.8 %, respectively. The high reproductive potential of *Allium stipitatum* Regel under experimental research indicates the possibility of seed breeding of the studied genotypes. The biological and morphological characteristics of this species clearly reflect its ephemeroïd nature, which has developed as a result of phylogenesis in the arid climate of Central Asia.

Поступила в редакцию 20.05.22

Принята к печати 29.06.22

УДК 576.895.122:594 (262.5)

Церкарии трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) sensu stricto (Trematoda: Oprescoelidae): морфология, поведение

Корнийчук Ю. М.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
miju2811@mail.ru

Экспериментально установлена принадлежность церкарий, эмитируемых брюхоногими моллюсками *Steromphala adriatica* (Philippi, 1844) (syn.: *Gibbula adriatica* (Philippi, 1844) с крымского участка шельфовой зоны Черного моря (район Севастополя), к виду *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) sensu stricto. На оригинальном материале описан морфологический облик разновозрастных церкарий этой трематоды, приведены размеры тела и органов личинок и их морфологические рисунки. Описано поведение зрелых церкарий, эмитируемых моллюсками в морскую воду и показано, что заражение церкариями вторых промежуточных хозяев, черноморских креветок и крабов, осуществляется в результате использования церкариями комплекса «засадных» поведенческих реакций – «позы ожидания», «исследовательских» и последующей атаки хозяина без его активного преследования, что соответствует типичной для короткохвостных церкарий трематод «стратегии пассивного ожидания».

Ключевые слова: Чёрное море, *Helicometra fasciata*, трематоды, церкарии, поисковое поведение, *Steromphala adriatica*.

ВВЕДЕНИЕ

Helicometra fasciata (Rud., 1819) sensu lato – одна из наиболее типичных трематод черноморских биоценозов цистозирры (Гаевская, Корнийчук, 2003); её жизненный цикл в Чёрном море изучен (Корнийчук, 2006, 2008а, 2008б, 2009). Позднее было показано, однако, что в Чёрном море существуют как минимум два вида трематод, по морфологическим признакам соответствующие описанию *H. fasciata*, но отличающиеся первичной структурой участка гена *cox1*, степенью развития гонад и протяженностью желточных полей, а также проявляющие различную гостальную специфичность по отношению к окончательным хозяевам, рыбам (Катохин, Корнийчук, 2020).

Таким образом, необходима верификация видовой принадлежности различных стадий жизненного цикла черноморских хеликометр; морфологические особенности церкарий *Helicometra* требуют детализации, также нет опубликованных сведений о поведении личинок.

Цель настоящей работы – экспериментально и сравнительным путём установить систематическое положение церкарий *Helicometra* от черноморских брюхоногих моллюсков *Steromphala adriatica* (Philippi, 1844), дать их морфологическую характеристику и описать поведение эмитированных моллюсками зрелых личинок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гастропод *S. adriatica* собирали ручным скребком с причальной стенки в бухте Карантинная (г. Севастополь) на глубине до 1,5 м, креветок *Palaemon elegans* Rathke, 1836 – там же, при помощи ручного сачка.

Паразитологические вскрытия моллюсков проводили в общепринятом порядке; строение церкарий разной степени зрелости исследовали в капле воды на живых объектах, в том числе обездвиженных нагреванием, и на окрашенных раствором Люголя, а также на окрашенных уксусным кармином тотальных бальзамовых препаратах (Быховская-Павловская, 1985). Размеры тела и органов живых личинок (N=15 экз.) приведены в миллиметрах.

Для выяснения видовой принадлежности церкарий, эмитируемых моллюсками *S. adriatica*, был проведен лабораторный эксперимент. В аквариум с морской водой на 1 сутки были помещены два моллюска *S. adriatica*, активно выделяющих церкарий, и 20 сеголеток креветок *P. elegans* длиной 26–32 мм. По данным предварительных контрольных вскрытий, креветки указанного размера были свободны от заражения метацеркариями трематод. Температура морской воды во время опыта изменялась от +20 до +23 °С. В отдельном аквариуме содержали 6 собачек-сфинксов *Aidablennius sphynx* (Valenciennes, 1836) длиной 54–62 мм, которые, по нашим данным, в природных условиях заражены маритами рода *Helicometra* чрезвычайно слабо (индекс обилия – 0,07 экз./особь). Через 2, 6, 10, 15 и 20 суток после заражения церкариями вскрывали по 3 экз. креветок. Кусочки торакальной мускулатуры креветок с метацеркариями скармливали отсаженной в отдельный микроаквариум собачке-сфинксу, содержимое кишечника которой просматривали спустя 3 суток под стереомикроскопом.

Для изучения поведения церкарий использовали вышедших в воду зрелых личинок; температура воды в микроаквариуме при проведении лабораторных экспериментов соответствовала таковой воды в море в период отбора проб хозяев (сентябрь). Свежесобранных моллюсков выдерживали в чашках Петри в течение суток, после чего особей, эмитирующих церкарий, отсаживали по одному в микроаквариумы диаметром 6,5 и высотой 3,5 мм. Морскую воду в микроаквариумах меняли один раз в сутки, моллюсков трижды в сутки отсаживали на 2 часа в чашку Петри с кусочками талломов свежесобранной ульвы и цистозиры для кормления. За поведением церкарий наблюдали непосредственно в микроаквариуме; скорость движения личинок определяли, используя миллиметровую сетку на его дне.

Камеральную обработку материала проводили с использованием стереомикроскопов МБС-10, МБИ 11У4.2, Биолам Д-12 и рисовального аппарата РА-4.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология церкарий. Ранние эмбрионы церкарий, находящиеся в дочерних спороцистах (рис. 1а), имеют маленький зернистый хвост и тонкостенный, с узким щелевидным просветом, выделительный пузырь; железы проникновения не видны. Ротовая присоска оформляется раньше брюшной и у самых мелких зародышей хорошо заметна только одна присоска.

По мере роста эмбрионов увеличиваются относительные размеры экскреторного пузыря, утолщаются его стенки, закладываются железы проникновения и стилет (рис. 1б). Расстояние от головного конца до центра брюшной присоски таких зародышей составляет 63–65 % длины собственно тела личинки (без хвоста).

Почти совершенно созревшие эмбрионы (рис. 1в) размерами собственно тела (без учета зачатка хвоста) 0,150–0,192×0,060–0,066 отличаются крупным светлым выделительным пузырем, внутренняя полость которого отчетливо не видна. Передний отдел хвостового придатка церкарии состоит из хорошо заметных светлых клеток с крупными ядрами.

Полностью зрелые выходящие в морскую воду церкарии относятся к котиломикроцеркному типу (рис. 1г). Тело зрелых личинок цилиндрическое, размерами 0,198–0,300×0,066–0,072; хвостовой придаток почти шаровидный (0,042–0,048×0,052–0,060), с функционирующей как присоска мускулистой задней частью. Ядра крупных (из-за чего хвост личинки под микроскопом кажется зернистым) клеток передней части хвоста заметны плохо. Хвостовой придаток церкарии интенсивно окрашивается раствором Люголя, что указывает на сосредоточение в нем значительных запасов гликогена личинки.

Ротовая присоска церкарии удлинненно-овальная, размером 0,054–0,057×0,042–0,048, вооружена стилетом (рис. 2а), имеющим форму усеченного конуса с обращенной к заднему концу тела личинки вершиной, на широком плато которого помещаются два слегка наклоненных в противоположные стороны конических острия, расположенные во фронтальной плоскости. Основание стилета погружено в мускулатуру присоски (рис. 2б).

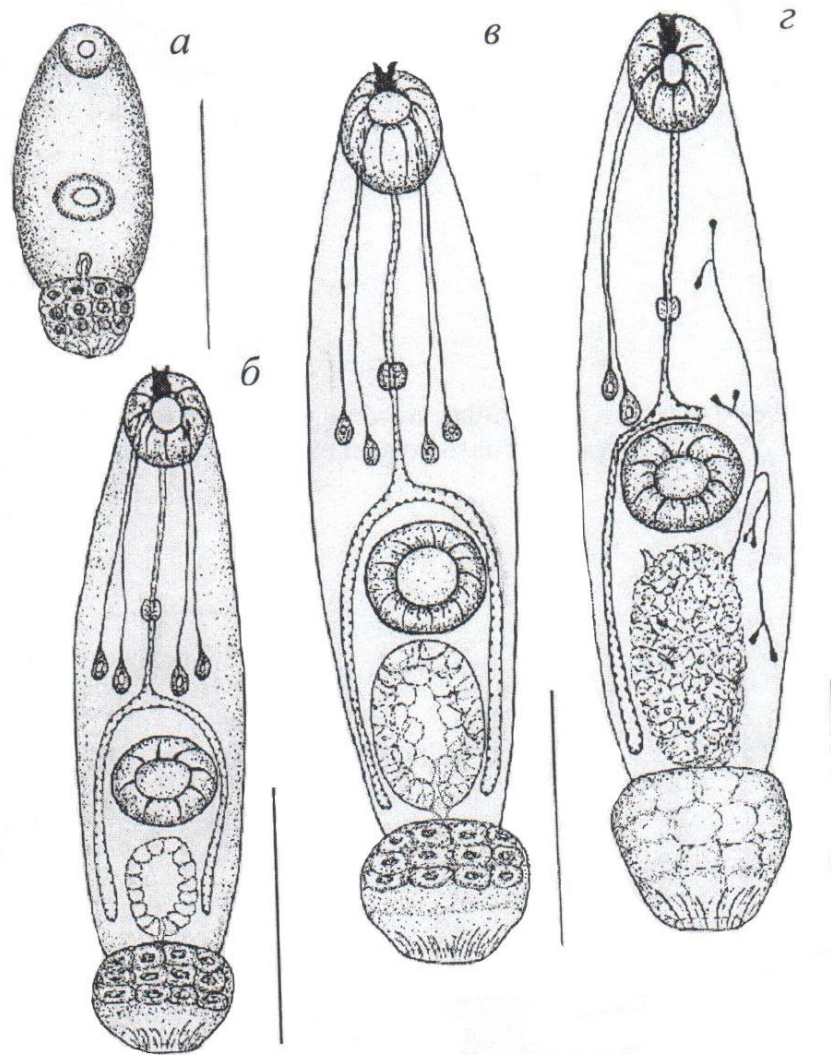


Рис. 1. Церкарии разной степени зрелости из моллюска *Steromphala adriatica*

a – ранний эмбрион церкарии; *б*, *в* – более зрелые личинки; *г* – зрелая церкария, выходящая в воду. Масштабная линейка – 0,05 мм.

Брюшная присоска почти округлая, 0,048–0,054 в диаметре. Обе присоски содержат значительные количества гликогена, однако окрашиваются раствором Люголя менее интенсивно, чем хвостовой придаток.

Выделительный пузырь зрелых личинок округлый или овальный, размерами 0,048–0,060×0,042–0,054, расположен между брюшной присоской и хвостом церкарии. У зрелых личинок он желто-коричневого цвета, у не вполне еще сформированных зародышей церкарий – беловато-желтый. Стенки пузыря образованы крупными клетками с большими пузырчатыми ядрами. От задней его части по направлению к хвосту отходит узкий проток, хорошо заметный у ранних эмбрионов и незрелых церкарий. В антеро-латеральные углы выделительного пузыря впадают основные собирательные каналы. Формула экскреторной системы личинки: 2 [(2+2)+(2+2)] (на рисунке 1г показана половина этой части выделительной системы личинок, для наглядности). Выделительный пузырь зрелых личинок

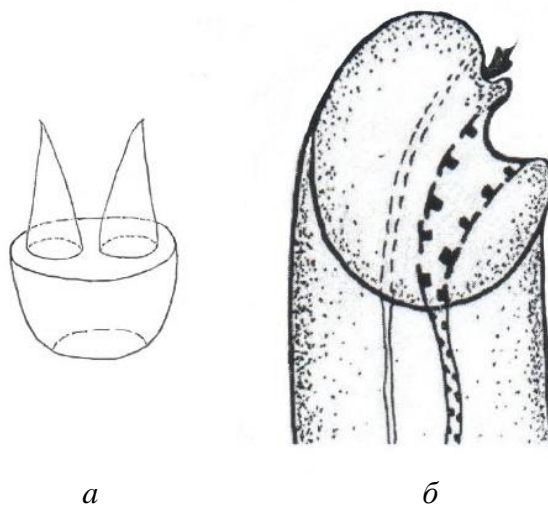


Рис. 2. Стиллет (*a*) и его положение внутри ротовой присоски (*б*) церкарии из моллюска *Steromphala adriatica*

занимает значительную часть задней половины их тела, что приводит к смещению брюшной присоски (у зрелых особей она располагается постэкваториально, ее центр удален от переднего конца тела личинки на расстояние, составляющее 68–69 % длины тела без хвоста).

Вооружение тегумента отсутствует.

Половой зачаток при световом микрокопировании не виден.

Пищеварительная система представлена префаринксом, фаринксом, пищеводом и кишечными ветвями, тянущимися почти до заднего конца тела церкарии. Бифуркация кишечника не достигает переднего края брюшной присоски.

Стиллетных желез две пары, они расположены между фаринксом и передним краем брюшной присоски. Задний край латеральной пары клеток этих желез находится на уровне переднего края ядер клеток внутренней пары. Протоки стиллетных желез открываются у основания стиллета.

Поведение церкарий. Вышедшие из моллюска церкарии перемещаются по субстрату, фиксируя на нем свое тело попеременно брюшной и ротовой присосками. Такое поведение личинок на начальном этапе дисперсии способствует их рассредоточению и увеличению шансов на встречу со вторым промежуточным хозяином. Церкарии в возрасте 1–3 ч. способны перемещаться с максимальной скоростью 0,6 мм/сек.

Периодически церкарии прикрепляются к субстрату хвостовым придатком, при этом тело их вытянуто, передняя часть его наклоняется из стороны в сторону (типичная «поза ожидания») и время от времени совершает разнонаправленные «сканирующие» вращения и наклоны большей амплитуды в стороны от вертикальной оси (комплекс «исследовательских» реакций). В течение нескольких минут церкария совершает описанные движения, будучи прикрепленной к субстрату, затем переползает в сторону и снова принимает «позу ожидания».

Ползающая церкария не реагирует на колебания воды. Воздействия на личинку, прикрепившуюся к субстрату, неспецифических гидродинамических возмущений (ток воды из микропипетки, покачивание чашки Петри с церкариями) вызывают резкое поначалу увеличение частоты и амплитуды «сканирующих» движений, однако они остаются ненаправленными. Церкарии не совершают попыток переползти в направлении источника колебаний и через некоторое время вновь возвращаются в «позу ожидания». Очевидно, отсутствие реакции атаки в ответ на неспецифические раздражители экономит энергетические ресурсы личинки.

Слабые колебательные движения иглы в непосредственной близости от прикрепившейся хвостом личинки вызывают ее направленную реакцию: «сканирующие» движения совершаются преимущественно в направлении источника колебаний. Вероятно, в естественных условиях церкарии подобным образом реагируют на токи воды, создаваемые при плавании и дыхательных движениях близко проплывающих вторых промежуточных хозяев, затем следует атака, завершающаяся прикреплением к хозяину и ее последующим заражением.

У личинок в возрасте более 1 суток поза ожидания модифицируется: тело прикрепившейся к субстрату церкарии сжато, только в ответ на колебания воды оно распрямляется, и личинка совершает несколько нерезких «сканирующих» наклонов; скорость передвижения личинок падает до 0,2 мм/сек. и увеличивается доля времени, проводимого личинкой в «позе ожидания» – за счет сокращения длительности периодов переползания и «сканирования». LD₅₀=4 сут., максимальную продолжительность жизни имеют 4 % церкарий; в конце периода активности личинки вяло реагируют лишь на непосредственное прикосновение, но уже не на вибрацию воды.

Эксперимент по выяснению видовой принадлежности церкарий. Эмитируемые моллюсками *S. adriatica* церкарии заразили каменных креветок и сформировали в их торакальной мускулатуре метацеркарии с полями желточных фолликул, тянущимися до уровня брюшной присоски.

Заразить собачку-сфинкса удалось только 20-дневными метацеркариями: в кишечнике рыбы было обнаружено три экз. ювенильных марит *H. fasciata*, желточные поля которых также простирались не далее уровня середины брюшной присоски.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента по заражению креветок позволяют идентифицировать эмитируемых черноморскими моллюсками *S. adriatica* церкарий как *Helicometra fasciata sensu stricto*, поскольку именно этот вид из комплекса *H. fasciata sensu lato* характеризуется короткими желточными полями, заканчивающимися на уровне от середины брюшной присоски червя до ее переднего края (Stossich, 1904).

Мариты *H. fasciata s. str.* описаны от средиземноморских рыб семейства Labridae (Stossich, 1904; Palombi, 1929; Gargouri et al., 2010), наиболее часто – от зеленушек-рулен *Symphodus tinca* (Linnaeus 1758). В Чёрном море также отмечается спонтанная зараженность *S. tinca* маритами *H. fasciata* с короткими желточными полями (Корнийчук, 2000, 2009); установлено также что мариты *Helicometra* от *S. tinca* отличаются от марит из прочих черноморских рыб-хозяев структурой гена *cox1* (Катохин, Корнийчук, 2020). Заметим, однако, что у рулен известна не только *H. fasciata* с короткими желточными полями, но встречаются также и *H. fasciata s. lato*.

Церкарии котиломикроцеркного типа характерны для практически всех представителей семейства Opencolidae, за единственным исключением – *Helicometra gibsoni* Meenakshi, Madhavi & Swarnkumari, 1993 (Meenakshi et al., 1993). Основными диагностическими признаками церкарий этой группы являются число стилетных желез, форма хвоста и стилета (Palombi, 1938; Dollfus, 1960).

В Чёрном море известны три котиломикроцеркные церкарии – (1) *Cercaria caradagi* Dolgikh, 1966 из гастропод *Steromphala divaricata* (Linnaeus, 1758) (= *Gibbula divaricata*) и *Gibbula euxinixa* (найденны в акватории Карадагского природного заповедника), (2) *Cercaria cotylicerca* B Dollfus, 1960, эмитируемые *S. divaricata* в акваториях Карадагского заповедника и Севастополя (бухты Омега и Карантинная), и (3) *Cercaria gibbulae* Dolgikh, 1966 от *Steromphala albida* (Gmelin, 1791) (= *Gibbula albida*) (Долгих, 1966) из прибрежья Балаклавы. Все эти личинки ни при их описании, ни впоследствии не были сопоставлены маритам каких-либо видов трематод. Заметим, что упоминаемый в работах А. В. Долгих (1966) и А. В. Гаевской (2015) моллюск *G. euxinixa* не может быть соотнесен с известными

представителями морских Gastropoda
(<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=138590>).

C. gibbulae имеют одновершинный стилет и 22–24 стилетных железы (Долгих, 1966) и тем отличаются от исследуемых нами личинок, от *C. caradagi* и *C. cotylicerca* В.

Описанная нами церкария наиболее сходна с *C. caradagi*: обе они имеют по две пары желез проникновения и обе отличаются от *C. cotylicerca* В отсутствием мышечного валика вокруг брюшной присоски. Четыре острия стилета в первоописании *C. caradagi* (Долгих, 1966) мы склонны считать ошибкой: стилет описываемой нами формы (рис. 2) тоже мог бы быть сочтен четырехвершинным, если рассматривать его проекцию на плоскость. В таком случае стилет описываемой нами церкарии такой же формы, что и у *C. caradagi*, причем обе эти личинки отличаются от *C. cotylicerca* В, имеющей одновершинный стилет (Dollfus, 1960).

Обследованные нами церкарии не имели тегументальных шипиков, о наличии которых у *C. caradagi* сообщает А. В. Гаевская (2015), причисляя при этом *C. caradagi* к семейству Oprescoelidae. Но невооруженный тегумент является одним из диагностических признаков трематод семейства Oprescoelidae (Определитель..., 1975) и это противоречие, в сочетании с отсутствием упоминания тегументальных шипиков в первоописании и на рисунке личинки, ранее данных этим же автором (Долгих, 1966), позволяет нам предположить ошибочность позднейшего указания на их наличие (Гаевская, 2015).

Таким образом, мы отмечаем макроморфологическое соответствие церкарий *H. fasciata* s. str. и *C. caradagi*.

В Чёрном море в качестве вторых промежуточных хозяев *H. fasciata* s. lato известны каменные креветки *P. elegans* (Корнийчук, 2008б), травяные креветки *Palaemon adspersus* Rathke, 1836 (Мордвинова, 1980; Корнийчук, 2008б, Лозовский, 2016) и зеленые крабы *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 (Корнийчук, Лозовский, 2005). Результаты нашего исследования однозначно определяют в качестве вторых промежуточных хозяев *H. fasciata* s. str. в Чёрном море пока что только каменных креветок *P. elegans*. Заражение этих ракообразных церкариями *H. fasciata* s. str. осуществляется в результате использования личинками трематоды комплекса «засадных» (Прокофьев, 1994) поведенческих реакций – «позы ожидания» (Гинецинская, 1968), «исследовательских» и атаки хозяина без его активного преследования, что соответствует типичной для короткохвостных церкарий семейства Oprescoelidae «стратегии пассивного ожидания» (Прокофьев, Галактионов, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментально установлена принадлежность церкарий, эмитируемых черноморскими брюхоногими моллюсками *Steromphala adriatica* (Phil.) (syn.: *Gibbula adriatica* (Phil.)) из внутренних бухт Севастополя к виду *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) s. str.

На оригинальном материале описан морфологический облик разновозрастных церкарий этой трематоды, приведены зоологические рисунки и размеры тела и органов личинок.

Описано поведение зрелых церкарий *H. fasciata* s. str., эмитируемых моллюсками *S. adriatica* в морскую воду, и установлено, что заражение ими вторых промежуточных хозяев, черноморских креветок и крабов, осуществляется в результате использования церкариями комплекса «засадных» поведенческих реакций – «позы ожидания», «исследовательских» и последующей атаки хозяина без его активного преследования, что соответствует типичной для короткохвостных церкарий трематод семейства Oprescoelidae «стратегии пассивного ожидания».

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», гос. рег. № 121030100028-0.

Список литературы

- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. – Л.: Наука: Ленингр. отд. – 1985. – 123 с. <https://doi.org/10.21072/bykhovskaya-pavlovskaya-1985>
- Гаевская А. В. Трематоодофауна моллюсков прибрежных вод юго-восточного Крыма (Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов / [Ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова]. – Симферополь, Нова Орианда, 2015. – С. 605–625.
- Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / [Ред.: В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 425–490. <https://doi.org/10.21072/966-02-3133-4>
- Гиньцинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. – Л.: Наука, 1968. – 411 с.
- Долгих А. В. Личинки трематод семейства Opascoelidae Ozaki, 1925 – паразиты черноморских моллюсков // Зоологический журнал. – 1966. – Т. 45, вып. 2. – С. 295–297.
- Катохин А. В., Корнийчук Ю. М. Генотипирование черноморских трематод семейства Opascoelidae по митохондриальным маркерам // Морской биологический журнал. – 2020. – Том 5, № 4. – С. 15–27. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.4.02>
- Корнийчук Ю. М. Дополненное описание гермафродитного поколения трематоды черноморских рыб *Helicometra fasciata* (Trematoda, Opascoelidae) // Вестник зоологии. – 2009. – Отд. вып. № 23. – С. 63–68.
- Корнийчук Ю. М. О морфологической изменчивости черноморских представителей рода *Helicometra* (Trematoda: Opascoelidae) // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 40–44.
- Корнийчук Ю. М. Партегенетические поколения *Helicometra fasciata* Rud., 1819 (Trematoda: Opascoelidae) в черноморских моллюсках *Gibbula adriatica* // Паразитология. – 2008а. – Т. 42, № 1. – С. 41–52.
- Корнийчук Ю. М. Сезонная динамика численности и качественного состава гемипопуляции метацеркарий трематоды *Helicometra fasciata* на юго-западном шельфе Крыма // Экология моря. – 2008б. – Вып. 75. – С. 9–15.
- Корнийчук Ю. М. Черноморские моллюски *Gibbula adriatica* (Phil.) – звено жизненного цикла трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) // Эколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. – Житомир, 2006. – Вип. 2. – С. 146–149.
- Корнийчук Ю. М., Лозовский В. Л. Черноморский зелёный краб *Carcinus aestuarii* – новый дополнительный хозяин трематоды *Helicometra fasciata* // Морской экологический журнал. – 2005. – Т. 4, № 2. – С. 38.
- Лозовский В. Л. О зараженности черноморских креветок *Palaemon adspersus* метацеркариями трематод *Helicometra fasciata* и *Gynaecotyla adunca* // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии: сборник научных статей / [Ред.: К. В. Галактионов, А. В. Гаевская]. – Севастополь: Изд-ль Бондаренко Н. Ю. – 2016. – С. 98–99.
- Мордвинова Т. Н. Гельминтофауна высших ракообразных Крымского побережья северо-западной части Черного моря (систематика, фаунистика, экология): автореф. дисс... канд. биол. наук. – М. – 1980. – 22 с.
- Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей / [Ред.: В. Н. Грезе, С. Л. Делямуре, В. М. Николаева]. – Киев: Наукова думка, 1975. – 551 с. https://doi.org/10.21072/Guide_parasites_vertebrate_Black_Azov_Seas
- Прокофьев В. В. «Засадный» тип поведения церкарий некоторых морских трематод // Зоологический журнал. – 73 (5). – 1994. – С. 13–20.
- Прокофьев В. В., Галактионов К. В. Стратегии поискового поведения церкарий трематод // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Том 313, № 3. – С. 308–318.
- Dollfus R.-Ph. Recherches expérimentales sur *Nicolla Gallica* (R.-Ph. Dollfus 1941) R.-Ph. Dollfus 1958, sa cercaire cotylicerque et sa métacercaire progénétique. Observations sur la famille des Coitocaecidae Y. Ozaki 1928, s.f. Coitocaecinae F. Poche 1926 Trematoda podocotyloidea et sur les cercaires cotylicerques d'eau douce et marines // Annales de parasitology humaine et comparée – 1960. – Vol. 35, N 1–2. – P. 65–115. <https://doi.org/10.1051/parasite/1959345595>
- Gargouri Ben Abdalah L., Elbohli S., Maamouri F. Digenean diversity in labrid fish from the Bay of Bizerte in Tunisia // Journal of Helminthology. – 2010. – 84(01). – P. 27–33. doi:10.1017/s0022149x09990022
- Meenakshi M., Madhavi R., Swarnakumari V. G. M. The life-cycle of *Helicometra gibsoni* n. sp. (Digenea: Opascoelidae) // Systematic Parasitology. – 1993. – Vol. 25, N 1. – P. 63–72.
- Palombi A. Gli stadi larvali dei trematodi del Golfo di Napoli. Secondo contributo allo studio della morfologia, biologia e sistematica della cercarie marine: il gruppo delle Cercarie cotylocerche // Rev. Parasit. – Roma, 1938. – 2. – P. 189–206.
- Palombi A. Ricerche sul ciclo evolutivo di *Helicometra fasciata* (Rud.). Revisione delle specie del genere *Helicometra* Odhner // Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli. – 1929. – IX. – P. 1–55.
- Stossich M. Al cuni distomi della collezione elmintologica del museo zoologico di Napoli // Annuario del Museo Zoologico della R. Università di Napoli, Nuova Serie. – 1904. – Vol. 1. – P. 1–14.

Kornyuchuk Yu. M. The cercariae of *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) sensu stricto (Trematoda: Opencelidae): morphology and behavior // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 106–113.

The gastropods *Steromphala adriatica* (Philippi, 1844) (syn.: *Gibbula adriatica* (Philippi, 1844)) from the North Black Sea (Crimean shelf zone, near Sevastopol) were found to emit cercariae; the taxonomic position of these larvae was stated experimentally as *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) sensu stricto. The original data on *H. fasciata* s. str. cercariae morphological details and dimensions of larvae body and organs are provided as well as appropriate morphological drawings are given. The behavior of *H. fasciata* s. str. cercariae emitted by mollusks into the sea water is described and the larvae are confirmed to use a complex of ambush behavioral reactions – “waiting posture”, “exploratory” reactions and subsequent attack of the host without its active pursuit to infect the second intermediate hosts, Black Sea shrimps and crabs; this kind of behavior is emphasized as typical for “passive waiting strategy” of Opencelidae short-tailed cercariae.

Key words: Black Sea, *Helicometra fasciata*, trematodes, cercariae, host-search behavior, *Steromphala adriatica*.

Поступила в редакцию 18.04.22

Принята к печати 03.06.22

УДК 639.41+639.42(262.5)

Периоды встречаемости личинок *Amphibalanus improvisus* (Cirripedia: Thoracica) в акватории морской фермы (Черное море, Севастополь)

Лисицкая Е. В., Щуров С. В.

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

Исследования выполнены в 2013–2020 годах в акватории мидийно-устричной фермы на взморье Севастополя. Изучена динамика плотности личинок массового вида-обрастателя *Amphibalanus improvisus* Darwin, 1854 (Cirripedia: Thoracica). Материал собирали ежемесячно сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см, размер ячеек газа – 135 мкм). Облавливали слой воды от дна до поверхности (10–0 м). Обработку проводили на живом материале путем тотального подсчета личинок в камере Богорова. Использовали световые микроскопы МБС-9 и Микмед-5. Фотографии выполнены фотокамерой «Sony cyber-shot 16.2». Личинки усонного рака *A. improvisus* встречались в планктоне круглый год, их количество варьировало. В период гидрологической зимы (декабрь – начало апреля) при температуре воды ниже 10 °С плотность личинок в планктоне не превышала 50 экз./м³. Высокая плотность науплиусов (более 1000 экз./м³) отмечена в периоды с конца апреля по июнь и с конца сентября по ноябрь в температурном диапазоне 13–23 °С. Количество циприсовидных личинок в планктоне увеличивалось с июня по октябрь при температуре воды выше 20 °С. Периоды встречаемости личинок *A. improvisus* в планктоне и предполагаемые сроки их оседания рекомендуется учитывать при разработке биотехники выращивания мидий и устриц. У берегов Крыма в районах размещения мидийно-устричных ферм массовое оседание личинок *A. improvisus* на коллекторы, устричные садки и гидробиотехнические конструкции фермы можно ожидать с мая по октябрь при температуре воды выше 20 °С. Оптимальный период для установки мидийных коллекторов в феврале – марте. Механическую чистку устричных садков от обрастания необходимо проводить регулярно, особенно в летне-осенний период.

Ключевые слова: марикультура, мидийно-устричная ферма, усонogie раки, личинки, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

В Черном море усоногий рак *Amphibalanus improvisus* Darwin, 1854 (Cirripedia: Thoracica) является массовым видом-обрастателем (Зевина, Долгопольская, 1969; Зевина, Полтаруха, 1999). У берегов Крыма взрослые особи баянусов являются массовыми в обрастании как естественных, так и искусственных субстратов (Зевина, 1994; Смирнова и др., 2021). Поселяясь на различных гидротехнических сооружениях, они наносят значительный урон хозяйственной деятельности человека. К гидробиотехническим сооружениям относятся и мидийно-устричные фермы (Холодов и др., 2017; Лисицкая, Щуров, 2020). Их конструкции включают различные бетонные массивы – якоря и канаты-оттяжки, пластиковые поплавки – наплава, несущие хребтины (канаты), коллекторы для оседания мидий и устриц, а также устричные садки. Массовое развитие обрастания на гидробиотехнических установках увеличивает их вес, ухудшает сопротивление волновым нагрузкам. Кроме того, обрастатели конкурируют с культивируемыми моллюсками за пространство и пищу (Звягинцев, 2005; Яхонтова, 2008). В обросших устричных садках затрудняется водообмен, что приводит к замедлению роста устриц (Холодов и др., 2017). Конструкции морских ферм являются субстратом для оседания личинок многих организмов-обрастателей, и в том числе усонного рака *A. improvisus*. В Японском море *A. improvisus* является одним из доминирующих эпибионтов приморского гребешка в подвесной культуре (Korn, Scherbakova, 2012). Учитывая, что использование токсичных противообрастающих красок вредно для культивируемых моллюсков, как способ защиты от обрастания предлагается разработка

технологических приемов культивирования (Звягинцев, 2005). Данные по плотности личинок *A. improvisus* в планктоне позволяют прогнозировать период их оседания на субстрат, что необходимо учитывать при планировании установок гидробиотехнических сооружений и проведении профилактических мероприятий на мидийно-устричных фермах.

Цель данной работы – изучить динамику плотности личинок усоного рака *Amphibalanus improvisus* в акватории мидийно-устричной фермы и определить сроки, оптимальные для гидробиотехнических работ на марихозьях в прибрежных водах Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в период с 2013 по 2020 годы в акватории мидийно-устричной фермы, расположенной на Внешнем рейде города Севастополя, западнее бухты Мартыновой (рис. 1). Марихозьяство по выращиванию моллюсков функционирует с 2014 года, когда были выставлены коллекторы для сбора спата и дальнейшего выращивания мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Лисицкая, Щуров, 2020). В 2015 году в акватории фермы установлены две линии садков с устрицами *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) в количестве до 100 тыс. штук. К 2017 году на трёх носителях фермы выращивали, предположительно, около 15 т мидий. С 2018 года в результате ежегодных закупок молоди устриц в питомниках, количество устриц на ферме достигло около 5 млн. штук. В настоящее время гидробиотехнические работы на ферме продолжают.

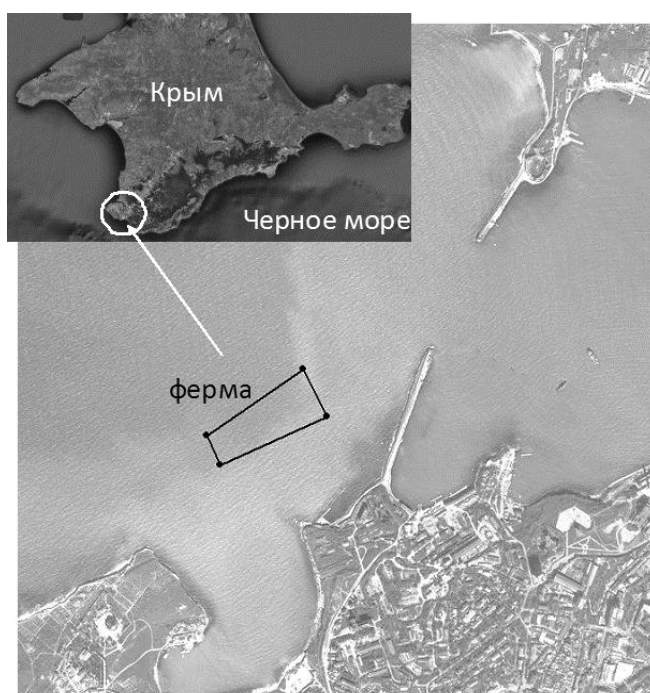


Рис. 1. Схема расположения мидийно-устричной фермы

Планктонные съемки в районе мидийно-устричной фермы выполняли в среднем 1–2 раза в месяц в слое 10–0 м. Сбор материала проводили сетью Джеди с диаметром входного отверстия 36 см (размер ячеек газа 135 мкм). Материал обрабатывали в живом виде, для подсчета личинок использовали камеру Богорова и световые микроскопы МБС-9 и Микмед-5. Фотографии выполнены фотокамерой «Sony cyber-shot 16.2». При идентификации личинок использовали ключи и определительные таблицы (Мурина, Гринцов, 1995; Полтаруха, 2002; Полтаруха, Корн, 2008). Данные по температуре воды на поверхности фермы брали из базы

данных, постоянно пополняемой результатами ежемесячных гидрологических наблюдений (Трощенко и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология личинок усоного рака *A. improvisus* из Черного моря, их изменчивость и продолжительность личиночных стадий детально изучены (Мурина, Гринцов, 1995; Полтаруха, Корн, 2008). В акватории мидийно-устричной фермы баянусы *A. improvisus* встречались на разных стадиях жизненного цикла (рис. 2).

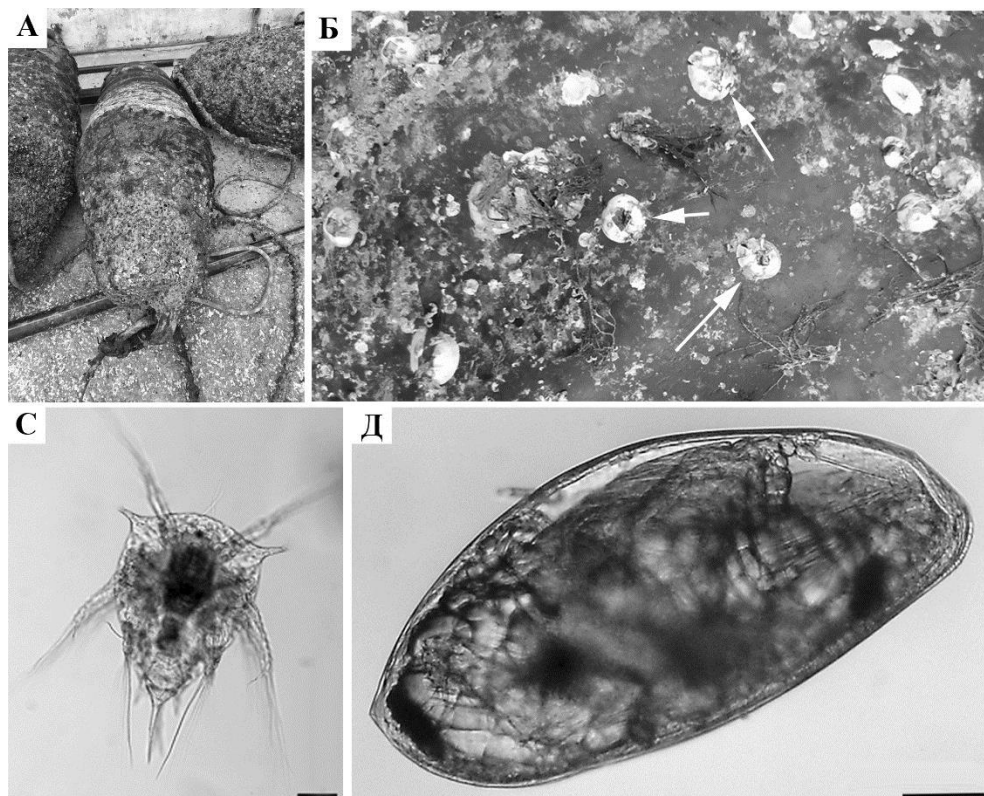


Рис. 2. *Amphibalanus improvisus*

А – обросшие буи; Б – домики баянусов на буях; С – науплиальная личинка; Д – ципривидная личинка. Размер масштабной линейки 100 мкм.

В жизненном цикле баянусов науплиальные личинки выполняют расселительную функцию, а ципривидные – поиск субстрата для оседания, оседание и прикрепление к субстрату (Полтаруха, 2002; Полтаруха, Корн, 2008).

Исследования видового состава и численности пелагических личинок донных беспозвоночных, и в том числе видов-обрастателей, проводились на взморье Севастополя с 1994 года. Личинки *A. improvisus* постоянно встречались в планктоне, однако их плотность существенно изменялась и зависела от даты сбора. По данным 1994–1996 годов, весенний максимум науплиусов *A. improvisus* (567 экз./м³) зарегистрирован в конце апреля 1996 года при температуре воды 9,6 °С, осенние пики численности (448–774 экз./м³) были отмечены в конце сентября – октябре при температуре воды 16,0–17,8 °С (Мурина и др., 2001). В 2002 году максимальная плотность личинок баянусов (156 экз./м³) отмечена в температурном диапазоне 9–13 °С (Мурина, Мазлумян, 2003).

В период 2013–2016 годов в акватории марихозия количество личинок *A. improvisus* увеличивалось с марта по май при прогреве воды от 9,0 до 21,0 °С. В 2015 году максимальная концентрация науплиусов (1600 экз./м³) зарегистрирована в апреле (рис. 3). В 2016 году в

апреле их плотность достигала 1261 экз./м³, в июне – 1110 экз./м³. В 2017 году увеличение плотности личинок до 1683 экз./м³ отмечено в мае. В период исследований увеличение плотности личинок *A. improvisus* зарегистрировано также в октябре (до 1458 экз./м³) и ноябре (до 900 экз./м³), однако регулярных ярко выраженных осенних пиков не наблюдалось. В 2019 году в зимний период при температуре воды ниже 10 °С науплиусы баянусов встречались единично. Весной при прогреве воды их плотность увеличивалась, массовое появление науплиусов на ранних стадиях развития зафиксировано в мае-июне при температуре воды выше 16 °С. В 2020 году отмечена аналогичная ситуация. Существенное уменьшение плотности личинок баянусов отмечено в августе 2019 и 2020 годов, когда вода прогревалась до 26 °С. Можно предположить, что при такой температуре нерест замедляется, а часть личинок, вероятно, уже успевала осесть.

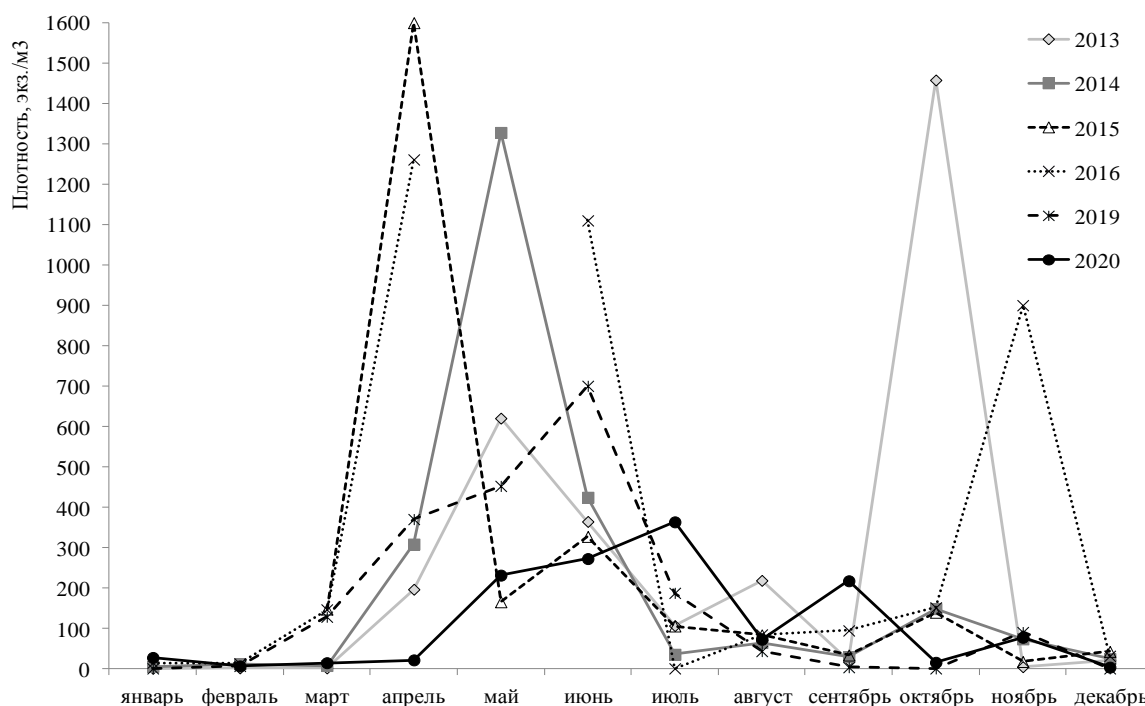


Рис. 3. Динамика плотности личинок *Amphibalanus improvisus* в акватории мидийно-устричной фермы

Календарные пики численности личинок *A. improvisus* в акватории марихозияства в различные годы варьировали, что объясняется как естественными физиологическими ритмами взрослых организмов (сроки созревания гонад, стимуляция или подавление нереста), так и гидрологических характеристиками акватории. В районе мидийно-устричной фермы максимальные значения поверхностной температуры воды были зарегистрированы в августе, а минимальные – в феврале. На рисунке 4 представлено годовое распределение минимальных, максимальных и осредненных значений температуры поверхности моря за период с 2015 по 2020 годы. Можно отметить, что низкие значения численности личинок баянусов отмечены в температурном диапазоне от 7 °С до 10 °С. Плотность науплиусов *A. improvisus* начинала увеличиваться при прогреве воды до 11–13 °С. Максимальные показатели плотности личинок отмечены в температурном диапазоне 13–23 °С. При прогреве воды выше 25 °С плотность науплиусов снижалась.

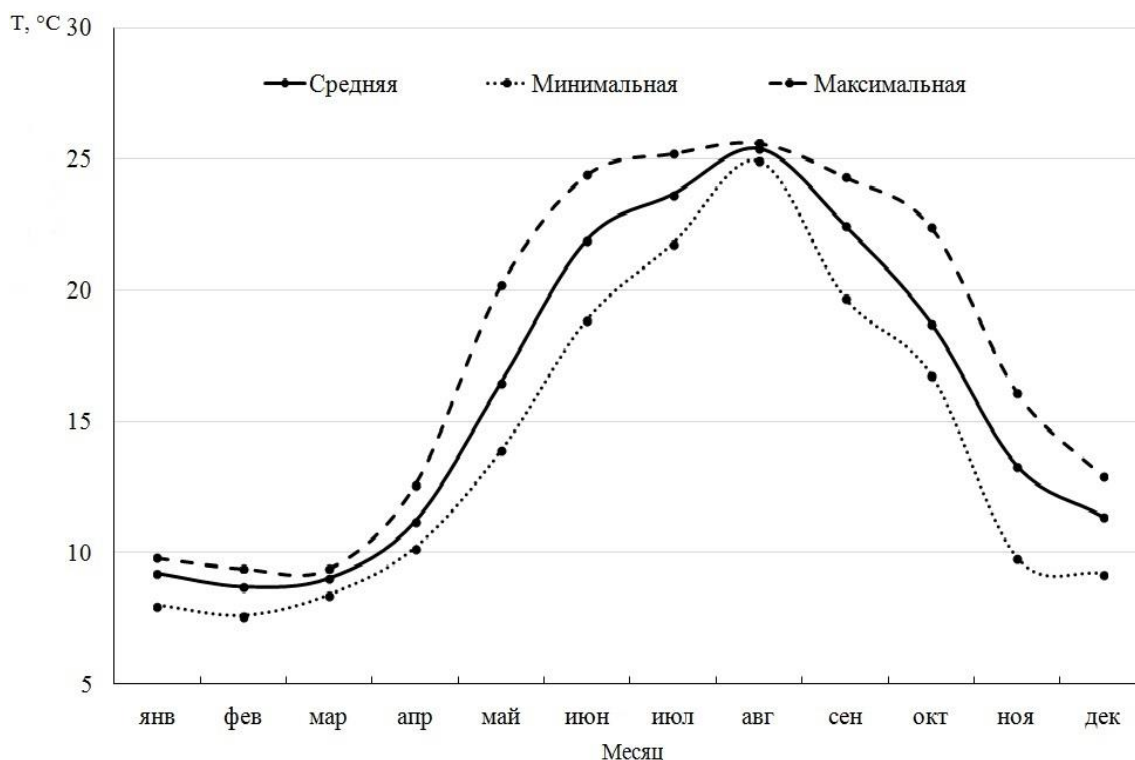


Рис. 4. Годовой ход температуры (Т) на поверхности моря в акватории мидийно-устричной фермы

Колебания численности науплиальных личинок в планктоне зависят от сроков размножения взрослых особей в обрастании. Так, в Японском море *A. improvisus* размножается с конца весны до осени, личинки в планктоне встречаются с мая по октябрь, а пики их плотности отмечены в июле-сентябре (Korn, Scherbakova, 2012). В Черном море, вероятно, репродуктивный цикл *A. improvisus* продолжается круглый год, так как в планктоне постоянно присутствовали личинки данного вида. Варьирование сроков размножения говорит о лабильности репродуктивных процессов у *A. improvisus*, в период размножения вымет личинок в воду происходит неоднократно. Кроме сезонных изменений, связанных с естественным репродуктивным циклом усоногих, отмечены колебания численности личинок вследствие перемещения водных масс во время сгонно-нагонных явлений.

В летний период при прогреве воды выше 20 °C в планктоне марихозайства увеличивалось количество науплиусов *A. improvisus*, находящихся на поздних стадиях развития и ципривидных личинок, готовых к оседанию. С июня по октябрь плотность циприсов достигала 30 экз./м³, тогда как в ноябре – декабре и в мае они встречались единично. Экспериментально установлено, что на ципривидную стадию науплиальные личинки переходят в возрасте 18–20 дней (Мурина, Гринцов, 1995). Таким образом, массовое оседание личинок *A. improvisus* на коллекторы и гидробиотехнические конструкции мидийно-устричной фермы можно ожидать примерно через 2–3 недели после пика численности науплиусов в планктоне.

Оседая на субстрат, личинки балянусов участвуют в образовании первого яруса обрастания. У берегов Крыма наиболее интенсивно сообщество развивается в летне-осенний сезон (июль – ноябрь) (Смирнова и др., 2021). Взрослые особи балянусов встречаются во всех ярусах перифитона. Комплексный мониторинг, выполненный на взморье Севастополя в районе марихозайства, не выявил значительных сезонных изменений гидрохимических показателей. Величина pH в течение года изменялась от 8,1 до 8,55, соленость колебалась в диапазоне 17,9–18,4 ‰. Сезонные изменения основных химических параметров морской воды не лимитировали оседание на субстрат личинок усоногих раков (Karpanov et al., 2020;

Смирнова и др., 2021). Результаты исследований сообщества обрастания мидийных коллекторов в восточной части Черного моря также показали, что усоногий рак *A. improvisus* является одним из характерных видов, для него отмечены наибольшее проективное покрытие (до 50 %) и биомасса (до 4000 г/м) (Яхонтова, 2008).

Периоды встречаемости личинок баянусов в акватории марихозяйства рекомендуется учитывать при планировании работ на мидийно-устричных фермах (табл.). Полученные данные показывают, что у берегов Крыма в районах размещения мидийно-устричных ферм массовое оседание личинок *A. improvisus* на коллекторы, устричные садки и гидробиотехнические конструкции фермы можно ожидать с конца мая по октябрь-ноябрь. Постановку носителей, оттяжек, якорей и буев рекомендуется, по возможности, проводить с декабря по март, чтобы минимизировать процесс их обрастания.

Таблица

Встречаемость личинок *Amphibalanus improvisus* в акватории мидийно-устричной фермы
(по данным 2013–2020 гг.)

Личинки	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Науплиусы	+	+	+	+++	+++	+++	++	++	++	+++	++	+
Циприсы					ед.	+	+	+	+	+	ед.	ед.

Примечание к таблице. Ед. – встречались единично; + – плотность до 50 экз./м³; ++ – плотность до 1000 экз./м³; +++ – плотность более 1000 экз./м³.

Оптимальный период для установки мидийных коллекторов в феврале – марте, когда в планктоне находится наименьшее количество личинок усоногих раков. В эти же сроки рекомендуется выставлять коллектора и для сбора спата мидий (Холодов и др., 2017). Учитывая, что личинки *A. improvisus* встречаются круглый год, есть потенциальная возможность их оседания в любое время, следовательно, механическую чистку устричных садков от обрастания необходимо проводить регулярно, особенно в летне-осенний период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В акватории мидийно-устричной фермы личинки усоного рака *A. improvisus* встречались круглый год, их количество варьировало и зависело от сроков нереста взрослых особей и гидродинамики водных масс. В период гидрологической зимы (декабрь – начало апреля) при температуре воды ниже 10 °С плотность личинок не превышала 50 экз./м³. Массовый выход в планктон науплиусов *A. improvisus* отмечен весной при прогреве воды до 12–13 °С. Высокие показатели плотности науплиусов (более 1000 экз./м³) зарегистрированы с конца апреля по июнь и с конца сентября по ноябрь в температурном диапазоне 13–23 °С. Количество циприсовидных личинок в планктоне увеличивалось с июня по октябрь при температуре воды 20–24 °С.

Периоды встречаемости личинок баянусов в планктоне рекомендуется учитывать при разработке биотехники выращивания мидий и устриц. У берегов Крыма в районах размещения мидийно-устричных ферм массовое оседание личинок *A. improvisus* на коллекторы, устричные садки и гидробиотехнические конструкции фермы можно ожидать с мая по октябрь при температуре воды выше 20 °С. Оптимальный период для установки

мидийных коллекторов в феврале – марте. Механическую чистку устричных садков от обрастания необходимо проводить регулярно, особенно в летне-осенний период.

Благодарности. Выражаем благодарность за помощь в отборе проб сотрудникам отдела Аквакультуры и морской фармакологии ИнБЮМ м. н. с. Еремину И. Ю., с. н. с., к. г. н. Попову М. А. и руководству мидийно-устричного хозяйства за предоставленную возможность проводить исследования на ферме.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса», номер государственной регистрации темы: 121030300149-0.

Список литературы

- Зевина Г. Б., Долгопольская М. А. Подкласс усоногие раки – Cirripedia. Определитель фауны Черного и Азовского морей. – К.: Наукова думка, 1969. – Т. 2. – С. 260–267.
- Зевина Г. Б. Биология морского обрастания. – М.: Изд-во. МГУ, 1994. – 133 с.
- Зевина Г. Б., Полтаруха О. П. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) Черного моря // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1999. – Т. 104, вып. 1. – С. 30–39.
- Звягинцев А. Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 432 с.
- Лисицкая Е. В., Щуров С. В. Роль полихет в сообществе обрастания на мидийно-устричных фермах (Крым, Черное море) // Вопросы рыболовства. – 2020. – Т. 21, № 1. – С. 74–83.
- Мурина В. В., Гринцов В. А. Морфология личинок *Balanus improvisus* (Cirripedia: Thoracica) из Черного моря // Вестник зоологии. – 1995. – № 4. – С. 49–53.
- Мурина В. В., Лисицкая Е. В., Шаляпин В. К. Личинки массовых видов донных беспозвоночных в планктоне Севастопольской бухты // Гидробиологический журнал. – 2001. – Т. 37, № 2. – С. 13–30.
- Мурина В. В., Мазлумян С. А. Сезонная динамика меропланктона на взморье у Севастополя. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 104–108.
- Полтаруха О. П. Диагностические признаки и ключ для определения всех науплиальных стадий усоногих раков (Crustacea, Cirripedia, Thoracica), постоянно обитающих в Черном море // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2002. – Т. 107, вып. 1. – С. 26–31.
- Полтаруха О. П., Корн О. М. Атлас-определитель личинок усоногих раков (Cirripedia: Thoracica) прибрежных вод России. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 152 с.
- Смирнова Л. Л., Кошкарлов А. А., Сизова О. С. Развитие сообществ обрастания на антропогенных поверхностях в прибрежных водах Черного моря // Биология внутренних вод. – 2021. – № 5. – С. 461–471. DOI: 10.31857/S0320965221040136
- Трошенко О. А., Щуров С. В., Еремин И. Ю. Гидрологические характеристики в районе морской фермы на взморье Севастополя, Черное море (2000–2019 гг.): св-во о гос. рег. базы данных 2020620422 Российская Федерация; № 2020620250; заявл. 26.02.2020; опублик. 06.03.2020, Бюл. № 3. РИНЦ РОСРИД.
- Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Выращивание мидий и устриц в Чёрном море. – Воронеж: ООО «ИЗДАТ-ПРИНТ», 2017. – 508 с.
- Яхонтова И. В. Сообщество обрастания мидийных коллекторов в восточной части Черного моря: автореф. дис. канд. биол. наук. – Москва: ВНИРО, 2008. – 25 с.
- Karpanov S. V., Kovrigina N. P., Troshchenko O. A., Rodionova N. Yu. Long-term variations of thermohaline and hydrochemical characteristics in the mussel farm area in the coastal waters off Sevastopol (Black Sea) in 2001–2018 // Continental Shelf Research. – 2020. – Vol. 206. – P. 1–16.
- Korn O. M., Scherbakova N. V. The distribution of cirripede larvae (Cirripedia: Thoracica) in the Amursky and Ussuriysky Bays of the Sea of Japan // Russian Journal of Marine Biology. – 2012. – Vol. 38, N 2. – P. 166–178.

Lisitskaya E. V., Shchurov S. V. Periods of occurrence of larvae of the *Amphibalanus improvisus* (Cirripedia: Thoracica) in the water area of a marine farm (Sevastopol, the Black Sea) // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 114–121.

The research was carried out in the water area of a mussel-oysters farm near Sevastopol in 2013–2020. The dynamics of the density of larvae of the fouling species *Amphibalanus improvisus* Darwin, 1854 (Cirripedia: Thoracica) was studied. Research materials were collected with a Juday plankton net (net mouth diameter of 36 cm, mesh size of 135 μm). A layer of water was examined from the bottom to the surface (10-0 m). Live material was processed by total calculation of larvae number in Bogorov chamber. Moreover, light microscopes MBS-9 and Mikmed-5 were used for the research. The photos were taken with a Sony cyber-shot 16.2 camera. Larvae of the barnacle *A. improvisus* were found in plankton all year round, but their number was different. The density of larvae in plankton did not exceed 50 ind./m³ during the hydrological winter (December – early April), when water temperature was below 10 °C. The maximum density of nauplii (more than 1000 ind./m³) was observed in the periods from the end of April to June and from the end of September to November in the temperature range of 13–23 °C. The number of cypris stages in plankton increased from June to October at water temperature above 20 °C. It is recommended to take into account the periods of occurrence of *A. improvisus* larvae in plankton and the estimated time of their settling when developing biotechnics for growing mussels and oysters. Off the coast of Crimea, in areas where marine farms are located, mass settling of *A. improvisus* larvae on collectors, oyster cages and hydrobiotechnical farm structures can be expected from May to October at water temperatures above 20 °C. The optimal period for installing mussel collectors is February – March. Mechanical cleaning of oyster cells from fouling should be carried out regularly, especially in the summer and autumn period.

Key words: mariculture, mussel-oysters farm, barnacles, larvae, the Black Sea.

Поступила в редакцию 07.05.22
Принята к печати 15.06.22

УДК 598.2:551.583(470-924.71)

Изменения миграционных характеристик некоторых видов орнитофауны Крыма в условиях потепления климата

Бескаравайный М. М.¹, Гирагосов В. Е.², Гринченко А. Б.³

¹ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – Природный заповедник РАН
Феодосия, Россия

karava54@mail.ru

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

vitaly.giragosov@gmail.com

³ Центральный музей Тавриды

Симферополь, Россия

from.grin.valley@mail.ru

Глобальное потепление – фактор, существенно повлиявший на миграционные характеристики птиц в последние десятилетия, что уже установлено для ряда регионов Северного Причерноморья. Цель настоящей работы – на фоне изменяющейся климатической ситуации зафиксировать изменения характера и сроков пребывания некоторых пролетных и зимующих птиц Крыма. Наблюдения проводились в разных регионах Крымского полуострова с 1981 до начала 2022 года, значительная их часть – в аномально теплый осенне-зимний сезон 2020/2021 годов. Зафиксированы существенные изменения указанных характеристик для 24 видов птиц. Увеличение продолжительности миграционных периодов установлено для 13 видов, в том числе для 12 – осенью, за счет более позднего окончания миграции, и 4 – весной, вследствие более раннего ее начала. За последние 40 лет впервые на зимовке в Крыму обнаружено 15 видов (розовый пеликан, малая белая и рыжая цапли, белый аист, ходулочник, шилоклювка, тулес, галстучник, морской зук, травник, камнешарка, белокрылая крачка, удод, малая мухоловка, пеночка-теньковка), и еще 4 вида (серый журавль, морской голубок, зимородок и белая трясогузка), известных до 1980 года только по редким или единичным наблюдениям. Для трех видов отмечены более многочисленные, чем ранее, зимние скопления; 7 видов впервые зарегистрированы на зимовке в горной части Крыма. Таким образом, изменения миграционных характеристик птиц прослеживаются в следующих основных направлениях: увеличение продолжительности миграционного периода за счет смещения сроков начала весенней и конца осенней миграции в сторону более холодного сезона года; появление на зимовке в Крыму ранее нехарактерных для этого периода видов птиц; в ряде случаев – возрастание зимней численности и расширение районов зимовки.

Ключевые слова: Потепление климата, Крым, птицы, сроки пребывания, осенняя миграция, весенняя миграция, зимовка.

ВВЕДЕНИЕ

Выяснение таких вопросов, как характер и сроки пребывания птиц в конкретном регионе – важное звено региональных орнитологических исследований. Среди работ по орнитологии Крыма, опубликованных во второй половине 20 в., наиболее полно эта информация представлена в монографии Ю. В. Костина (1983), впоследствии обширный материал был собран как в северных, так и в южных районах Крымского полуострова (Костин, Тарина, 2002; Кинда и др., 2006; Бескаравайный, 2008; Гирагосов, Бескаравайный, 2019 и др.).

В последние десятилетия актуальность приобретает анализ многолетних изменений миграционных характеристик птиц в связи с глобальным потеплением климата, последствия которого, согласно прогнозам, проявятся в южных регионах в большей степени, чем в северных (Дегтерев, 2020). В последние годы уже наблюдается появление на зимовке, или возрастание зимней численности некоторых видов в ряде районов Северного Причерноморья (Энциклопедія мігруючих видів..., 2018; Забашта, 2020; Яковлев та ін., 2021 и др.). Так, в Придунайском регионе Украины в аномально теплый зимний сезон 2019/2020 годов такие изменения отмечены для 11 видов птиц (Яковлев та ін., 2021). Аналогичные явления прогнозируются и уже происходят в Крыму, где за последние 30 лет среднегодовая

температура воздуха повысилась на 1,5 °С (Дегтерев, 2020). Аномально высокими температурами отличались здесь последние осенне-зимние сезоны – 2019/2020, 2020/2021 и 2021/2022 годов.

Цель настоящей работы – зафиксировать наиболее существенные за последние десятилетия изменения характера и сроков пребывания в Крыму некоторых мигрирующих видов птиц на фоне происходящих климатических изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу настоящей работы положены материалы орнитологических исследований, проведенных в разных регионах Крымского полуострова в период с 1981 до начала 2022 года. Значительная часть данных получена в ходе плановых учётов птиц в осенне-зимний сезон 2020/2021 годов. Материал (собственные наблюдения и опросные данные) собран главным образом на востоке Южного берега (в районе Судак – Феодосия), в западной части предгорий и Главной гряды (Севастополь и его окрестности), на Керченском полуострове, Акмонайском перешейке и в ряде районов равнинного Крыма: Черноморском, Сакском, Раздольненском, Джанкойском, Кировском, а также в окрестностях Евпатории.

В процессе сбора материала ежегодно фиксировались первая и последняя даты встреч видов в миграционные и зимний периоды года (всего более 650 наблюдений), биотоп, количество наблюдаемых особей.

В ходе работы использовались бинокли с 10–12-кратным увеличением; в ряде случаев уточнение видовой принадлежности птиц проводилось по фотоснимкам, сделанным с помощью цифровых фотокамер. Принимались во внимание данные, любезно предоставленные опытными орнитологами-любителями, если они были подтверждены фотографиями или видеозаписями, позволяющими однозначно идентифицировать вид.

Характеристика погодных условий приводится по данным архивов погоды (Погода и климат, электронный ресурс; Weather archive, электронный ресурс; RP5.ru, электронный ресурс).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поскольку значительная часть наблюдений, существенно уточняющих характер пребывания и сроки миграции птиц в Крыму, проведена в аномально теплый осенне-зимний период 2020/2021 годов, в качестве примера приведем основные погодные особенности этого сезона.

Осень 2020 года характеризовалась сравнительно высокой средней температурой воздуха. В районах исследований – городах Феодосия, Ялта, Севастополь, Евпатория, Симферополь, пгт. Черноморское этот показатель был максимальным за период с 2014 года – 16 °С, тогда как средняя осенняя температура за этот период составила 14,5 °С. Зимой (декабрь 2020 – февраль 2021 годов) средняя температура воздуха в указанных районах составила 5,6 °С, что заметно выше среднегодового зимнего значения с 2014 года – 4,9 °С. На фоне сравнительно тёплой зимы имели место кратковременные похолодания, в том числе с отрицательной температурой и снегопадами: 21–23 декабря 2020 года, 15–20 января и 13–21 февраля 2021 года.

Приводим данные о 24 пролетных и зимующих видах птиц из отрядов Pelecaniformes, Ciconiiformes, Gruiformes, Charadriiformes, Coraciiformes, Vucerotiformes и Passeriformes, для которых в последние 4 десятилетия, включая последние годы, установлены существенные изменения сроков и характера пребывания в Крыму по сравнению с ранее известными.

Перепел – *Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758). В Крыму, по Ю. В. Костину (1983), увеличение численности осеннепролетных перепелов в степи и предгорьях происходит с середины августа, разгар пролета – в середине – конце сентября, отлет большинства – в конце октября; в ограниченном количестве вид зимует.

По наблюдениям, проведенным в последние десятилетия, сроки осеннего пролета заметно расширились. В 2008–2021 годах первые миграционные волны регистрировали в последнюю неделю июля: одной из возможных причин этого может быть установление более засушливого периода на юге России с начала 21 века (Золотокрылин и др., 2020).

С начала 2000-х годов отмечается запаздывание последних пиков осенней миграции по сравнению с ранее известными приблизительно на месяц и более. Так, 29–30.10.2006 перепел был еще многочисленным в районе Севастополя, а 26.10.2021 – на Тарханкуте. В отдельные годы миграционные волны фиксировались до последней недели ноября, когда учитывали несколько сотен (иногда до тысячи) перепелов в день; в начале 2000-х годов, по сообщению местных охотников, около десятка птиц были добыты на небольшом прибрежном участке у Судака в конце декабря.

Существенно изменился и возрастной состав осеннепролетных перепелов. Если раньше первые волны состояли на 90 % из упитанных взрослых самцов (Костин, 1983), то в настоящее время более 60 % составляют молодые птицы.

Розовый пеликан – *Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758. В конце 19 – начале 20 века был известен в Крыму, как пролетный: весной – с конца марта, самая поздняя осенняя дата – 26.10.1905; позже (до 1980 г.) – как кочующий (крайние даты – 9.04.1961 и 24.07.1972) вид (Костин, 1983).

Первые зимние наблюдения в Крыму сделаны в 1994 году у Лебяжьих островов на севере полуострова 7 и 11 декабря (Костин, Тарина, 2002). В последние 4–5 лет позднеосенние и зимние встречи в Северном Причерноморье и в Крыму участились. В Придунавье птицы наблюдались в декабре 2018, а также в январе и феврале 2020 года (Яковлев та ін., 2021). В первой декаде января 2016 года зафиксирован первый случай зимовки в горной части Крыма – по данным СМИ¹, молодая птица несколько дней держалась на набережной Ялты (рис. 1). В западных предгорьях (Севастополь) молодые отмечались 25.11.2019 в бухте Стрелецкая, 18.11.2020 – у мыса Херсонес и 20.11.2020 – в бухте Круглая; в равнинной части полуострова – 17.12.2020 на соленом озере у Евпатории.

Малая белая цапля – *Egretta garzetta* (Linnaeus, 1766). По данным Ю. В. Костина (1983), самая ранняя весенняя и поздняя осенняя регистрации в Крыму – 13.03.1972 у Алушты и 31.10.1972 у села Портовое Раздольненского района. Впоследствии стала встречаться на юге Украины, включая Азово-Черноморский регион, и в некоторые зимние сезоны (Енциклопедія мігруючих видів..., 2018; Яковлев та ін., 2021).

Первый факт зимовки в Крыму (Алушта) зафиксирован 3.01.1989 (Бескаравайный, Костин, 1999). Второй имел место в 2020/2021 годах, когда одиночные особи зимовали в предгорьях и равнинных районах полуострова: с 12 декабря до 20 января – в бухтах Соленая и Казачья у Севастополя, 30.12.2020 – на озере Кызыл-Яр южнее города Саки и 4.01.2021 – на озере Сасык у Евпатории.

Рыжая цапля – *Ardea purpurea* Linnaeus, 1766. До 1980 года самое раннее весеннее и позднее осеннее наблюдения в Крыму – 20.03.1962 (Алушта) и 26 сентября (Лебяжьих острова) (Костин, 1983).

На зимовке впервые зарегистрирована в осенне-зимний сезон 2020/2021 годов у Севастополя: 6–15 ноября вероятно уже зимующая птица держалась в бухте Круглая, 18 января (возможно, та же) – в бухте Стрелецкой. Здесь же возможно уже зимующая молодая особь отмечалась и в конце осени следующего года – 13–20.11.2021.

Белый аист – *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758). В Крыму осенний пролет идет в основном в августе и сентябре, самая поздняя дата ранее была зафиксирована 9.10.1977 (Костин, 1983). С середины 1980-х годов пролетные, а возможно, уже зимующие птицы отмечались и позже: одиночки – 13.11.1986 над Карадагским заповедником и 16.11.2016 севернее села

¹ <http://studic.info/regioni/313249.html>; <http://argumenti.ru/society/2016/01/430075>



Рис. 1. Молодой розовый пеликан, зимующий
на набережной Ялты (источник: <http://studic.info/regioni/313249.html>)

Владиславовка Кировского района; две особи – 22.11.2014 у села Насыпное Феодосийского городского округа.

Неоднократные случаи зимовки аистов известны на Украине (Грищенко, 1992); в январе и феврале 2020 года регистрировался в Придунавье (Яковлев и др., 2021), а впервые на Крымском полуострове (Лебяжьих острова) – 18 января и 1 февраля 2000 года (Тарина, Костин, 2011). В 2020/2021 году аист зимовал в окрестностях села Шелковичное Сакского района, где его наблюдали с декабря до начала апреля (Грищенко, 2021). В этот же зимний сезон зарегистрирован первый случай зимовки в горной части Крыма. С осени 2020 года два аиста держались в зоне застройки 5-го микрорайона Севастополя 15–16 сентября и один (скорее всего, кто-то из этих двух) – в районе бухты Казачья с 23 сентября до 29 ноября (рис. 2). Вероятно, он же (молодая особь) встречен 12.01.2021 в бухте Стрелецкая, а 14.01.2021 – в 10 км юго-восточнее от места первой регистрации, в дачном поселке у мыса Фиолент.

Серый журавль – *Grus grus* (Linnaeus, 1758). По данным Ю. В. Костина (1983), в период с 1958 до 1980 года самая ранняя дата начала весеннего пролета в Крыму была зафиксирована 17 марта, а самое позднее окончание осеннего – 9 ноября.

Тенденция к смещению сроков начала весеннего пролета к более ранним прослеживается с начала 1980-х годов. Первые регистрации на юге Крыма стали нередкими в первой декаде марта, а в отдельные годы – во второй и третьей декадах февраля. Близкие результаты получены и на севере полуострова (Лебяжьих острова) в 1987–2002 годах (Костин, Тарина, 2002), когда большинство первых весенних дат пришлось на первую декаду марта (табл. 1).



Рис. 2. Белый аист в районе бухты Казачья: осень, 2020 год (фото Т. Б. Сеницына)

Таблица 1

Подекадное распределение дат первых регистраций серого журавля на весеннем пролете в Крыму в последние десятилетия

Период и район наблюдений	Месяц (декада) и количество наблюдений					Средняя дата начала пролета	Ранние даты
	II (2)	II (3)	III (1)	III (2)	III (3)		
1987–2002, север Крыма, по: (Костин, Тарина, 2002, табл. 8)	–	–	7	5	4	13.03±1,8	1.03.1996, 7.03.1989, 8.03.1999
1980–2000, Южный берег Крыма	1	1	5	8	3	12.03±2,2	20.02.2000, 23.02.1987, 7.03.1986
2001–2022, Южный берег Крыма	–	6	8	8	–	7.03±1,7	24.02.2017, 25.02.2022, 27.02.2006

С конца 1980-х годов позднее окончание осеннего пролета отмечалось на юге Крыма 13.11.2010 и 18.11.1989 (средняя дата – 1.11±2,7), а в 2001 году вероятно запоздавшие пролетели 15 декабря (Бескаравайный, 2008). Более отчетливо эта тенденция выявлена на севере полуострова в 1987–2002 годах (Костин, Тарина, 2002), когда окончание осеннемиграционного периода неоднократно регистрировали во второй и третьей декадах ноября (самая поздняя дата – 30.11.1987).

В литературе есть данные о зимовке трех птиц в январе 1855 года у Севастополя (Irbu, 1857). В последнее десятилетие получена информация еще о трех случаях зимовки в равнинной части Крыма: 12.01.2012 серый журавль был отловлен в окрестностях села Журавки Кировского района и доставлен в зооуголок Феодосии; 6.01.2021 двух особей наблюдали на озими в 29 км севернее Евпатории. В 2022 году в окрестностях села Портовое Раздольненского района одиночная птица держалась в группе лебедей-кликунов с 20 января до первых чисел февраля (рис. 3).



Рис. 3. Зимующий серый журавль в группе лебедей-кликунув
в районе села Портовое (фото Н. А. Тариной)

Коростель – *Crex crex* (Linnaeus, 1758). До 1980 года хорошо заметный осенний пролет проходил в сентябре (крайние даты – 4 и 26 сентября), известны только две более поздние встречи одиночек: 24.10.1898 (Молчанов, 1906) и травмированной птицы – 7.11.1961 (Костин, 1983).

В 2021 году малоактивная миграция имела место 4–7 октября, когда в количестве 1–2 ос. коростели (в том числе хорошо упитанные) встречались и добывались в районах Черноморском (село Северное), Сакском (Огневое) и Симферопольском (Живописное). Наиболее поздние наблюдения в последние два десятилетия следующие: 8.11.2003 – в Симферопольском районе (2 ос.), 17–18.12.2003 – в бухте Капсель Судакского района (2 ос.) (Гринченко, 2005) и в теплый начальный период зимы 2–6.12.2020 – в долине реки Бельбек у Севастополя (до 3 ос.).

Ходулочник – *Himantopus himantopus* (Linnaeus, 1758). Самая ранняя весенняя и поздняя осенняя даты наблюдений в Крыму пролетных птиц до 1980 года – 15.04.1965 и 29 сентября (Костин, 1983); в последующие годы на севере полуострова – соответственно 22.02.2002 (Тарина, Костин, 2011) и 18.11.1998 (Костин, Тарина, 2002). В южных районах после 1984 года первое появление весной неоднократно фиксировали в первой декаде апреля; самая ранняя дата – 23.03.2007 (Бескаравайный, 2008), средняя – 14.04±2,1.

В Северном Причерноморье известны декабрьские наблюдения в 1997 и 2005 годах (Кинда и др., 2006). На зимовке в Крыму впервые отмечен 23.01.2021 в предгорьях: мертвая молодая птица найдена на берегу бухты Казачья в Севастополе (рис. 4). В следующем осенне-зимнем сезоне две особи зимовали на озере у города Саки с 21.11.2021 до начала февраля 2022 года.

Шилоклювка – *Recurvirostra avosetta* Linnaeus, 1758. Ранее известные крайние даты пребывания в Крыму – 20 марта весной и 31.10.1974 осенью (Костин, 1983). На зимовке в Северном Причерноморье отмечается с 1980 года, более регулярно – в 1990–2000-х годах (Кинда и др., 2006).



Рис. 4. Мертвый молодой ходулочник, обнаруженный зимой на берегу бухты Казачья (фото В. Е. Гирагосова)

Первые зимние наблюдения в Крыму сделаны в 1999 году – 12 декабря и 23 января (9 ос.) на соленых озерах Аджиголь и Кучук-Аджиголь восточнее Феодосии (Кинда и др., 2006), последующие – здесь же 30.11.2001, 3.02.2008 и 27.01.2018. В последние 12 лет район зимнего пребывания на полуострове расширился: на Восточном Сиваше у села Ермаково Джанкойского района шилоклювки учтены 22.12.2010 (35 ос.) и 6.12.2012 (42) (Андрющенко, Попенко, 2016) и здесь же – 1–3.01.2022 (17); на озере Сакское у города Саки – 20.01.2017; впервые на зимовке в горной части Крыма (бухта Соленая в Севастополе) – 23.12.2021.

Тулес – *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758). В Крыму этот вид ранее был известен как пролетный и летующий: самое раннее наблюдение весной – 21.03.1962, самое позднее осенью – 23.11.1975 (Костин, 1983).

Позже, в 1980–2000-х годах, встречался зимой в разных районах Северного Причерноморья, в том числе на Восточном Сиваше в Крыму: 9.01.2005 – 150 ос. (Кинда и др., 2006) и 1.12.2013 – одиночка (Андрющенко, Попенко, 2016). В 2021 году не менее 6 птиц отмечены 5 января на островке у села Межводное Черноморского района и 19 февраля возможно ранние весеннепролетные – на берегу бухты Круглая в Севастополе (3 ос.). В следующем году учитывался на Восточном Сиваше в Джанкойском районе 1–3.01.2022: у села Чайкино (21 ос.) и у села Ермаково (88).

Галстучник – *Charadrius hiaticula* Linnaeus, 1758. В Крыму ранее был известен только как пролетный и летнекочующий; самая ранняя весенняя дата – 16 апреля в Присивашье, самая поздняя осенняя – 31.10.1973 у села Портовое Раздольненского района (Костин, 1983).

Первый случай зимовки зафиксирован 31.12.1998 у Феодосии (Бескаравайный, 1999), второй – 5.01.2021 на островке у села Межводное Черноморского района (не менее 6 ос.).

Морской зук – *Charadrius alexandrinus* Linnaeus, 1758. Самое раннее и позднее наблюдения в Крыму до 1980 года – 16.03.1941 весной и 10 ноября осенью (Костин, 1983). В последующие годы возможно поздние осеннепролетные встречались 18.11.2008 на Керченском полуострове (озеро Кояшское) и по данным В. В. Кинды и др. (2006) – 26.11.1994 на Сиваше.

В Северном Причерноморье несколько раз был отмечен на зимовке в декабре и январе 1985 и начале 2000-х годов (Кинда и др. 2006), впервые в Крыму (17 птиц) – 2.02.2013 на озере Ярылгач в Черноморском районе (Панченко и др., 2016). В зимний сезон 2020/2021 годов морские зуйки регистрировались в равнинной части полуострова: 20 декабря – у села Чайкино Джанкойского района и 23 декабря – 5 января – на островке у села Межводное Черноморского района (не менее 70 птиц) (рис. 5). Впервые на зимовке в Горной части Крыма (предгорья) наблюдался 20.01.2021 на берегу бухты Казачья в Севастополе.



Рис. 5. Группа зимующих морских зуйков
на островке у села Межводное (фото Н. М. Поповича)

Травник – *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758). Приводимые ранее сроки пребывания в Крыму ограничены датами 15 марта и 19 декабря (Костин, 1983). В других районах Северного Причерноморья в небольшом количестве неоднократно встречался в декабре и январе (Кинда и др., 2006).

Регулярная зимовка травников в Крыму отмечается в вершинной части бухты Соленая у Севастополя, где с 2005 года учитывали 1–2 (в 2007 году – 4) птиц (Бескаравайный, 2008; Гиригосов, Бескаравайный, 2019). Самая ранняя и поздняя даты этих наблюдений – 13.11.2020 и 20.02.2005, в последний раз две птицы были учтены здесь в январе 2022 года. Второй пункт зимовки в Крыму – приустьевый участок реки Байбуга в Феодосии, где две птицы были встречены 11.01.2009 при температуре воздуха –8 °С.

Камнешарка – *Arenaria interpres* (Linnaeus, 1758). Ранее приводилась для Крыма как пролетная и летнекочующая в сроки между 27 апреля (в 1977 году) и 25 октября (Костин, 1983), позже – как единично зимующая в Азово-Черноморском регионе (Энциклопедія мігруючих видів..., 2018).

На зимовке в Крыму (у Феодосии) впервые отмечалась 5–6.02.1996 (Мосалов и др., 2002). В 2021 году не менее 4 зимующих птиц держались на островке у села Межводное Черноморского района с 5 января до 3 февраля.

Турухтан – *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758). Самая ранняя дата начала весеннего пролета в Крыму, установленная до 1980 года – 11.03.1960 (Костин, 1983). На Азово-Черноморском побережье Украины пролет начинается с середины марта, самая ранняя дата – 26 февраля (Черничко, 2010). Вероятно, с 1970-х годов в небольшом количестве зимует на севере Крыма (Кинда и др., 2006).

Зимующие или ранние весеннепролетные турухтаны отмечены в Крыму в 2021 году: 12 февраля – скопление из 50 птиц на озере «Камышинский Луг» восточнее Феодосии и 13 февраля – 30 ос. на озере Узунлар (Керченский полуостров).

Морской голубок – *Larus genei* Brème, 1840. Осенние кочевки на севере Крыма имеют место в сентябре и октябре (Костин, 1983); в 1987–1995 годах был указан как обычный в октябре у западных предгорий севернее Севастополя (Клестов, Цвельх, 1999). До 1970-х

годов зимовал в основном у южных берегов Крыма (Костин, 1983); позже нерегулярно отмечался здесь зимой до начала 1990-х годов (Бескаравайный, Костин, 1999; Мосалов и др., 2002), а в январе 2009 года – у западных берегов (Бюллетень РОМ, 2011). Вызывают сомнения сведения о регулярных зимовках этого вида в севавтопольских бухтах (Мордвинов, 2001; Мордвинов, Тимофеев, 2002), где во время зимних учетов в 1978 году и с 2005 до 2016 года не встречался (Бескаравайный, 2008, 2013, 2015; Гирагосов, Бескаравайный, 2016).

Наблюдения последних лет уточняют распространение и сроки пребывания морского голубка в Крыму в послегнездовой и зимний периоды. У Севастополя кочующие или осеннепролетные молодые птицы держались в бухтах Соленая – 26.07.2020 и Круглая – 25.10.2015, возможно уже зимующая – 22.11.2021. Зимой в этом же районе 5 особей учтены 2.12.2018 в бухте Солёная и одиночные молодые – между 23.12.2020 и 13.02.2021 в бухтах и у открытых берегов. У северо-западных берегов Крыма отмечен в районе села Межводное Черноморского района 8.12.2020.

Белокрылая крачка – *Chlidonias leucopterus* (Temminck, 1815). В Крыму известна, как пролетная и летнекочующая птица: самая ранняя и поздняя даты – 29.04.1977 и 3.09.1973 (Костин, 1983). На зимовке в Причерноморье одиночки регистрировались в середине 20 века у берегов Кавказа (Строков, 1974) и в конце ноября – декабре 2019 года – в дельте Дона (Забашта, 2020).

В последние годы осенние даты пребывания в Крыму существенно сдвинулись к более поздним. На озере Кучук-Аджиголь вид был отмечен 14.10.2018 и 4.11.2019 (2 ос.); в 2020 году 3 особи держались здесь же в октябре, ноябре и одиночка – до 27 декабря (птицы были в брачном наряде), а на озере Сасык-Сиваш у Евпатории – 17 декабря. В следующем 2022 году птица в брачном наряде учтена на Кучук-Аджиголе 3 января.

Зимородок – *Alcedo atthis* (Linnaeus, 1758). До 1980 года самое раннее появление на весеннем пролете было зафиксировано 10 апреля, осенью хорошо заметный пролет продолжался до конца октября (Костин, 1983). С 1980-х годов эти сроки изменились несущественно: около половины первых весенних дат приходятся на первую декаду апреля – конец марта (самая ранняя – 30.03.2004, средняя – $11.04 \pm 1,1$), самая поздняя регистрация явно осеннепролетной особи – 1.11.2004.

Информация о зимовке одиночных птиц в Крыму имеется в некоторых работах середины 19 – первой половины 20 века (Irby, 1857; Никольский, 1891; Молчанов, 1906; Даль, 1929). Впоследствии был встречен зимой только 7.12.1992 – на морском берегу в районе поселка Курортное Феодосийского городского округа, а с 2002 года зимовка одиночных особей в южных районах Крыма стала регулярной (Бескаравайный, 2008; Гирагосов, Бескаравайный, 2019; неопубликованные данные) (табл. 2).

Удод – *Upupa epops* Linnaeus, 1758. Согласно ранее проведенным наблюдениям, отлетает из Крыма в середине сентября, наиболее поздние осенние даты – в разные годы между 27 сентября и 1 октября (Костин, 1983).

В период между 1980 до 2019 годами большинство последних дат также укладывалось в этот диапазон, но на юге Крыма отмечались и значительно более поздние: 9.10.2001, 2.11.1981 и самая поздняя – 7.11.2020.

Единичные случаи зимовки известны на юге России (Динкевич и др., 2008). Впервые на зимовке в Крыму (город Керчь, мыс Змеиный) удод отмечен 15.01.2021 на прибрежном участке моря во время сильного снегопада.

Белая трясогузка – *Motacilla alba* Linnaeus, 1758. Приводимые в литературе сроки пребывания в Крыму до 1980-х годов следующие: диапазон первых весенних дат – 2.03.1958 и 28.03.1928, средняя – 17 марта; последних осенних – 29–31 октября (Костин, 1983). В последние 4 десятилетия (1980–2020 годы) сроки прилета сместились к более ранним (диапазон первых дат – 22.02.2020 и 20.03.1980, средняя – $9.03 \pm 1,1$), а отлета – к более поздним (диапазон последних дат – 5.10.2007 и 16.11.2004, средняя – $30.10 \pm 2,2$).

Как редкая зимой, приводится без указания конкретных данных Л. А. Молчановым (1906). Впоследствии была отмечена на зимовке только 31.12.1976 в Ялте (Бескаравайный,

Таблица 2

Зимние наблюдения обыкновенного зимородка в Крыму в 2002–2021 годах

Район	Биотоп	Дата	Количество птиц
Севастополь, бухта Круглая	Берег бухты	22.12.2018	1
		5.12.2020	1
		24.02.2021	1
Севастополь, бухта Стрелецкая	Берег бухты	4.01.2020	1
		2.01 и 23.02.2021	1
Севастополь, бухта Карантинная	Берег бухты	11–31.01.2021	1
Севастополь, бухта Аполлонова	Берег бухты	31.01–1.02.2021	1
Севастополь, бухта Солёная	Берег бухты	17.02.2021	1
Симферополь, поселок Грэсовский, река Салгир	Русло реки	8 и 16.01.2002	1
Симферополь, центр города, река Салгир	Русло реки	4.01.2017	1
		2.01.2018	1
Феодосия, устье и приустьевая часть реки Байбуга	Русло реки, морской берег	1.01.2004	1
		22–24.01.2006	3
		20.12.2006	1
		11.01 и 7.02.2009	1
		11.01.2020	1
Керчь, река Мелек-Чесме	Русло реки	25.01 и 25.02.2019	1

2008), а с 1987 года одиночки относительно регулярно стали встречаться в околородных биотопах (на морском берегу, у водоемов и водотоков) и в населенных пунктах. С 2006 года заметной стала тенденция к увеличению зимней численности, о чем свидетельствуют встречи в подходящих биотопах небольших групп зимующих птиц. Наибольшее число регистраций пришлось на зимний сезон 2020/2021 годов (табл. 3).

Луговой чекан – *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758). Наиболее поздняя встреча на осеннем пролете, известная до 1980 года, – 26.09.1948 (Костин, 1983), а в 1980–2019 годах – 30.09.1998 (средняя дата окончания пролета – 22.09±2,1). В последние годы имеет место смещение последних осенних дат к более поздним. Осенью 2020 года в районе Феодосии вид был обычным 4 октября, в этом же году в Севастополе (берег бухты Казачья) одиночные особи регистрировалась 13 ноября и 13 декабря. В 2021 году последняя встреча во время осенней миграции в окрестностях Феодосии датирована 31.10.2021.

Малая мухоловка – *Ficedula parva* (Bechstein, 1792). Ранее была известна в Крыму только как пролетный вид: по данным 1958–1980 годов, самая ранняя весенняя дата – 23 апреля, самая поздняя осенняя – 31.10.1973 (Костин, 1983). В литературе приводится и более позднее наблюдение – 16.11.1943 (Dencker, 1943). Примерно с середины 1980-х годов ноябрьские встречи стали более частыми: самые поздние – 11.11.1993, 22.11.2011 и вероятно, задержавшейся птицы – 5.12.2016; средняя дата окончания осеннего пролета – 1.11±2,6 (Бескаравайный, 2020).

Первый случай зимовки в Крыму зафиксирован на востоке Южного берега (Карадагский заповедник) в конце декабря 2014 – начале января 2015 года (Бескаравайный, 2020), второй – в зоне предгорий (п. Научный Бахчисарайского района) 22.12.2020 (рис. 6).

Пеночка-теньковка – *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817). Самые ранние известные до 1980 года весенние встречи на юге Крыма – 3–12 апреля, последние осенние – 15 ноября и 25 декабря (Костин, 1983). В последующие годы первое появление весеннепролетных особей (поющие самцы) в Горном Крыму стало нередким в первой половине марта, самое раннее – 6.03.1981 (средняя дата – 24.03±1,3).

Таблица 3

Наблюдения белой трясогузки в Крыму в зимние сезоны 1987–2022 годов

Район	Биотоп	Дата	Количество птиц
Феодосия, река Байбуга	Русло реки	19.12.1987	1
Феодосия, река Байбуга	Русло реки	14.01.1989	1
Феодосия, река Байбуга	Русло реки	19.01.1991	1
Поселок Курортное, Феодосийский городской округ: река Отузка	Русло реки	29.01.1992	1
Поселок Коктебель, Феодосийский городской округ	Морской берег	2.02.1993	1
Поселок Щebetовка, Феодосийский городской округ	Населенный пункт	19.01.1996	1
Феодосия, район Ближние Камыши	Берег озера	9.12.2001	1
Карадагская научная станция	Морской берег	18.12.2002	1
Карадагская научная станция	Морской берег	10.12.2003	1
Феодосия	Набережная	20.12.2003	1
Феодосия	Набережная	20.01.2004	1
Феодосия	Набережная	8.01.2006	1
Феодосия, участок 1км русла реки Байбуга	Русло реки	20.12.2006	4
Феодосия, устье реки Байбуга	Русло реки, морской берег	15.01.2007	1
Феодосия, устье реки Байбуга	Русло реки	5.01.2008	1
Поселок Курортное, Феодосийский городской округ	Набережная	20.01.2010	1
Севастополь	Береговая зона, набережная	17.01.2015	6
Севастополь	Береговая зона, набережная	4.01.2017	1
Севастополь, бухта Круглая	Берег бухты	8.02.2020	1
Карадагская научная станция	Населенный пункт	6.12.2020	1
Поселок Щebetовка, Феодосийский городской округ	Населенный пункт	11–18.12. 2020	1
Поселок Приморский, Феодосийский городской округ	Отстойники на очистных сооружениях	2.01.2021	Не менее 12
Севастополь	Отстойники на очистных сооружениях	30.01.2021	1
Севастополь	Береговая зона, набережная	17.01.2021	1
Саки	Озеро, грязевая отмель	24.01.2021	6
Поселок Приморский, Феодосийский городской округ	Отстойники на очистных сооружениях	8.01.2022	2
Севастополь, бухта Круглая	Берег бухты	29.01.2022	2

С начала 1980-х, а с 2010/2011 годов – регулярно, вид зимует в Краснодарском крае (Динкевич, Тильба, 2022), с начала 21 века – на Украине, включая Северное Причерноморье (Енциклопедія мігруючих видів..., 2018). Согласно опубликованным данным, в Горном Крыму зимние встречи теньковки имели место 20.12.1985–10.03.1986 на территории Севастополя (в Балаклаве и у мыса Айя) (Купша, Трещев, 1992), а также в районе Ялты: 30–31.01.1996 – в парке Никитского сада и 5.02.1996 – в окрестностях города (Мосалов и др., 2002).



Рис. 6. Зимующая малая мухоловка в п. Научный (фото В. Е. Лузанова)

По нашим наблюдениям (табл. 4), на юге Крыма не ежегодно отмечается в зимние месяцы с 1982 года.

Таблица 4

Зимние наблюдения пеночки-теньковки в южных районах Крыма

Район	Биотоп	Дата	Количество птиц
Поселок Щебетовка, Феодосийский городской округ	Населенный пункт	18.01.1982	1
Поселок Щебетовка, Феодосийский городской округ	Населенный пункт	7.01.1983	1
Карадагский заповедник	Кустарник	19.12.1989	1
Карадагская научная станция	Парк	10–11.12.2002	2
Карадагский заповедник, хребет Карагач	Редколесье можжевельника высокого	25.12.2003	1
Судак, поселок Морское	Населенный пункт, парк	8.12.2004	1
Феодосия, река Байбуга	Заросли тростника	20.12.2006	1
Феодосия, район поселка Береговое	Степь	9.02.2013	1
Карадагская научная станция	Парк	30.12.2015	1
Карадагская научная станция	Парк	6.01.2016	1
Поселок Курортное, Феодосийский городской округ	Населенный пункт, кустарник	1.12.2016	1
Карадагская научная станция	Парк	3.12.2017	1
Севастополь, парк Победы	Городской парк	16.02.2021	1
Севастополь, парк Победы	Городской парк	6–9.02.2022	1
Севастополь, парк Победы	Городской парк	10.02.2022	3

Жулан – *Lanius collurio* Linnaeus, 1758. Наиболее поздние известные ранее осенние даты – 30.09.1973 (Костин, 1983) и 14 октября (Молчанов, 1906), а в некоторые годы последних четырех десятилетий – 14.10.2004, 2.11.1985 и 12.11.2019 (средняя дата – 24.09±4,7). В теплый начальный период зимы 2020/2021 годов возможно задержавшийся осеннепролетный самец жулана отмечен в парке поселка Форос Ялтинского городского округа 14.12.2020.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований, проведенных в Крыму на фоне глобального потепления в последние десятилетия, свидетельствуют о существенных изменениях характера и сроков пребывания не менее 24 видов мигрирующих птиц, что можно расценивать, как реакцию на изменяющиеся климатические условия.

Увеличение продолжительности периодов миграции по сравнению с известными ранее сроками установлено для 13 видов птиц, в том числе для 12 (перепел, белый аист, серый журавль, коростель, ходулочник, морской зук, белокрылая крачка, удод, белая трясогузка, луговой чекан, малая мухоловка, жулан) – за счет смещения сроков окончания осеннего пролета (по датам последних регистраций) к более поздним. Для большинства из них, за исключением морского зуйка и белой трясогузки, это смещение значительно – достигает месяца и более. Вероятно, к поздним пролетным относятся встречи трех из перечисленных видов (коростель, луговой чекан, жулан) в первой половине декабря. Смещение сроков начала осенней миграции к более ранним приблизительно на месяц установлено для перепела; более раннее начало весенней миграции – для серого журавля, ходулочника, белой трясогузки и пеночки-теньковки.

На фоне вышеуказанных климатических изменений, в том числе в условиях последних аномально теплых осенне-зимних сезонов, произошли заметные изменения качественного и количественного состава зимних орнитокомплексов. За прошедшие 40 лет (1981 – начало 2022 года) в Крыму установлено пребывание в зимний период (3 декада декабря – январь) 19 видов птиц, нетипичных для этого времени года, в том числе 15 – впервые для Крыма (розовый пеликан, малая белая и рыжая цапли, белый аист, ходулочник, шилоклювка, тулес, галстучник, морской зук, травник, камнешарка, белокрылая крачка, удод, малая мухоловка, пеночка-теньковка) (Купша, Трещев, 1992; Костин, Тарина, 2002; Мосалов и др., 2002; Кинда и др., 2006; Бескаравайный, 2008, 2020; Тарина, Костин, 2011; Панченко и др., 2016; наши неопубликованные данные). Большинство из перечисленных видов обнаружено зимой 2020/2021 годов, а 4 из них (рыжая цапля, ходулочник, белокрылая крачка) – впервые для Крыма именно в этот зимний сезон. Еще 4 вида – серый журавль, морской голубок, зимородок и белая трясогузка ранее (до 1980 года) были известны только по редким или единичным наблюдениям.

Прослеживается тенденция к росту зимней численности и расширению области зимовки некоторых видов. Так, в последние 15 лет регистрировались более многочисленные, чем ранее, скопления шилоклювки, морского зуйка и белой трясогузки; 7 видов (розовый пеликан, малая белая цапля, белый аист, ходулочник, шилоклювка, морской зук, травник), прежде известные на зимовке только в Северном Причерноморье и Равнинном Крыму, впервые отмечены в горной его части (Южный берег и западные предгорья).

Таким образом, зафиксированные в последние десятилетия изменения миграционных характеристик вышеперечисленных мигрирующих видов птиц позволяют констатировать следующие основные тенденции.

1. Увеличение продолжительности миграционного периода, преимущественно за счет смещения сроков начала и конца миграции в сторону более холодного сезона года: начала весеннего пролета – к более ранним датам, а окончания осеннего – к более поздним. В большинстве зафиксированных случаев это касается более поздних сроков пребывания на осеннем пролете.

2. Появление на зимовке в Крыму нехарактерных, в том числе новых для этого периода года видов птиц.

3. Возрастание численности и расширение района зимнего распространения в Крыму некоторых зимующих видов.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю признательность А. В. Барановской, Т. Бедиеву, М. Н. Косаревой, Е. Кострубину, В. Е. Лузанову, Н. М. Поповичу, В. В. Сербину, Т. Б. Сеницыну, М. И. Стефановичу, Н. А. Тариной, И. С. Турбанову, В. С. Цилинскому, С. Н. Шкарупо за предоставленную информацию и фотоснимки птиц.

Работа выполнена в рамках государственных заданий ФИЦ ИнБЮМ по теме «Изучение особенностей структуры и динамики сухопутных экосистем в различных климатических зонах», № 121032300023-7 и «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана», № 121030100028-0.

Список литературы

- Андрющенко Ю. А., Попенко В. М. Новые данные о куликах на юге Украины в зимний период // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии: материалы 10-й юбилейной конференции Рабочей группы по куликам Северной Евразии, Иваново, 3–6 февраля 2016 г. – Иваново: ИГУ, 2016. – С. 7–17.
- Бескаравайный М. М. Зимовка птиц в Юго-Восточном Крыму // Зимние учеты птиц на Азово-Черноморском побережье Украины. Вып. 2. Сборник материалов XIX совещания Азово-Черноморской орнитологической рабочей группы 18–21 февраля 1999 г. – Мелитополь–Одесса–Киев: Wetlands International, 1999. – С. 10–20.
- Бескаравайный М. М. Птицы морских берегов южного Крыма. – Симферополь: Н.Орианда, 2008. – 160 с.
- Бескаравайный М. М. Зимовка птиц в Севастопольских бухтах // Птицы и окружающая среда: Сборник научных работ. – Одесса, 2013. – С. 24–29.
- Бескаравайный М. М. Зимовка гидрофильных птиц в Казачьей бухте (Севастополь) // Стрепет. – 2015. – Т. 13, вып. 1. – С. 29–36.
- Бескаравайный М. М. Новые данные о малой мухоловке *Ficedula parva parva* (Bechstein, 1794) (Passeriformes: Muscicapidae) и ее современный статус в Крыму // Наука Юга России. – 2020. – Т. 16, № 1. – С. 71–76.
- Бескаравайный М. М., Костин С. Ю. Структура и распределение зимней гидрофильной орнитофауны Южного берега Крыма // Проблемы изучения фауны юга Украины. – Одесса: Астропринт; Мелитополь: Бранта, 1999. – С. 19–33.
- Бюллетень РОМ: Итоги среднезимних учетов водно-болотных птиц 2005, 2007–2010 годов в Азово-Черноморском регионе Украины. Вып. 7 / [Ред. Ю. А. Андрющенко] – Мелитополь, 2011. – 64 с.
- Гиригосов В. Е., Бескаравайный М. М. Сезонная динамика гидрофильного орнитокомплекса бухты Круглая (Севастополь) // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 4. – С. 12–21.
- Гиригосов В. Е., Бескаравайный М. М. Новые сведения о птицах береговой зоны Севастополя // Экосистемы. – 2019. – № 18 (48). – С. 125–132.
- Гринченко А. Б. Современные данные о динамике пролета и ареале гнездования коростеля (*Crex crex*) в Крыму // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2005. – Вып. 8. – С. 128–132.
- Грищенко В. Н. О зимовках белого аиста на Украине // Аисты: распространение, экология, охрана. – Минск: Наука і тэхніка, 1992. – С. 82–85.
- Грищенко В. Н. Міграції білого лелеки в Україні у 2021 р. // Беркут. – 2021. – Т. 30, вип. 2. – С. 109–115.
- Даль С. К. Наблюдения над зимней орнитофауной в восточной части Южного берега Крыма // Записки Крымского общества естествоиспытателей и любителей природы. – 1929. – Т. 11. – С. 151–157.
- Дегтерев А. Х. Изменение климата Крыма за последние десятилетия // Вопросы безопасности. – 2020. – № 2. – С. 2–6.
- Динкевич М. А., Короткий Т. В., Найданов И. С. Интересные орнитологические находки в г. Краснодаре // Кавказский орнитологический вестник. – 2008. – Вып. 20. – С. 9–19.
- Динкевич М. А., Тильба П. А. Зимовки теньковки *Phylloscopus collybita* на Северо-Западном Кавказе // Русский орнитологический журнал. – 2022. – Том 31, Экспресс-выпуск 2154. – С. 335–344.
- Енциклопедія мігруючих видів диких тварин України / [Ред. А. М. Полуда]. – Київ, 2018. – 694 с.
- Забашта А. В. Зимние встречи белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* в дельте Дона // Русский орнитологический журнал. – 2020. – Т. 29, Экспресс-выпуск 1872. – С. 71–73.
- Золотокрылин А. Н., Титкова Т. Б., Черенкова Е. А. Характеристики весенне-летних засух в сухие и влажные периоды на юге европейской России // Аридные экосистемы. – 2020. – Т. 26, № 4 (85). – С. 76–83.
- Кинда В. В., Бескаравайный М. М., Дядичева Е. А., Черничко И. И., Черничко Р. Н., Форманюк О. А. Пространственное размещение и численность куликов в зимний период в Азово-Черноморском регионе // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2006. – Вып. 9. – С. 150–183.

- Клестов Н. Л., Цвелых А. Н. Сезонная динамика орнитофауны междуречья Бельбека и Качи // Проблемы изучения фауны юга Украины. – Одесса: Астропринт; Мелитополь: Бранта, 1999. – С. 65–79.
- Костин Ю. В. Птицы Крыма. – М.: Наука, 1983. – 240 с.
- Костин С. Ю., Тарина Н. А. Редкие птицы заповедника «Лебяжьего острова» и прилегающих территорий // Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. – 2002. – Вып. 5. – С. 113–128.
- Купша А. С., Трещев В. В. Редкие, исчезающие и малоизученные птицы Крыма // Рациональное использование и охрана экосистем Крыма. Тематический сборник научных трудов. – Киев: УМК ВО, 1992. – С. 99–101.
- Молчанов Л. А. Список птиц Естественно-исторического музея Таврического губернского земства (в г. Симферополе) // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отдел зоологический. – 1906. – Т. 7. – С. 248–301.
- Мордвинов Ю. Е. Мониторинг видового разнообразия и динамики численности гидрофильных птиц на зимовке в бухтах г. Севастополя в 1999/2000 гг. // Зимние учёты птиц на Азово-Черноморском побережье Украины. Вып. 3. Сборник материалов XX совещания Азово-Черноморской орнитологической рабочей группы. – Одесса-Киев: Wetlands International, 2001. – С. 51–55.
- Мордвинов Ю. Е., Тимофеев В. А. Мониторинг гидрофильных птиц на зимовке в г. Севастополь в 2001–2002 гг. и их влияние на экосистему бухт // Современные проблемы океанографии шельфовых морей России: тезисы докладов международной конференции (Ростов-на-Дону, 13–15 июня 2002 г.). – Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2002. – С. 164–166.
- Мосалов А. А., Ганицкий И. В., Коблик Е. А., Глуховский М. В., Редькин Я. А., Шариков А. В., Шитиков Д. А. Зимняя орнитофауна некоторых районов побережья Крыма // Русский орнитологический журнал. – 2002. – Т. 11, вып. 182. – С. 315–329.
- Никольский А. М. Позвоночные животные Крыма // Приложение к 68 т. Записок Императорской академии наук. – СПб., 1891/1982. – 484 с.
- Панченко П. С., Рединов К. А., Форманюк О. А., Петрович З. О. О зимних регистрациях морского зуйка на Азово-Черноморском побережье Украины и России // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии: материалы 10-й юбилейной конференции Рабочей группы по куликам Северной Евразии, Иваново, 3–6 февраля 2016 г. – Иваново: ИГУ, 2016. – С. 289–297.
- Погода и климат [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru> [дата обращения 10.09.2021].
- Строков В. В. Зимовки водоплавающих птиц у Черноморских берегов Кавказа // Орнитология. – 1974. – Вып. 11. – С. 274–278.
- Тарина Н. А., Костин С. Ю. Аннотированный список птиц филиала Крымского природного заповедника «Лебяжьего острова» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2011. – Вып. 2. – С. 177–215.
- Черничко И. И. Видовой состав и миграции куликов на Азово-Черноморском побережье Украины // Збірник праць Зоологічного музею. – 2010. – №. 41. – С. 154–209.
- Яковлев М. В., Гайдаш О. М., Пилипюк К. І. Аномально тепла зима 2019–2020 рр. як фактор зміни фауни зимуючих птахів Українського Придунав'я // Сучасні дослідження птахів України. – Мелітополь: Бранта, 2021. – С. 174–179.
- Dencker K. Später Durchzug des Zwergfliegenschnäppers in der Krim // Ornithologische Monatsberichte. – 1943. – Vol. 51, N 5/6. – S. 152.
- Irby L. H. List of birds observed in the Crimea // Zoologist. – 1857. – Vol. 2. – P. 5353–5362.
- RP5.ru, расписание погоды [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://rp5.ru> [дата обращения 10.09.2021].
- Weather archive [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://weatherarchive.ru> [дата обращения 10.09.2021].

Beskaravayny M. M., **Giragosov V. E.**, Grinchenko A. B. **Changes in the migratory characteristics of some species of the Crimean avifauna under conditions of climate warming** // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 122–137.

Global warming is a factor that has significantly affected the migratory characteristics of birds in recent decades, which has already been revealed for a number of regions of the Northern Black Sea region. The purpose of this paper is to record changes in the nature and duration of stay of some migratory and wintering birds in Crimea under conditions of changing climatic situation. Observations were carried out in different regions of the Crimean Peninsula from 1981 to the beginning of 2022. A significant part of data was collected in the anomalously warm autumn-winter season in 2020/2021. Substantial changes in these characteristics were registered for 24 bird species. An increase in the duration of migration periods was recorded for 13 species, including 12 species in autumn, due to the later end of migration, and 4 species in spring, due to its earlier start. Over the past 40 years, fifteen species have been first found wintering in Crimea (*Pelecanus onocrotalus*, *Egretta garzetta*, *Ardea purpurea*, *Ciconia ciconia*, *Himantopus himantopus*, *Recurvirostra avosetta*, *Pluvialis squatarola*, *Charadrius hiaticula*, *Ch. alexandrinus*, *Tringa totanus*, *Arenaria interpres*, *Chlidonias leucopterus*, *Upupa epops*, *Ficedula parva*, *Phylloscopus collybita*); four more species (*Grus grus*, *Larus genei*, *Alcedo atthis*, *Motacilla alba*) known until 1980 only from rare or single observations. Moreover, the authors recorded more numerous winter aggregations than previously for three species while seven species were registered for the first time wintering in the mountainous part of Crimea. Thus, the results obtained indicate the following changes in the migratory characteristics of birds: an increase in the duration of the migration period due to a shift in the timing of the beginning of spring and the end of autumn migration towards a colder season of the year; the appearance of wintering bird species that were previously uncharacteristic for this period in Crimea; in some cases, an increase in abundance of wintering birds as well as expansion of wintering areas.

Key words: Climate warming, Crimea, birds, terms of stay, autumn migration, spring migration, wintering.

Поступила в редакцию 03.10.21

Принята к печати 02.04.22

УДК 599.67.73

Оценка состояния популяционных группировок копытных животных заповедника «Кедровая падь» на основании данных фотомониторинга

Петров Т. А.¹, Максимова Д. А.¹, Марченкова Т. В.¹, Дарман Ю. А.^{1,2}

¹ Земля леопарда имени Н. Н. Воронцова

Владивосток, Россия

petrov@leopard-land.ru

² Амурский филиал WWF России

Владивосток, Россия

ydarman@wwf.ru

«Кедровая падь» является одним из старейших заповедников в России. Территорию заповедника используют такие редкие виды кошачьих как дальневосточный леопард и амурский тигр. Основными объектами охоты этих хищников являются копытные животные: пятнистый олень, кабан, косуля. Традиционные методы учета копытных, такие как зимний маршрутный учёт, ежегодно на данной территории проводить невозможно из-за частого отсутствия снежного покрова в зимний период. Для исследования популяции леопарда и тигра на территории заповедника с 2012 года установлена стационарная сеть фотоловушек из 12 точек. Фотоловушки выставляются на полгода – с ноября по май. Ежегодно, вместе с данными о редких хищниках, камерами собираются данные по копытным животным. Всего за шесть лет, с 2016 по 2021 годы, на 12 станциях с фотоловушками было отработано 11615 фотоловушко-суток, получено 32019 изображений копытных животных. Благодаря анализу фотоматериалов, получены данные по обилию и его динамике, стадности, половозрастной структуре и суточной активности копытных животных в заповеднике в зимний период. На ООПТ наблюдается рост обилия пятнистого оленя, обилие косули находится на низком уровне, обилие кабана зависит от наличия естественных кормов и эпизоотологической обстановки в регионе. Данные, полученные с помощью фотоловушек, позволили отследить изменения трендов обилия и некоторые популяционные характеристики массовых видов копытных. Для уточнения реальной численности животных рекомендовано пользоваться традиционными методами учёта раз в несколько лет.

Ключевые слова: пятнистый олень, косуля, кабан, фотоловушки, методы учета копытных, индекс относительного обилия.

ВВЕДЕНИЕ

Государственный природный биосферный заповедник «Кедровая падь» расположен на юго-западе Приморского края и является одним из старейших заповедников Российской Федерации. Во многом, благодаря особому охранному статусу этой территории, в середине прошлого века удалось сохранить популяцию дальневосточного леопарда (*Panthera pardus orientalis* Schlegel, 1857). Помимо леопарда территорию заповедника использует амурский тигр (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1844). Основой питания этих двух редких видов кошачьих являются копытные животные: пятнистый олень (*Cervus nippon hortulorum* Swinhoe, 1864), сибирская косуля (*Capreolus pygargus* Pallas, 1773) и уссурийский кабан (*Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888) (Пикун, Коркишко, 1992; Серёдкин и др., 2012; Салманова и др., 2013).

Данные о состоянии популяций видов жертв являются одним из основных факторов, влияющих на стратегию сохранения редких хищников. Традиционным методом учёта копытных животных является зимний маршрутный учёт (ЗМУ). Однако, методика ЗМУ сильно зависит от погодных условий, в особенности от состояния снежного покрова. Снег на территории заповедника распределяется неравномерно, на южных склонах сопки часто тает в первые сутки после снегопада. Нередки бесснежные зимы. В результате зимний маршрутный учёт проводится с нарушениями методики, либо не проводится вовсе.

В 2012 году заповедник вошел в состав объединенной дирекции ФГБУ «Земля леопарда». Для изучения состояния популяции дальневосточного леопарда и амурского тигра, на всех

подконтрольных ФГБУ территориях была установлена сеть фотомониторинга. Ежегодно, помимо информации о редких хищниках, фотоловушки собирают данные о состоянии популяций жертв.

Цель настоящей работы – оценка состояния популяционных группировок копытных животных на территории заповедника «Кедровая падь» с помощью данных, полученных фотоловушками, установленными для мониторинга популяции дальневосточного леопарда.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве материалов для исследований использовались данные, полученные с помощью фотоловушек с 2016 по 2021 год. На территории заповедника «Кедровая падь» ежегодно функционирует 12 станций фотомониторинга № 120–131 (рис. 1). В связи с приоритетностью исследования дальневосточного леопарда мониторинговые точки устанавливаются, преимущественно, на звериных тропах, проходящих по вершинам и отрогам сопок. Так как рисунок на шкуре леопарда и тигра индивидуален, на каждой станции фотомониторинга устанавливается две фотоловушки: с правой и левой стороны тропы. (Виткалова и др. 2020). Это сделано для того, чтобы в случае прохода хищника сфотографировать рисунок его шкуры с обеих сторон. Камеры расположены друг напротив друга с небольшим разносом в 2–3 метра, чтобы при съёмке в ночное время не пересвечивать друг друга вспышкой.

Заповедник окружен кольцом населенных пунктов, жители которых занимаются сезонными сборами дикоросов, браконьерством и, зачастую, пренебрегают заповедным режимом территории. Это увеличивает вероятность воровства фотоловушек в летний период. В связи с высокой степенью риска потери аппаратуры и данных, камеры в заповеднике функционируют шесть месяцев: с ноября по май.

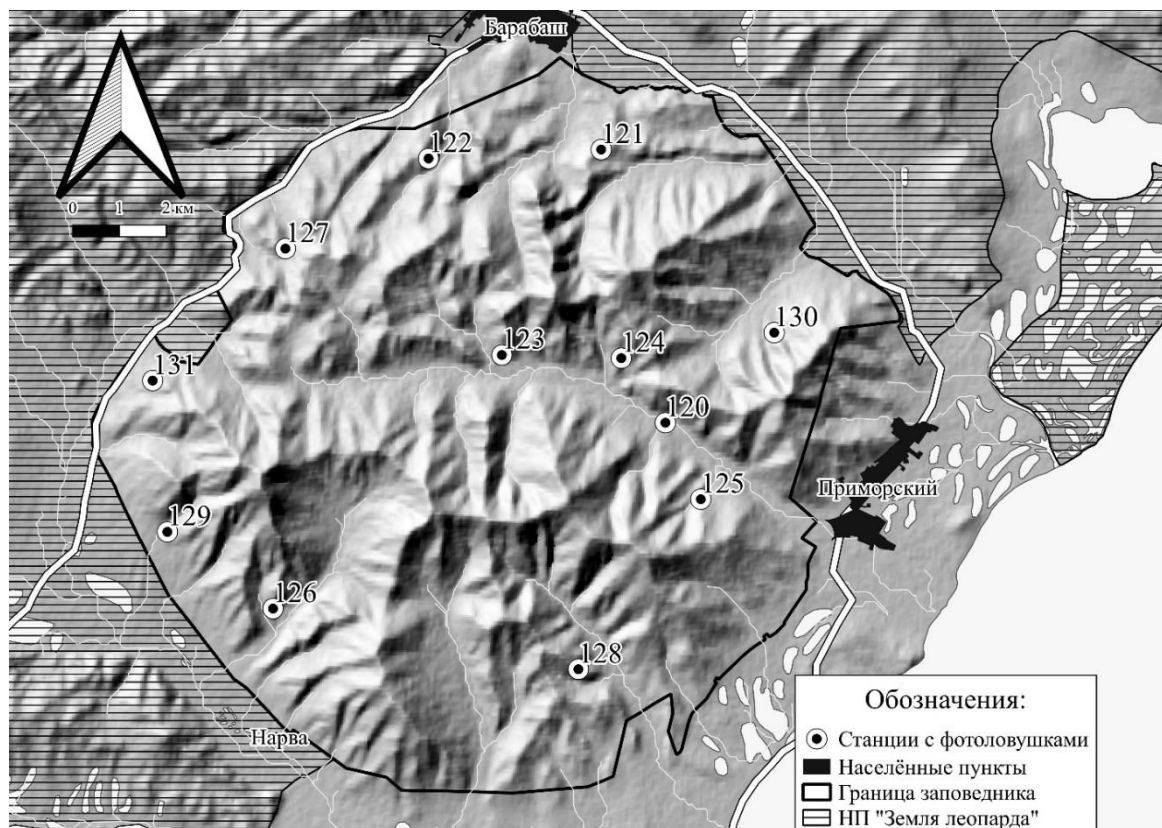


Рис.1. Расположение фотоловушек на территории заповедника

Существуют разные способы оценки состояния популяций и учета численности млекопитающих, не имеющих ярко выраженных индивидуальных отличий, с помощью фотоловушек (Rawcliffe, 2008; Moeller, 2017). Однако они не подходят для исследований на территории заповедника, в связи с тем, что необходимым условием этих методик является случайное расположение камер. Поэтому для оценки динамики популяций копытных использовался **индекс относительного обилия**. Метод основан на оценке числа «отловов» животных на 100 отработанных ловушко-суток за определенный период. Показатель рассчитывается для всех видов исследуемых животных без выделения возрастных групп по стандартной формуле:

$$RAI=(TE/TN)\times 100,$$

где: RAI – relative abundance index (индекс относительного обилия); TE – trap event (число регистраций/проходов животного на станции с учётом веса регистрации); TN – trap nights (число фотоловушко-суток на локации) (Kelly & Holub, 2008).

Под определением «фотоловушко-сутки» обозначается число суток, отработанных камерами на станции от момента установки до момента снятия. В случае, если одна из камер была украдена, сломана животным, или вышла из строя, число ловушко-суток рассчитывается по количеству суток, которые отработала оставшаяся или работавшая дольше камера.

Серии фотографий объединяются в регистрации. Одной регистрацией считается серия фотографий, произведенная обеими фотоловушками в получасовом временном интервале. Если животное, или группа животных исчезают и появляются в поле видимости камеры с интервалом меньше 30 минут, то это считается одной регистрацией. Если интервал появления животного в кадре превышает 30 минут, то это считается новой регистрацией. Получасовой интервал между отловами используется как наиболее подходящий для широкого спектра исследуемых видов.

Если на объединенной серии фотографий присутствует несколько животных одного вида, то по количеству индивидуально распознаваемых особей определяется «вес» регистрации. При наличии у животных индивидуальных различий (размеры и рост рогов, шрамы и т. д.), каждое из них считается как отдельная особь, даже если они не присутствуют на одном кадре. Если индивидуальные различия отсутствуют, то за значение веса регистрации принимается максимальное число животных, присутствовавших на одном кадре в серии. Исключением являются линейные проходы группы животных (например, стада кабанов), когда точно понятно, что особи ушедшие из кадра не могут снова попасть на фотографии данной регистрации (Виткалова и др., 2020).

Данные, полученные с помощью сети фотомониторинга, позволяют выделять информацию о половозрастной структуре популяционных группировок копытных животных. Для определения пола и возраста пятнистые олени были поделены на три группы: взрослые самцы, взрослые самки и сеголетки. Самцы безошибочно определялись по рогам. Сеголетки отличались от взрослых особей по соотношению размеров тела. Также, по наличию первых рогов, можно отдельно выявлять самцов второго года жизни, однако, выделять эту возрастную группу не имеет смысла, так как отличать на фотографии самок второго года жизни от взрослых весьма затруднительно. Косули были поделены на четыре группы: взрослые самцы, взрослые самки, сеголетки самцы и сеголетки самки. Взрослые самцы и самки отличались друг от друга по наличию рогов и внешним половым органам. Самцы сеголетки определялись по шишечкам на месте рогов. Самки первого года отличались по пропорциям тела. Для определения половозрастного состава кабанов было выделено три группы: взрослые самцы, взрослые самки и сеголетки. Самцов отличали от самок по наличию клыков и наружным половым органам, сеголетки выделялись за счёт пропорций тела. Помимо данных по обилию и половозрастному составу животных, нами также была получена информация о стадности и суточной активности исследуемых видов копытных.

Первичная сортировка фотографий производилась с помощью программы для работы с изображениями FastStone Image Viewer. Дальнейшее хранение и тегирование фотографий проводилось с помощью программного обеспечения Camelot, созданного специально для

работы с материалами, полученными с помощью фотоловушек (Hendry & Mann, 2018; Огурцов, 2019; Марченкова, 2020). Картографические материалы созданы с помощью ГИС QGIS 3.12. Статистический анализ данных проводился методом линейной регрессии с помощью программного обеспечения R.

В качестве учетного периода для наблюдения за динамикой обилия животных, стабильностью и половозрастной структурой популяционных группировок был взят промежуток три месяца: с января по март. Этот период был выбран в связи с тем, что именно в эти три месяца каждый год все фотоловушки были активны. Данные по суточной активности приведены за весь период работы фотоловушек с ноября по май.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего за шесть лет на 12 станциях с фотоловушками было отработано 11615 фотоловушко-суток, получено 32019 изображений копытных животных. В учётный период с января по март вошли 8466 изображений животных, при 5633 отработанных фотоловушко-сутках.

В течении первых двух лет исследований, значительное влияние на работу станций фотомониторинга оказывало воровство. Так в 2016 году из 12 локаций с фотоловушками отработали только 10, станции № 121 и 128 были украдены. В 2017 году функционировало 9 станций, были украдены фотоловушки с точек № 120; 123; 126. В последующие годы стала применяться тщательная маскировка фотоловушек. В 2018 и 2019 годах было украдено по одной станции: № 127 в 2018 году и № 126 в 2019. После 2019 года воровства фотоловушек на территории заповедника не происходило.

Воровство фотоловушек сказывалось на количестве ловушко-суток, отработанных на локациях. Если в 2016 и 2017 году фотоловушками было отработано 803 и 709 ловушко-суток, то в последующие годы показатель TN постепенно возрастал и в 2020 и 2021 году находился, приблизительно, на одном уровне с небольшим разбросом.

Пятнистый олень

Индекс относительного обилия (RAI). За учётный период с 2016 по 2021 год было отработано 5633 ловушко-суток, получено 6242 фотографии пятнистого оленя, что составило 509 регистраций животных. В среднем с января по март фотоловушками фиксировалось $84,83 \pm 17,09$ регистрации пятнистого оленя. Средний показатель RAI за учётный период составил $8,65 \pm 1,33$ ос/100 ловушко-суток.

С 2016 по 2021 год на территории заповедника «Кедровая падь» наблюдался значительный рост обилия пятнистого оленя (p -value=0,04682, Adjusted R-squared=0,5858) (рис. 2). Вероятнее всего это связано с тем, что с 2015 года сотрудники ФГБУ «Земля леопарда» начали ежегодно проводить биотехнические мероприятия для поддержания копытных животных в зимний период на сопредельной с заповедником территории бывшего военного полигона «Нарвинский». Тем самым была создана зона высокой концентрации копытных животных. Авиачёт, проведенный в декабре 2019 года, показал, что плотность пятнистого оленя на полигоне и вокруг него составляет до 87,6 ос/1000 га (Дарман и др., 2021). Возможно, что по завершению выкладки кормов на подкормочные площадки в середине февраля часть животных уходит с территории полигона, в том числе и на территорию заповедника. За счёт этого увеличивается встречаемость животных на отдельных станциях с фотоловушками. Это предположение подтверждается тем, что самый высокий среднегодовой индекс обилия за учётный период по локациям был отмечен на точках № 131 ($25,87 \pm 12,83$ ос/100 ловушко-суток) и № 126 ($20,19 \pm 10,58$ ос/100 ловушко-суток), расположенных на границе с полигоном «Нарвинский» и поймой реки Нарва. Так же не стоит упускать из внимания общий рост численности пятнистого оленя на территории юго-западного Приморья. С момента проведения учёта методикой двойного оклада с прогоном в 2006 году (Арамилев и др., 2007) численность этого вида копытных к 2019 году выросла на 16,2 % (Дарман и др., 2021). Этот фактор также мог сказаться на росте обилия оленей в заповеднике.

Стадность. Показатель стадности за учётный период существенно не изменялся и составил 2,50 (таблица 1). Из одиночных оленей чаще всего наблюдались самцы – 25,6 % от всех встреч. Помимо самцов также встречались одиночные самки 20,6 % и телята 5,4 %. Большое количество одиночных самок вероятно связано с тем, что телята не всегда попадали в поле зрения камер. Аналогичная ситуация могла сложиться и со встречами одиночных телят. Группы из самок с телятами встречались в 22,1 % случаев, в 11,8 % случаев в таких группах присутствовали быки. Группы, состоящие только из самцов, встречались в 5,4 % случаев. Таким образом, в трёхмесячный период с января по март на территории заповедника «Кедровая падь» чаще всего встречаются одиночные самцы, а также семейные группы, состоящие из самок с сеголетками.

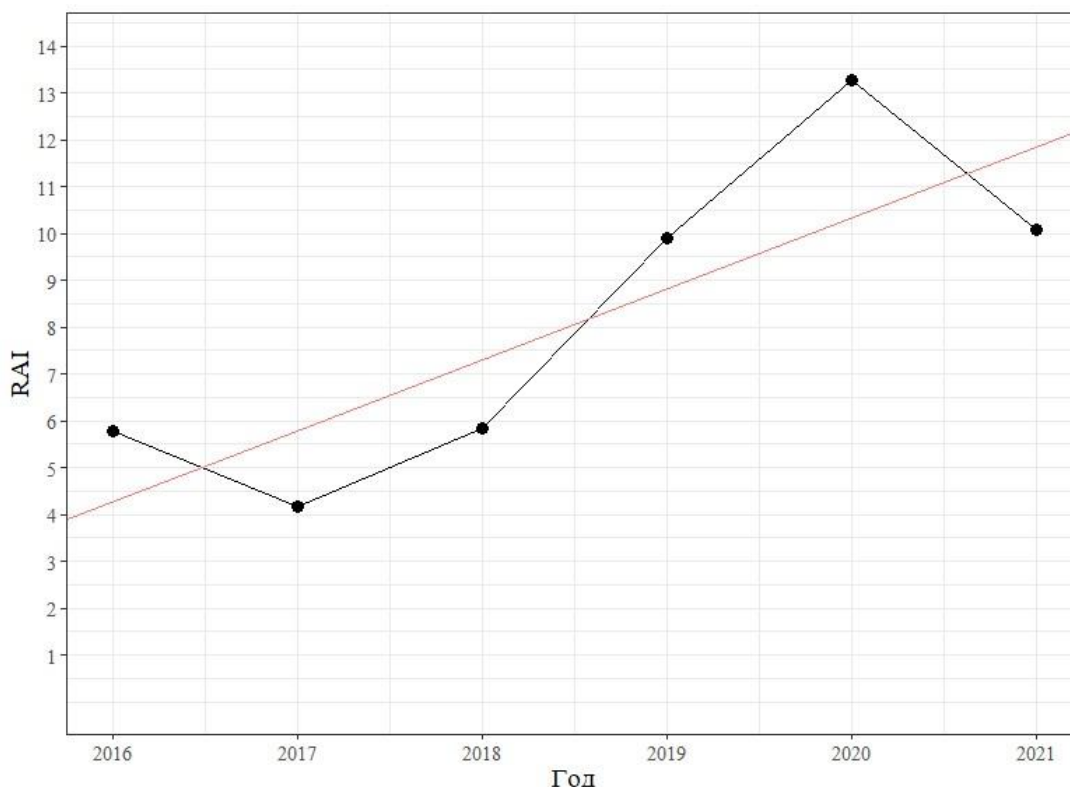


Рис. 2. Индекс относительного обилия пятнистого оленя на территории заповедника «Кедровая падь» (2016 по 2021 гг.)

RAI – индекс относительного обилия. Цветом выделена линия тренда.

Половозрастной состав. Всего нами было обработано 509 регистраций пятнистого оленя. По полученным данным, на территории заповедника на одного самца оленя в среднем приходилось 2,01 самка. Чаще всего в объективы фотоловушек попадались взрослые самки – 45 % регистраций. Доля сеголеток составила 28 %. На самцов приходилось 22 % встреч (рис. 3). Показатели половозрастного состава пятнистого оленя в заповеднике «Кедровая падь» сопоставимы с данными, полученными для Приморского края (Бромлей, Кучеренко, 1983) и Судзухинского заповедника (Бромлей, 1956).

Суточная активность. Пятнистым оленям характерна полифазная суточная активность, то есть чередование нескольких периодов активности и отдыха в течении суток (Соколов, Герман, 1978; Емельянова и др., 2016; Мысленков, Волошина, 2020). В суточной динамике активность животных имела волнообразный характер с четырьмя пиками. Основные пики приходились на утренние часы: первый происходил на 6 утра, потом происходило снижение активности и следующий пик наблюдался в период с 8 до 10 утра. В эти два пика было зафиксировано максимальное число регистраций животных: 184 особи в первый пик, и 171 во

второй. Следующие, менее выраженные, всплески активности происходили в полуденное (с 12 до 13 часов) и вечернее (18 часов) время. Ночная активность животных была незначительна (рис. 4).

Таблица 1

Изменения стадности пятнистого оленя в заповеднике «Кедровая падь» за учётный период с января по март (2016–2021 гг.)

Размер групп	Число групп по месяцам			За учётный период	
	I	II	III	Встреч	Доля от общего числа, %
1	45	36	30	111	54,6
2	8	11	11	30	14,7
3	6	5	4	15	7,3
4	12	3	5	20	9,8
5	1	6	1	8	3,9
6	3	1	3	7	3,4
7		2	2	4	1,9
8	1		1	2	0,9
10	1		1	2	0,9
12			2	2	0,9
14		1		1	0,4
29			1	1	0,4
Всего оленей	168	149	192	509	
Всего групп	77	65	61	203	
Стадность	2,18	2,29	3,14	2,50	

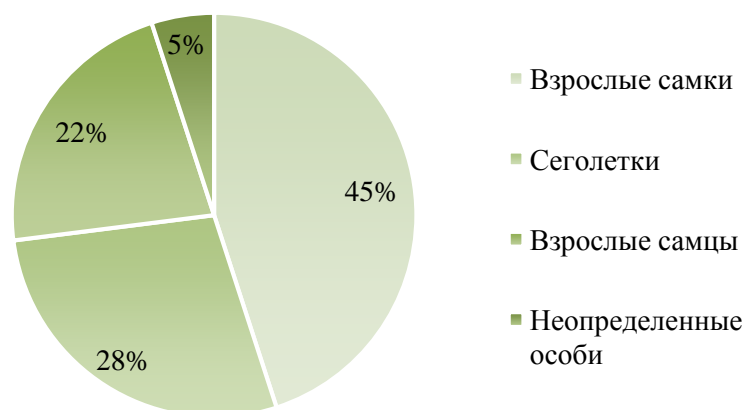


Рис. 3. Половозрастная характеристика пятнистого оленя по данным фотоловушек (2016–2021 гг.)

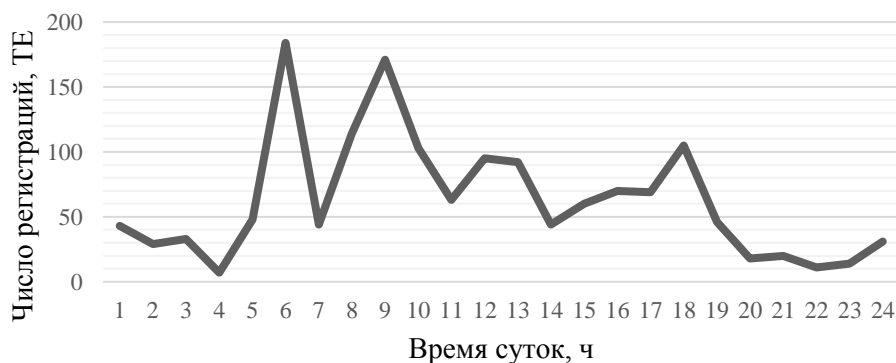


Рис. 4. Суточная активность пятнистого оленя по данным фотоловушек (2016–2021 гг.)
ТЕ – индекс относительного обилия.

Косуля

Индекс относительного обилия (RAI). За шесть лет, с января по март, было получено 307 фотографий косули. Показатель ТЕ составил 23 регистрации животных. Показатель ТЕ косули с января по март составил $3,66 \pm 0,61$ регистрации. Средний показатель RAI этого вида копытных за учётный период составил $0,34 \pm 0,08$ ос/100 ловушко-суток.

За все время работы фотоловушек в заповеднике индекс обилия косули оставался низким без выраженной динамики ($p\text{-value}=0,5745$, $\text{Adjusted R-squared}=-0,1434$) (рис. 5). Животные относительно стабильно фиксировались только на одной станции из двенадцати. Это станция № 128, расположенная в районе Сухой речки. Индекс обилия косули на этой точке составил $2,87 \pm 0,90$ ос/100 ловушко-суток. Такая низкая уловистость этих копытных фотоловушками обусловлена низкой плотностью животных в заповеднике: по данным авиаучёта 2019 года плотность косули в заповеднике составила 2,1 ос/1000 га (Дарман и др., 2021). Некогда самый массовый на этой территории вид, подвергся значительному сокращению за последние сто лет. Причинами снижения численности косули являлись: воздействие хищников, антропогенный пресс (браконьерский отстрел, бродячие собаки, невозможность сезонных миграций), реаклиматизация и увеличение численности пятнистого оленя (Жоржеско, Миролюбов, 1936; Васильев и др. 1984; Коркишко, 1992).

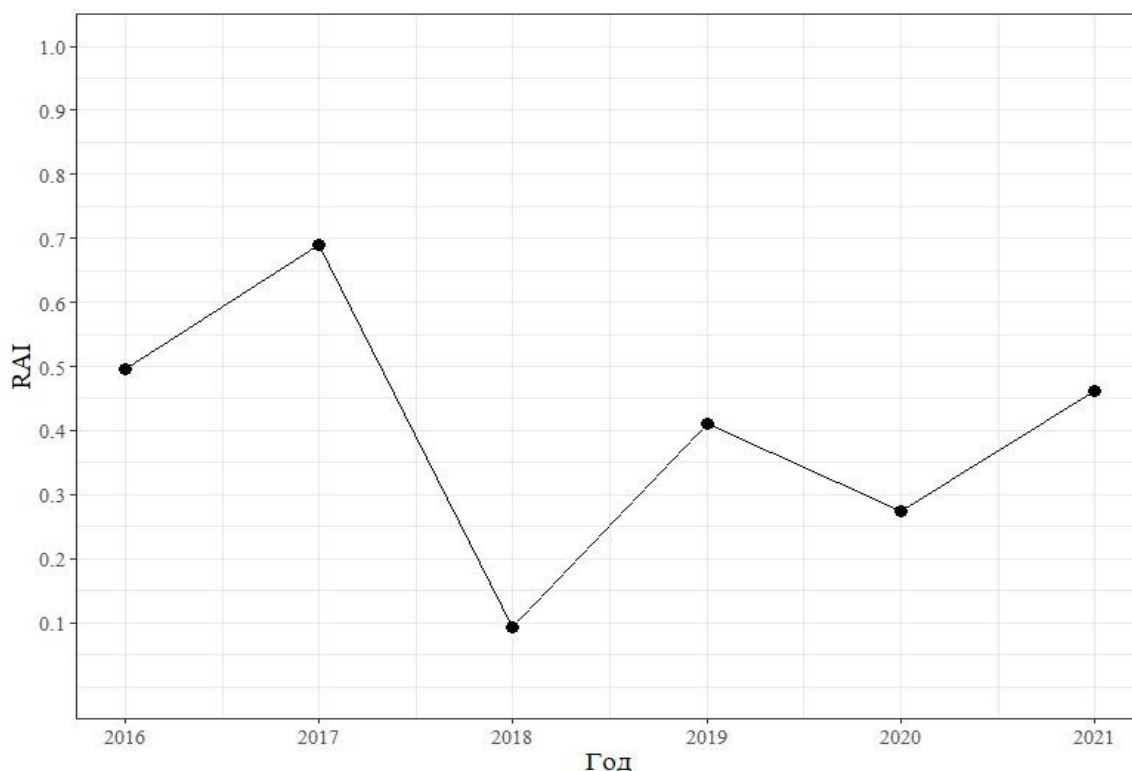


Рис. 5. Индекс относительного обилия косули на территории заповедника «Кедровая падь» (2016 по 2021 гг.)

RAI – индекс относительного обилия.

Половозрастной состав. Всего за шесть лет исследований в объективы фотоловушек попало 19 групп животных. Несмотря на то, что в зимний период сибирская косуля ведёт преимущественно семейно-групповой и стадный образ жизни (Данилкин, 1999), камерами чаще всего регистрировались одиночные животные – 16 групп (84,2 %). Группы из двух особей регистрировались всего 3 раза (15,8 %). Среди одиночных особей было зафиксировано 7 взрослых самок (36,8 %), 4 взрослых самца (21 %), 1 самка сеголеток (5,2 %), 3 самца сеголетка (15,7 %) и 1 особь, пол и возраст которой определить не удалось. Такое количество

одинокими животными разного пола и возраста можно объяснить только тем, что в большинстве случаев, животные, проходившие вместе с ними, находились поодаль и не попали в объективы фотоловушек. Это подтверждает и тот факт, что состав групп животных, попадавших на снимки по двое, выглядит довольно нехарактерно. Из трех зафиксированных групп животных всего одна была представлена взрослой самкой с теленком-самцом, вторая группа была представлена двумя взрослыми самками, а третья двумя самцами: взрослым и сеголетком.

В среднем на одного самца косули приходилась 1,1 самка. Доля взрослых самцов составила 23 %, самок – 43 %. На сеголеток самцов пришлось 23 % от всех зафиксированных животных (рис. 6).

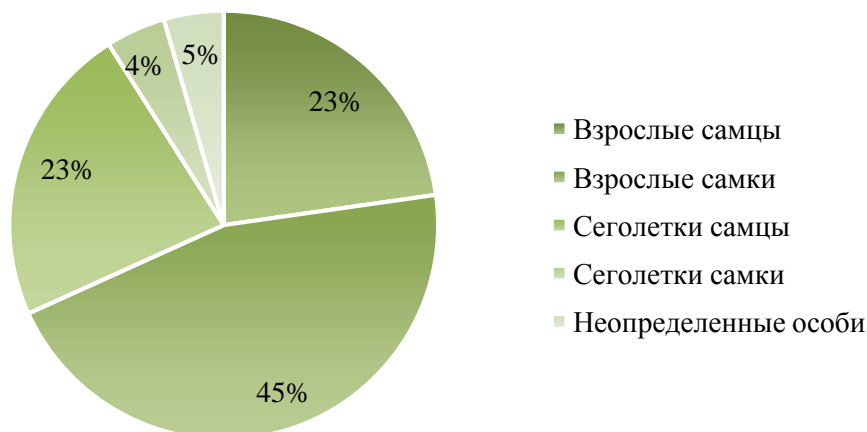


Рис. 6. Половозрастная характеристика косули по данным фотоловушек (2016–2021 гг.)

Суточная активность. Аналогично пятнистому оленю, для косули характерна полифазная суточная активность. Наиболее активные часы приходятся на утреннее и вечернее время (Данилкин, 1999). Данные, полученные с помощью фотоловушек, показали, что у косули, обитающей на территории заповедника «Кедровая падь» наблюдается два основных пика активности. Первый пик наблюдался в промежутке между 8 и 11 часами утра, второй начинался в 17 часов, постепенно нарастал до 20 часов, и за тем резко снижался. В остальные часы всплесков активности животных не наблюдалось (рис. 7).

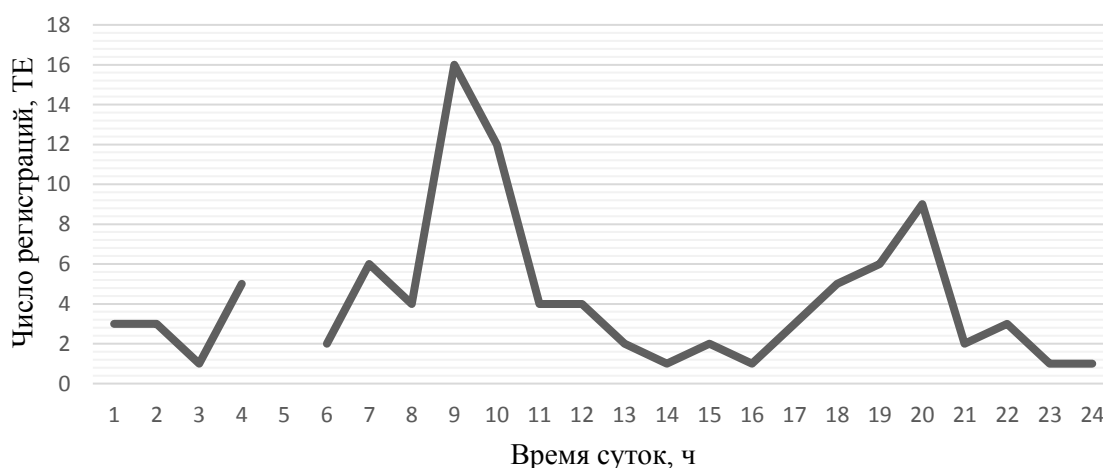


Рис. 7. Суточная активность косули по данным фотоловушек (2016–2021 гг.)
ТЕ – индекс относительного обилия.

Кабан

Индекс относительного обилия (RAI). За шесть лет работы, в учетный период, камерами было получено 1917 изображений кабана, что составило 185 индивидуальных регистраций животных. В среднем, с января по март, фотоловушками в заповеднике фиксировалось $30,83 \pm 10,74$ регистрации кабана. Средний индекс обилия, полученный за учётный период, составил $3,06 \pm 0,97$ ос/100 ловушко-суток.

За весь период исследования индекс относительного обилия кабана не показывал значимых изменений динамики ($p\text{-value}=0,5141$, Adjusted R-squared= $-0,1083$). Выраженное увеличение обилия наблюдалось в период с 2016 по 2020 годы, с последующим резким снижением в 2021 году. Известно, что в зависимости от урожайности основных кормов и высоты снежного покрова, происходит регулярное перемещение кабана из одних районов и станций в другие (Раков, 1956; Бромлей, 1964; Кучеренко, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983; Дарман, 1990; Зайцев, Зайцева, 1990; Антонов, 1999; Данилкин, 2002; Игнатова, 2004), вероятнее всего именно этот фактор являлся основной причиной изменения обилия кабана на территории заповедника из года в год (рис. 8). Причиной резкого снижения обилия кабана в заповеднике в 2021 году может являться вспышка африканской чумы свиней в крае. Заболевание фиксируется на территории Приморского края с 2019 года (данные Россельхознадзора), в 2020 году эпизоотия была впервые зарегистрирована на территории национального парка «Земля леопарда» (наши данные). Несмотря на то, что заболевание не фиксировалось в заповеднике «Кедровая падь», вспышки АЧС в других частях юго-западного Приморья могли повлиять на численность животных, посещающих территорию заповедника в зимний период.

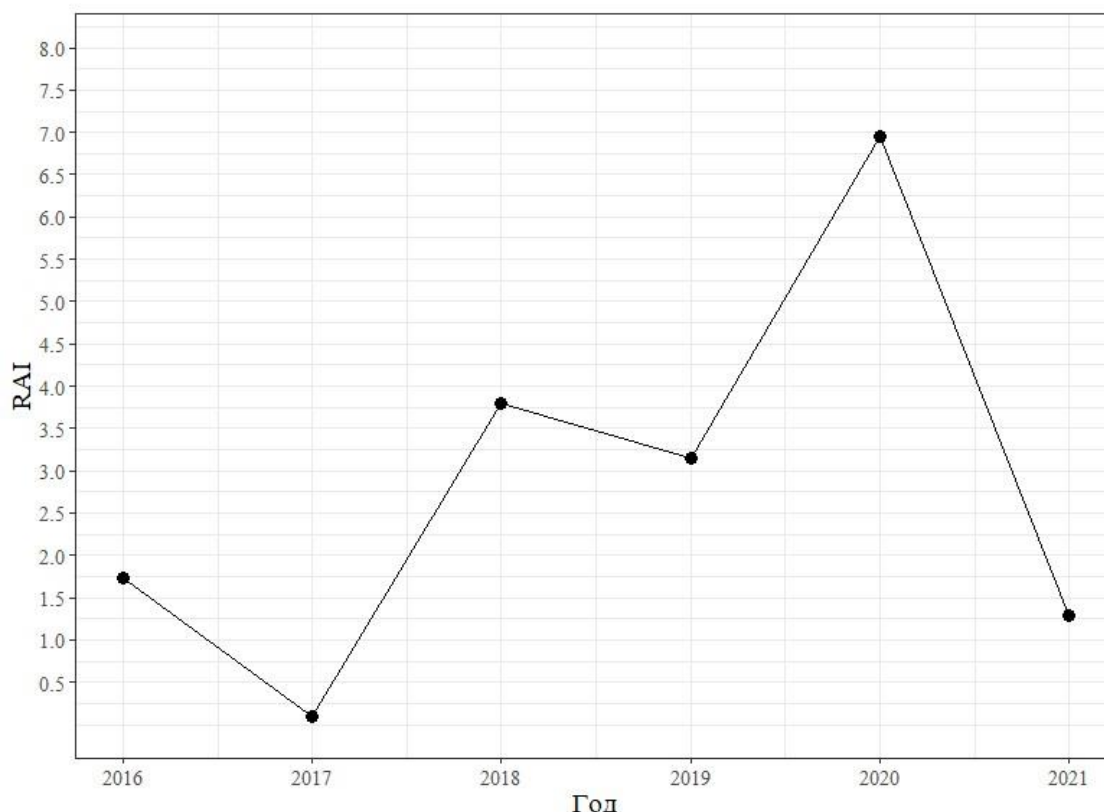


Рис. 8. Индекс относительного обилия кабана на территории заповедника «Кедровая падь» (2016 по 2021 гг.)

RAI – индекс относительного обилия.

Стадность. Показатель стадности возрастал с января по март, это связано с большим количеством самок с выводками, часто регистрируемых на территории заповедника в феврале и марте 2020 года. За шесть лет этот показатель составил 2,72 (таблица 2). Чаще всего в объективы фотоловушек попадались одиночные самки – 29,4 % встреч, и группы из поросят – 22 %. Такое большое количество групп из поросят без самок возможно объяснить только тем, что самки не попадали в поле зрения фотоловушек. Группы из самок с поросятами встречались в 19,1 % случаев, группы, состоящие из нескольких самок в 13,2 %. Одиночные самцы составили 7,3 % от всех встреч. Смешанные стада и группы из самок с самцами встречались в 1,4 % случаев. В 5,8 % встреч пол и возраст животных установить не удалось.

Таблица 2

Изменения стадности кабана в заповеднике «Кедровая падь» за учётный период с января по март (2016–2021 гг.)

Размер групп	Число групп по месяцам			За учётный период	
	I	II	III	Встреч	Доля от общего числа, %
1	17	8	8	33	48,5
2	5	2	3	10	14,7
3	1	3		4	5,8
4	3	3	2	8	11,7
5	1	1		2	2,9
6	1	2	3	6	8,8
8			3	3	4,4
9		1	1	2	2,9
Всего кабанов	53	59	73	185	
Всего групп	28	20	20	68	
Стадность	1,89	2,95	3,65	2,72	

Половозрастной состав. По данным фотоловушек, на одного самца приходилось 9,57 самок. Сеголетки составили 55 % от всех встреченных животных, взрослые самки встречались в 36 % случаев, доля самцов составила 4 % встреч и 5 % зафиксированных животных определить не удалось (рис. 9).

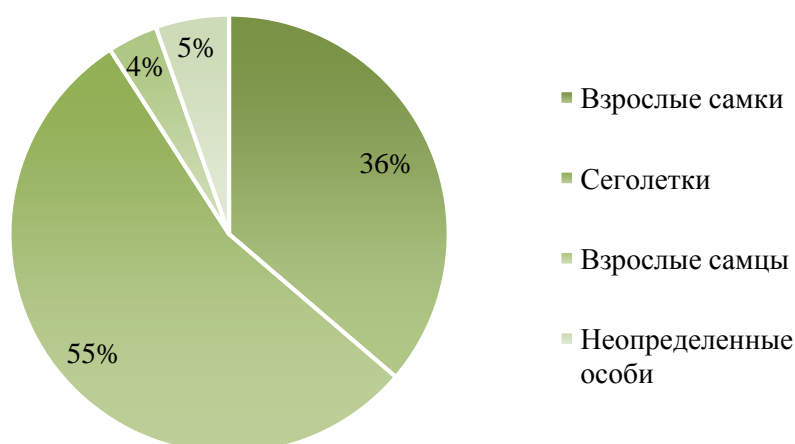


Рис. 9. Половозрастная характеристика кабана по данным фотоловушек (2016–2021 гг.)

Суточная активность. Дикий кабан на территории заповедника «Кедровая падь» проявляет наибольшую активность в дневное время. Основные пики наблюдались в утреннее время с 8 до 9 и с 11 до 12 часов. Следующие всплески наблюдались вечером с 17 до 18 и с 19 до 20 часов. В ночное время значительных пиков активности животных этого вида не наблюдалось (рис. 10).

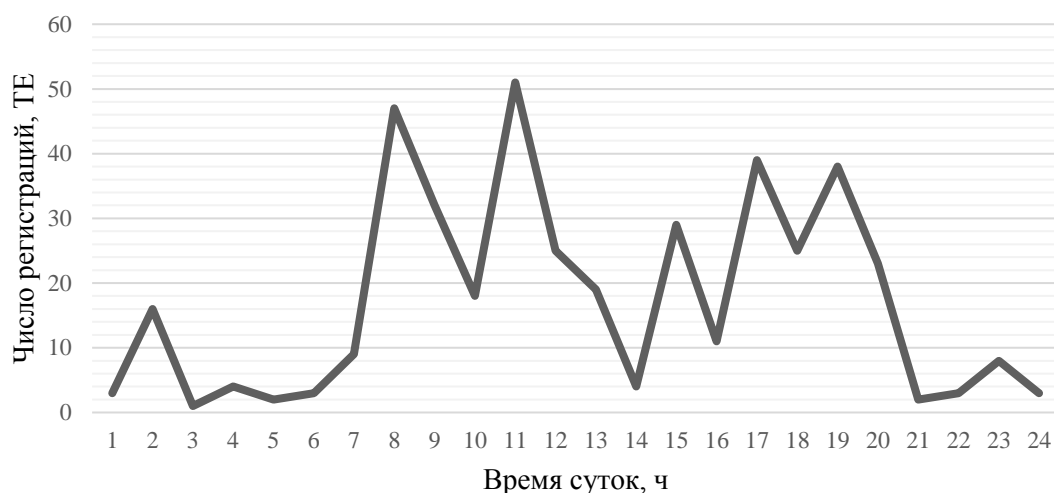


Рис. 10. Суточная активность кабана по данным фотоловушек (2016–2021 гг.)
 ТЕ – индекс относительного обилия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Информация, полученная за три месяца учётного периода, хорошо отражает тренды изменения обилия массовых видов, таких, как пятнистый олень. Что касается копытных, численность которых на территории существенно меньше, то для более полной оценки состояния группировок этих животных необходимо либо устанавливать дополнительные «видоспецифичные» фотоловушки, нацеленные на специальное изучение отдельных видов, либо увеличивать срок работы уже существующих станций до года. То же самое касается изменений стадности. Информация о стадности, полученные фотоловушками за учётный период, позволяет говорить только о визуальном увеличении стадности пятнистого оленя и кабана от зимних месяцев к весенним. Для получения более достоверных трендов этого показателя в течении года необходимо, чтобы ловушки функционировали круглогодично.

Данные по половозрастному составу пятнистого оленя и косули, полученные в короткие сроки, отражают реально существующее соотношение между выделенными группами копытных, что подтверждается сравнениями с литературными данными, полученными ранее для юга Дальнего Востока (Бромлей 1956; Кучеренко, 1983; Дарман, 1986, 1990 Данилкин, 1999). В случае с кабаном, данные по половозрастному составу полученные в заповеднике отличаются от ранее опубликованных для этого региона (Антонов, 1999; Данилкин, 2002), что вероятнее всего связано с периодичностью заходов этого вида на территорию.

Достаточно полно отражается суточная активность животных, при круглогодичной установке фотоловушек также станет возможным наблюдать сезонную активность.

Данные, полученные с помощью фотоловушек, установленных специально для мониторинга дальневосточного леопарда, позволяют отслеживать изменения трендов обилия и некоторые популяционные характеристики копытных животных на территории заповедника. Однако, для получения более подробной информации о состоянии группировок животных, необходимо увеличить продолжительность срока работы фотоловушек до года. Подобный метод оценки изменения трендов обилия животных стоит применять в случае невозможности проведения учётов. Для уточнения реальной численности и плотности копытных раз в несколько лет рекомендуется использовать традиционные методы оценки численности животных (ЗМУ, авиаучет, прогон и так далее).

Список литературы

- Антонов А. Л. Некоторые особенности экологии кабана и создание новых особо охраняемых природных территорий в Сихотэ-Алине // IV Дальневосточная конференция по Заповедному делу. – Хабаровск, 1999. – С. 7–8.
- Арамилов В. В., Ленков И. А., Соколов С. А. Плотность населения копытных в ареале дальневосточного леопарда и амурского тигра // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. – Киров, 2007. – С. 21–23.
- Бромлей Г. Ф. Уссурийский кабан. – М.: Наука, 1964. – 107 с.
- Бромлей Г. Ф. Экология дикого пятнистого оленя в Приморском крае // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. – Москва, 1956. – С. 148–215.
- Бромлей Г. Ф., Кучеренко С. П. Копытные юга Дальнего Востока СССР. – М.: Наука, 1983. – 305 с.
- Васильев Н. Г., Харкевич С. С., Шибнев Ю. Б. Заповедник «Кедровая падь». – М.: Лесная промышленность, 1984. – 86 с.
- Виткалова А. В., Шевцова Е. И., Матюхина Д. С., Седаш Г. А., Сторожук В. Б., Титов А. С., Петров Т. А., Марченкова Т. В., Дарман Ю. А. Мониторинг млекопитающих в ареале дальневосточного леопарда с помощью сети фотоловушек // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение. – Хабаровск, 2020. – С. 21–24.
- Данилкин А. А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Олени (Cervidae). – М.: ГЕОС. – 1999. – 600 с.
- Данилкин А. А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиные (Suidae). – М.: ГЕОС. – 2002. – 309 с.
- Дарман Ю. А. Биология косули Хинганского заповедника: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М.: ВНИИ Природы, 1986. – 20 с.
- Дарман Ю. А. Млекопитающие Хинганского заповедника. – Благовещенск: Упр. изд-в, полиграфии и кн. торговли, 1990. – 163 с.
- Дарман Ю. А., Петров Т. А., Пуреховский А. Ж., Седаш Г. А., Титов А. С. Численность диких копытных животных в юго-западном Приморье // Вестник охотоведения. – 2021. – Т. 18, № 3. – С. 170–181.
- Емельянова А. А., Харитонов М. А., Андрианов А. В., Логинов С. Б. Особенности посещаемости пятнистым оленем (*Cervus nippon Temmink*) в условиях полувольного содержания в охотхозяйстве ФГБУ «Безбородовское ГООХ» // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2016. – № 4. – С. 106–120.
- Зайцев В. А., Зайцева В. К. Структура групп кабана // 5 съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. – М. – 1990. – Т. 3. – С. 90.
- Игнатова Н. К., Христофорова Н. К., Чаус Н. А. Динамика численности кабана и косули в заказниках и охотничьих хозяйствах юго-запада Приморского края // Исследовано в России. – 2004. – Т. 7. – С. 1149–1161.
- Коркешко А. Л., Миролубов И. И. Государственный заповедник «Кедровая падь» // Заповедники Приморского филиала Государственного географического общества. Хабаровск: Дальневосточное краевое государственное издательство, 1936. – Т. 6, № 23. – С. 33–39.
- Коркишко В. Г. Видовой состав, численность и ее динамика хищных и копытных заповедника «Кедровая падь» // Современное состояние флоры и фауны заповедника «Кедровая падь» (Сборник научных трудов). Владивосток: ДВО РАН СССР. – 1992. – С. 119–142.
- Кучеренко С. П. Копытные млекопитающие Амуро-Уссурийского региона // Животный мир и охотничье хозяйство Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. – 1976. – С. 97–125.
- Марченкова Т. В. Организация базы данных фотомониторинга ФГБУ «Земля леопарда» имени Н. Н. Воронцова // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение. – Хабаровск, 2020. – С. 63–65.
- Мысленков А. И., Волошина И. В. Суточная активность пятнистого оленя (*Cervus nippon Temmink*, 1838) // Биологическое разнообразие: изучение и сохранение. – Хабаровск, 2020. – С. 76–78.
- Огурцов С. С. Обзор программного обеспечения для обработки и анализа данных с фотоловушек: последние новинки, работа с видео и ГИС // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2019. – Т. 4, № 2. – С. 95–124.
- Пикунов Д. Г., Коркишко В. Г. Леопард Дальнего Востока. – М.: Наука, 1992. – 192 с.
- Раков Н. В. Некоторые особенности условий существования кабана на Сихотэ-Алине // Бюллетень МОИП. Отдел биологический – 1956. – Т. 61, № 1. – С. 13–22.
- Салманова Е. И., Костыря А. В., Джордж М. Д. Спектр питания дальневосточного леопарда *Panthera pardus orientalis* на юго-западе Приморского края России // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2013. – Т. 6, № 2. – С. 84–89.
- Серёдкин И. В., Зайцев В. А., Гудрич Д. М., Микелл Д. Д., Петруненко Ю. К. Состав добычи и значение кабана (*Sus scrofa*) в питании амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) Среднего Сихотэ-Алиня // Успехи наук о жизни. – 2012. – № 5. – С. 77–93.
- Соколов В. Е., Герман В. К. Суточные ритмы активности млекопитающих: Цитологические и экологические аспекты. – М.: Наука, 1978. – 263 с.
- Hendry N., Mann C. Camelot—intuitive software for camera trap data management // bioRxiv. – 2017. – С. 203216.
- Kelly M. J., Holub E. L. Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia // Northeastern naturalist. – 2008. – Т. 15, N 2. – С. 249–262.

Moeller A. K., Lukacs P. M., Horne J. S. Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras // *Ecosphere*. – 2018. – Т. 9, N 8: e02331.

Rowcliffe J. M. Field J., Turvey S. T., Carbone C. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition // *Journal of Applied Ecology*. – 2008. – Vol. 45, N 4. – С. 1228–1236.

Petrov T. A., Maksimova D. A., Marchenkova T. V. Darman Y. A. Assessment of ungulate populations in Kedrovaya Pad Nature Reserve, based on photomonitoring data // *Ekosistemy*. 2022. Iss. 30. P. 138–150.

Kedrovaya Pad Reserve is one of the oldest nature reserves in Russia. Rare feline species such as the Amur leopard and Amur tiger inhabit the territory. The main prey species of these predators are ungulates: the sika deer, wild boar and roe deer. Traditional methods of counting ungulates, such as snow-track count surveys, cannot be applied annually due to the frequent lack of snow cover during the winter period. A stationary network of 12 paired camera traps has been installed to study the leopard and tiger populations in the reserve since 2012. Camera traps are deployed for six months from November to May. Scientists annually collected data on rare predators together with data on ungulates using the photo-monitoring network. Camera traps were deployed at 12 locations, constituting an effort of 11615 trap days during six years (2016-2021) and, consequently, 32019 images of ungulates were captured. The analysis of photographic materials provided data on the abundance of ungulates, their dynamics, as well as herd size, sex and age structure and daily activity of ungulates in the reserve during the winter period. The research shows that in the studied protected area there is an increase in the abundance of sika deer, the density of roe deer is low and the population of wild boar depends on the availability of natural fodder and the epizootological situation of the region. The data obtained from camera traps installed to monitor the leopard and tiger make it possible to monitor changes in abundance trends and some population characteristics of ungulate species. It is recommended to use traditional counting methods every few years in order to clarify the actual population of animals.

Key words: sika deer, roe deer, wild boar, camera traps, methods of counting ungulates, relative abundance index.

Поступила в редакцию 24.06.22

Принята к печати 05.09.22

УДК 691.73 691.73:502.521:556.3(470.56)

Формирование состава микроэлементов в окружающей среде на месторождении Левобережное в Домбаровском рудном районе (восточное Оренбуржье)

Гамм Т. А., Гривко Е. В.

*Оренбургский государственный университет
Оренбург, Россия
grivko-ev@mail.ru; hammtam@mail.ru*

В работе авторами показана взаимосвязь содержания и состава микроэлементов в породах, почве и грунтовых водах месторождения медноколчеданных руд Левобережное в Домбаровском рудном районе на востоке Оренбуржья. Скальные породы вскрыши находятся в контакте с рудой, поэтому содержание меди и железа в рыхлых вскрышных породах, которые служат почвообразующими породами, не превышает значения их кларков. Уточнено, что острая токсичность пород для биоты отсутствует. Прослеживается тенденция более высокого содержания в почве цинка, никеля, чем в грунтах. Показано, что почвы и почвообразующие породы высоко обеспечены на уровне микроэлементов и не требуется дополнительного внесения микроудобрений в сельскохозяйственном производстве. Общая минерализация вод во всех скважинах на месторождении более 1000 мг/л, что характерно для восточного Оренбуржья и ограничивает хозяйственное использование подземных вод, но содержание микроэлементов не превышает допустимых нормативов, за исключением свинца, поэтому по комплексу показателей подземные воды на месторождении не могут быть использованы для хозяйственно-питьевых нужд. Микроэлементарный состав почв, сформированный на территории медноколчеданного месторождения, позволяет использовать почвы для сельскохозяйственного производства и для рекультивации нарушенных земель на месторождении.

Ключевые слова. Миграция и аккумуляция меди, окружающая среда, породы, почвы, подземные воды, биотестирование отходов.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования микроэлементов в геоэкологии проводятся в связи с тем, что как дефицит, так и избыток микроэлементов, является проблемой для человека, животного и растительного мира. Поэтому известны научные работы, в которых рассматривается как биогеохимия почвенного покрова для нужд сельскохозяйственного производства (Ковда, 1985), так и техногенно загрязненных почв (Виноградов и др., 1993; Орлов и др., 2005; Водяницкий, 2009). В работах ученых была дана оценка поведения тяжелых металлов в окружающей среде (Пинский, Орешкина, 1991).

Проводились площадные эколого-геохимические исследования ландшафтов Южного Урала (Бодров, 1997; Чибилев, 2000). На территории Оренбуржья, в южной части Уральских гор, констатировали повышенный геохимический фон, сформировавшийся в природных условиях. При этом было установлено, что наблюдается высокое антропогенное воздействие на качество подземных вод территории, которое выражается в умеренно-опасном уровне содержания нитратов, достигающих до 240 мг/л. Кроме того, воды загрязнены тяжелыми металлами. Изучали тяжелые металлы и железо, как элемент, влияющий на качество питьевых вод и качество подземных вод (Гаев, 2007).

В восточной зоне Оренбуржья были открыты месторождения медно-цинковых руд, поэтому изучали влияние месторождений медно-цинковых руд на качество вод территории. В частности, исследовали содержание цинка в питьевых водах. С учетом характера воздействия результаты исследований показали, что влияние существенно, в водах концентрации цинка находятся на уровне предельно допустимых концентраций (Сальникова и др., 2012). Кроме того, проведена оценка содержания меди и цинка в техногенно загрязненных почвах Оренбургской области (Макарова и др., 2020). Для оценки изученности

вопроса о содержании цинка в компонентах окружающей среды были проведены теоретические исследования по литературным источникам о содержании цинка в окружающей среде и о влиянии концентрации цинка в почве на продукцию животноводства и растениеводства, выращенную на этих почвах. Были изучены закономерности распределения цинка на территории Оренбургской области в зависимости от природных и техногенных факторов и в разных природных средах (Сальникова и др., 2012; Сальникова, 2012; Сальникова, Осипова, 2015).

Химические основы загрязнения окружающей среды и влияние природных условий на подвижность мышьяка в окружающей среде изучались также зарубежными авторами (Xu et al., 1991; Alloway, Ayres, 1999). Все рассмотренные выше вопросы в настоящее время имеют практическое значение, находятся в стадии исследования и поэтому актуальны.

Цель исследований – выявить взаимосвязи между содержанием микроэлементов в породах, грунтах и почвах месторождения Левобережное в восточном Оренбуржье.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб проводился на территории месторождения Левобережное Домбаровского района в восточном Оренбуржье по «Требованиям к мониторингу месторождений твердых полезных ископаемых», утв. МПР 4.08.2000 г. Отбор проб для литогеохимического анализа проводился по СанПиН 2.1.7.1287-03, СП 11-102-97 и ГОСТ 17.4.3.01-83, ГОСТ 17.4.4.02-84, ГОСТ 28168-89. Пробы почв и грунтов отбирались из инженерно-геологических скважин с глубин 0.0–0.5 м и 1.0–2.0 м. Отбор почв для химического анализа - в соответствии с требованиями ГОСТ 17.4.3.01-83, ГОСТ 17.4.4.02-84, ГОСТ 28168-89 и Методических указаний по проведению комплексного мониторинга плодородия почв земель сельскохозяйственного назначения, 01.01.2021г. Исследования проводили по РД 52.18.595-96 «Федеральный перечень методик выполнения измерений, допущенных к применению при выполнении работ в области мониторинга загрязнения окружающей природной среды». Отбор воды осуществлялся в соответствии с ГОСТ Р 51593-2000 и методическим письмом ВСЕГИНГЕО «По отбору, консервации и хранению гидрохимических проб» (1983). Подземные воды изучались по трем наблюдательным скважинам, отбор 12 проб воды проводился в 2019 и 2020 году. Фактические данные по породам и почве получены по результатам анализа 26 проб в ходе инженерно-экологических изысканий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Месторождение Левобережное расположено на стыке Орской равнины и Урало-Тобольского плато. Оно относится к Домбаровскому рудному району и исследовано на площади примерно 110 га. По морфологическому описанию территория представлена слабосхолмленной равниной, на которой встречаются элементы мелкосопочника. Территория разрезана элементами стока, представленными речными долинами и балками. Климат можно характеризовать как резко континентальный. Грунты и почвы в основном глинистые и суглинистые с нормативной глубиной промерзания 183 см.

Гидрология территории месторождения Левобережное представлена рекой Камсак с водоохраной зоной 200 м. Река находится в 1000 м северо-восточнее месторождения, поэтому месторождение на затрагивает ее водоохранную зону. Домбаровский район области относится к числу безводных. Здесь не развита речная сеть и наблюдается дефицит атмосферных осадков.

По геоботаническому районированию территория восточного Оренбуржья относится к степям, где доминируют в составе растительности разнотравье и ковыли. В степных природно-климатических условиях сложились темно-каштановые почвы. Встречаются отдельные участки, к которым приурочены выходы засоленных пород и сформировались засоленные почвы.

Левобережное месторождение находится в Домбаровском рудном районе, в котором разрабатывается целый ряд медно-колчеданных месторождений. Геологическое строение территории связано с отрогами разрушенных Уральских гор. Каждое месторождение имеет своеобразные экологические проблемы.

На месторождении подземные вод безнапорные, залегают в легких четвертичных отложениях глины, песка, гравия. Они могут залегать в трещинных коренных породах. Мощность зоны аэрации составляет от 4 до 6 м. Зонай разгрузки подземных вод служат пониженные элементы рельефа в виде балок, оврагов. Ближайшей балкой является балка Курмансай. Минерализация подземных вод не превышает характерные значения для восточного Оренбуржья. Минерализация превышает допустимые пределы для питьевых вод на 20%. Воды слабо минерализованы. Значение водородного показателя менее семи. В составе ионов доминируют сульфаты, гидрокарбонаты, кальций и натрия.

На Левобережном медно-колчеданном месторождении химические элементы пород, слагающих геологическую среду месторождения, идентифицируем по составу рыхлых и скальных пород в отвалах. Содержание диоксида кремния в скальных породах вскрыши составляет 75,2 %, в рыхлых породах вскрыши – 87,2 %. Породы месторождения характеризуются низким содержанием тяжелых металлов (мышьяк, сурьма, кадмий). Породы Левобережного месторождения имеют пониженное содержание вредных примесей и токсичных элементов.

В таблице 1 представлен химический состав пород. Кларки (Виноградов, 1993; Водяницкий и др., 2011), мы использовали для выявления возможных особенностей химического состава пород месторождения.

Таблица 1
Химический состав пород на Левобережном медно-колчеданном месторождении

Показатель	Наименование пород вскрыши		Кларки*
	Скальные породы	Рыхлые породы	
Кремний в пересчете на диоксид, %	74,3	86,1	-
Железо, мг/кг	48621	42772	46500
Медь, мг/кг	60,5	46,4	47
Никель, мг/кг	138	101	58
Сера, мг/кг	128	199	470
pH	8,35	9,95	-

Примечание к таблице. *по Б. В. Виноградову (1993).

В скальных породах вскрыши содержание меди и железа выше значения их кларков, а рыхлые породы вскрыши не имеют непосредственного контакта с рудой, поэтому превышение значения кларков в них не наблюдается. Никель на территории содержится в породах никелевых и медно-никелевых месторождений, имеет большую подвижность, чем медь и железо, поэтому его содержание, как в скальных, так и рыхлых породах вскрыши, выше значения кларка. Породы характеризуются щелочной реакцией среды и не загрязнены тяжелыми металлами. Содержание серы в породах высокое.

Вскрышные породы находятся в отвалах, которые могут быть источником загрязнения окружающей среды токсичными элементами. Опасность пород для биологических компонентов окружающей среды оценивали стандартным методом биотестирования (табл. 2).

Исследование биотоксичности пород показало отсутствие острой токсичности, вскрышные породы относятся к 5 классу опасности.

Таблица 2

Оценка опасности рыхлых и скальных пород вскрыши для биологических компонентов окружающей среды методом биологического тестирования

Породы вскрыши	Без разбавления		По более чувствительному тест-объекту		Отнесение к классу опасности
	Смертность дафний в опыте, в % к контролю	Изменение оптической плотности водорослей, в % к контролю	Отношение к разбавлению	Оценка опасности	
Скальные породы	4	+16	Без разбавления	Не оказывает острого токсического действия	5
Рыхлые породы	11	+18	Без разбавления	Не оказывает острого токсического действия	5

Породы вскрыши являются нарушенными, имеют рыхлый состав, и, несмотря на то, что токсичные химические элементы в породах находятся в валовой форме, они могут поступать в окружающую среду в подвижной форме при выщелачивании атмосферными осадками.

Атмосферные осадки, выпадающие на поверхность отвалов, не являются активными водами по отношению к породам, но, при взаимодействии с продуктами окисления сульфидных руд, приобретают свойства, достаточные для выноса химических элементов с подотвальными водами.

Для оценки воздействия, (при раздувании ветром пыли с отвалов и выноса атмосферными осадками, на почвы и грунты прилегающей к отвалам территории отбирали пробы почв и грунтов с глубины 0,0–0,5 и 1,0–2,0 м (табл. 3). Почвы и грунты имели суглинистый гранулометрический состав.

Таблица 3

Коэффициенты концентрации микроэлементов в почвах и грунтах

Показатель	Глубина		ПДК
	0,0–0,5 м	1,0–2,0 м	
Кадмий	0,05	0,065	2,0
Цинк	0,31	0,29	220,0
Никель	0,55	0,53	80,0
Свинец	0,15	0,18	130
Ртуть	Менее 0,002	Менее 0,01	2,1
Медь	0,33	0,35	132
pH	7,58	7,81	Не нормируется

Особенностью химического состава суглинистых грунтов является то, что превышение содержания в почве мышьяка составляет 2 ПДК на глубине 1,0–2,0.

При расчете коэффициентов концентрации установлено, что в почве и в грунтах не превышены ПДК ни по одному из исследуемых тяжелых металлов. Содержание данных

элементов в почве находится на уровне микроэлементов. Почвы и грунты являются слабощелочными.

Сезонная миграция микроэлементов происходит в почвах и грунтах до глубины 2м. В более глубокие горизонты миграция микроэлементов ограничена дефицитом атмосферных осадков. В рыхлых породах вскрыши также не установлено повышенного содержания микроэлементов. Прослеживается тенденция более высокого содержания в почве цинка, никеля, чем в грунтах. Эти микроэлементы обладают большей подвижностью. Загрязнения почв территории тяжелыми металлами не выявлено. Это связано с тем, что водоотведение карьерных, а также атмосферных и подотвальных вод с отвалов рыхлых и скальных пород вскрыши осуществляется в установленном порядке на месторождении Левобережное, сточные воды отправляется на очистные сооружения, поэтому источники загрязнения почв, грунтов и подземных вод локализованы. В породах содержится также малое количество тяжелых металлов, при рассеивании ветром пыли они не аккумулируются в почве в большом количестве.

По К. В. Веригиной, Ю. И. Добрицкой, Е. Г. Журавлёвой и др. (Горбылева, 2002) содержание меди в почве зависит от гранулометрического состава почвообразующих пород, приводится среднее содержание меди в почвообразующих породах суглинистых почв равное 20,4 мг/кг.

Суглинистые почвы территории по агрохимическим показателям имеют высокое содержание цинка и меди.

Подвижные формы меди, никеля, кадмия и цинка в почве находятся в виде их солей, оксидов металлов, в сорбированном состоянии на поверхности почвенных частиц, в ионной форме в почвенном растворе. Подвижные формы микроэлементов могут мигрировать вниз по почвенному профилю и поступать в подземные воды.

Глубина залегания подземных вод на месторождении Левобережном составляет около десяти метров. Для изучения динамики и химического состава подземных вод при воздействии карьера и отвалов были предусмотрены гидронаблюдательные скважины в непосредственной близости к карьере. Для изучения понижения уровня подземных вод, при фильтрации в карьер из водоносных горизонтов, предусмотрены скважины на границе депрессионной воронки. Для сравнительной характеристики изменения подземных вод одна скважина расположена выше по направлению грунтового потока и вне зоны влияния объектов месторождения.

Анализ химического состава подземных вод показал, что в подземных водах фоновой скважины наблюдается реакция среды близкая к нейтральной, а в водах скважин на месторождении – реакция среды слабокислая, что связано с химическим составом пород месторождения (табл. 4).

Воды относятся к солоноватым по показателю общей минерализации во всех скважинах, включая фоновую скважину. По данным показателям воды не могут использоваться для питьевого водоснабжения.

Кроме того, в фоновой скважине содержание свинца в 5 раз превышает допустимые нормативы, в скважинах на месторождении – в 6 раз. Содержание прочих исследуемых тяжелых металлов находится на уровне допустимых нормативов.

Зоной разгрузки подземных вод служит балка Курмансай и река Камсак. Отток подземных вод трещинного водоносного горизонта незначителен, так как подземные воды залегают ниже зоны разгрузки.

На месторождении Левобережном отмечается низкое содержание химических элементов в породах. Особенностью химического состава суглинистых грунтов является то, что превышено содержания в почве мышьяка. Почвы и почвообразующие породы не взаимодействуют со скальными породами. Содержание микроэлементов в почве высокое, но не превышает ПДК, поэтому нет ограничений для сельскохозяйственного производства.

В подземных водах содержание всех исследованных микроэлементов невысокое. В водах всех скважин на месторождении концентрации микроэлементов существенно не

Концентрация примесей в подземных водах, мг/дм³

Определяемые показатели	Возле карьера	Граница депрессионной воронки	За пределами влияния месторождения	Величина допустимого уровня
Водородный показатель (рН)	6,25	6,50	7,3	Не нормируется
Общая минерализация (сухой остаток)	1183,56	1177,52	108719	Не нормируется
Медь	0,103	0,146	0,092	1
Цинк	0,131	0,175	0,0803	1
Кадмий	0,0003	0,0003	0,0003	0,001
Ртуть	Менее 0,0002	Менее 0,0002	Менее 0,0002	0,0005
Сульфаты	605,3	615,8	582,0	500
Никель	0,006	0,006	0,005	0,02
Свинец	0,046	0,049	0,049	0,01

отличаются от контрольной скважины за пределами месторождения. Наиболее высокая концентрация никеля, по сравнению с другими микроэлементами, в подземных водах связана с его большей подвижностью при вымывании из пород водой. Повышено содержание свинца в водах, воды слабосолоноватые, что ограничивает их использование.

В результате проведенных исследований установлено, что не наблюдается существенного загрязнения почв и грунтовых вод территории месторождения тяжелыми металлами при его разработке. Породы вскрыши также не загрязнены тяжелыми металлами.

Проведенная аналогия между содержанием микроэлементов в породах, подземных водах, грунтах и почвах месторождения, позволила установить, взаимосвязь в содержании микроэлементов в геосистеме на территории месторождения. Содержание меди и железа в рыхлых вскрышных породах, которые служат почвообразующими породами, не превышает значения их кларков. Породы не являются токсичными для биоты.

Содержание тяжелых металлов находится на уровне микроэлементов, почвы высоко обеспечены и не требуется дополнительное внесение микроудобрений в сельскохозяйственном производстве.

Общая минерализация вод во всех скважинах на месторождении более 1000 мг/л, что характерно для восточного Оренбуржья, но содержание микроэлементов не превышает допустимых нормативов, за исключением свинца. На территории Левобережного месторождения, при проведении мероприятий по оптимизации воздействия на окружающую среду, складывается относительно удовлетворительная экологическая ситуация, в основном, с допустимым содержанием микроэлементов в породах, почвах, подземных водах.

Таким образом, почвы, с учетом их микроэлементарного состава, сформированного на территории медноколчеданного месторождения, могут использоваться для сельскохозяйственного производства и для рекультивации нарушенных земель на месторождении. Подземные воды не рекомендуются для питьевого водопользования без предварительной водоподготовки.

ВЫВОДЫ

1. В геосистеме карьера месторождения медноколчеданных руд Левобережное в Домбаровском рудном районе на востоке Оренбуржья наблюдается заметная взаимосвязь в содержании и распределении микроэлементов в породах, почвах и подземных водах.

2. Каждый микроэлемент характеризуется персональными особенностями содержания и перераспределения в природных средах в зависимости от глубины залегания, содержания

соединений серы, гранулометрического состава элементов пород и почвы, взаимосвязи с поверхностью территории.

3. Вскрышные породы находятся в отвалах, которые могут быть источником загрязнения окружающей среды токсичными элементами.

4. Содержание микроэлементов в почве высокое, но не превышает ПДК, поэтому нет ограничений для сельскохозяйственного производства.

Список литературы

Бодров С. С. Эколого-геохимические исследования ландшафтов Южного Урала (Район г. Медногорска). Изменение природной среды: глобальный и региональный аспекты / [Под ред. А. Н. Геннадиева и Е. В. Милановой]. – М.: Изд-во Московского университета, 1997. – 200 с.

Водяницкий Ю. Н. Хром и мышьяк в загрязненных почвах. Обзор литературы // Почвоведение. – 2009. – № 5. – С. 551–559.

Виноградов Б.В., Снакин В.В., Орлов В.А. Биотические критерии выделения зон экологического бедствия России // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 1993. – № 5. – С. 77–89.

Гаев А. Я. Экологические основы водохозяйственной деятельности: (на примере Оренбургской области и сопредельных районов) / [Под ред. А. Я. Гаева]. – Пермь, Оренбург: Редакционно-издательский отдел Пермского университета. – 2007. – 327 с.

Почвоведение с основами геологии: Учеб. пособие / [Под ред. А. И. Горбылевой]. – Мн.: Новое знание, 2002. – 480 с.

Ковда В. А. Биогеохимия почвенного покрова. – М. Наука, 1985. – 263 с.

Орлов Д. С., Садовникова Л. К., Суханова Н. И. Химия почв. – М.: Высшая школа, 2005. – 558 с.

Водяницкий Ю. Н., Плеханова И. О., Прокопович Е. В., Савичев А. Т. Загрязнение почв выбросами предприятий цветной металлургии // Почвоведение. – 2011. – № 2. – С. 240–249.

Пинский Д. Л., Орешкина В. Н. Тяжелые металлы в окружающей среде // Экспериментальная экология. – 1991. – С. 201–212.

Сальникова Е. В. Цинк – эссенциальный микроэлемент (обзор) [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2012. – № 10 (146). – С. 170–172. Режим доступа: <http://vestnik.osu.ru/doc/1033/article/6626/lang/0> (просмотрено 15.04.2022)

Сальникова Е. В. Экологическая оценка распределения цинка на территории Оренбургской области [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2015. – № 10. – С. 312–315. Режим доступа: <http://vestnik.osu.ru/doc/1033/article/8610/lang/0> (просмотрено 15.04.2022)

Сальникова Е. В., Бурцева Т. И., Кудрявцева Е. А., Кустова А. С. Экологическая оценка содержания цинка в экосистеме (почва, вода, продукты питания) на территории Оренбургской области [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2012. – № 6 (142). – С. 184–187. Режим доступа: <http://vestnik.osu.ru/doc/1033/article/6482/lang/0> (просмотрено 15.04.2022)

Чибилев А. А. Энциклопедия «Оренбуржье». Т. 1. Природа. – Оренбург: Золотая аллея, 2000. – 160 с.

Alloway B. J., Ayres D. C. Chemiczne podstawy zanieczyszczenia środowiska. / PWN Warszawa. – 1999. – 423 p.

Xu H., Allard B., Grimvall A. Effects of acidification and natural organic materials on the mobility of arsenic in the environment // Water, Air, Soil Pollution. – 1999. – N 57/58. – P. 269–278.

Gamm T. A., Grivko E. V. Formation of trace-element composition in the environment in the Levoberezhnoye deposit of the Dombarovsky ore district (eastern Orenburg region) // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 151–157.

The authors analyze the interrelation of trace elements content and composition in rocks, soil and ground waters of a copper-pyrite deposit in the east of Orenburg oblast. Overburden rocks contact ore and, therefore, the content of copper and iron in loose overburden, serving as parent rock, does not exceed the value of their clarkes. It is clarified that there is no acute toxicity of rocks for biota. Moreover, it is registered that zinc and nickel level is higher in soil than in ground. The research proves that soil and parent rocks have enough trace elements and no additional micronutrient fertilizers are required for agriculture use. The total degree of mineralization of water in all wells in the deposit is more than 1000 mg/l, resulting in setting limits to economic use of groundwater which is typical for the east of Orenburg oblast. It was found out that each trace element is characterized by its own peculiarities of content and redistribution in environment, depending on the depth or location of rocks, the content of sulfur compounds, the granulometric composition of rock and soil elements, and the relationship with the surface of the territory. The trace element composition of soil, formed on the territory of the copper-pyrite deposit, makes it possible to use the soil for agriculture and for the reclamation of disturbed land at the deposit.

Key words: migration and accumulation of copper, environment, rocks, soil, groundwater, biotesting of waste.

Поступила в редакцию 18.01.22

Принята к печати 30.06.22

УДК: 632.9 595.74

Применение искусственных конструкций для аккумуляции энтомофагов (*Chrysopa*, Chrysopidae, Neuroptera) в агробиоценозе для биологической защиты растений

Гладкая А. А.

Институт генетики, физиологии и защиты растений АНМ
Кишинев, Республика Молдова
allagladcaia@mail.ru

Стратегия сохранения, активизации и учета деятельности энтомофагов означает, что необходимо защищать и повышать эффективность природных биологических агентов для естественной регуляции численности вредоносных видов в природе. Такую стратегию можно отнести к одному из видов пассивной биологической защиты в отличие от активной – выпуск искусственно разводимых энтомофагов в популяции вредителей. Существуют различные приемы, способствующие повышению активности энтомофагов в природе. Это использование агротехнических приемов, ограничение химических обработок, подсев нектароносов. Очень большое значение для сохранения энтомофагов имеет наличие безопасных мест для их зимовки. В связи с этим проведены исследования по апробации метода биологической защиты растений за счет привлечения и аккумуляции в агроценозе энтомофагов из рода *Chrysopa* в период зимовки в полевых условиях, как альтернативу их искусственному разведению. Искусственные конструкции разборные, содержат различные виды материалов-наполнителей и не содержат синтетических материалов. Энтомофаги *Chrysopa* составляли подавляющее большинство (73 %) от зимующих в конструкциях насекомых. Были установлены основные факторы, влияющие на число энтомофагов *Chrysopa*, привлеченных на зимовку с помощью искусственных приманочных конструкций: а) подавляющее большинство златоглазок выбирают для зимовки гнездовые конструкции, направленные на юг, в хорошо освещенных местах (86 %); б) гнездовые конструкции в агроценозах с экологически дружественной защитой растений привлекли максимальное количество златоглазок на зимовку (98 %); в) материалы, которые продемонстрировали наилучшие результаты в привлечении златоглазок на зимовку – это скорлупа грецкого ореха и стебли ревеня. Использование искусственных приманочных конструкций для обеспечения благополучной зимовки энтомофагов позволяет осуществить их последующую концентрацию на определенных участках агроценозов и использование в качестве агентов биологической защиты растений.

Ключевые слова: биологическая защита растений, искусственная конструкция, энтомофаги рода *Chrysopa*.

ВВЕДЕНИЕ

Стратегия сохранения и активизации деятельности энтомофагов направлена на защиту и повышение эффективности природных биологических агентов, осуществляющих естественную регуляцию численности фитофагов в природе. Она отличается от стратегий, предусматривающих специальный выпуск биологического агента в природу. Стратегию сохранения и активизации деятельности энтомофагов можно отнести к пассивной биологической защите в отличие от активной – выпуск искусственно разводимых энтомофагов в популяции вредителей. Применение стратегии пассивной биологической защиты предполагает учет деятельности энтомофагов, регулирующих численность фитофагов, без которого невозможно обеспечить оценку эффективности данной стратегии. Критерий (уровень) эффективности естественных регуляторов численности вредных видов выражается в соотношении хищник – жертва (антагонист – фитопатоген) или степени паразитирования (проценте зараженности). Уровень, при котором исчезает необходимость в каких-либо обработках защищаемого растения, считается приемлемым. Например, по многолетним данным сотрудников ВИЗР в Краснодарском крае комплекс хищников сдерживал размножение тли на озимом ячмене, достигая приемлемого уровня, при соотношении хищник – жертва 1:20 (Воронин и др., 2000).

Существуют различные приемы, способствующие повышению активности энтомофагов в природе. Это использование устойчивых сортов, специальных агротехнических приемов, ограничение химических обработок, подсев нектароносов (Гряпицын, 1982). Для накопления

энтомофагов в природных комплексах создают специальные микрозаказники (небольшие по размеру территории, обычно, в виде Заказников), создаваемые для сохранения редких видов растений и беспозвоночных животных (шмелей, энтомофагов). Благодаря таким методам реализуется возможность восстановления численности природных популяций естественных врагов фитофагов при сокращении числа или прекращении химических обработок (Ченикалова, Черкашин, 2019). Цепи питания таких биотопов состоят из трех-четырёх звеньев, или трофических уровней: растения, или продуценты, образуют первый трофический уровень, фитофаги, или первичные консументы, – второй, их хищники и паразиты-энтомофаги – третий, сверхпаразиты энтомофагов – четвертый. Очень большое значение имеет постоянное наличие дополнительных источников питания и мест для зимовки полезных насекомых.

Цель наших исследований – разработать метод, который включает создание и размещение в агроценозе искусственных конструкций, заполненных определенными материалами, которые привлекают энтомофагов рода *Chrysopa* на зимовку и аккумулируют в агроценозе для биологической защиты растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом наших исследований были златоглазки *Chrysopa*, которые распространены в естественных биоценозах. Основные виды *Chrysopa*, встречающиеся в центральном регионе Республики Молдова: *Ch. perla* (Linnaeus, 1758), *Ch. carnea* (Stephens, 1836), *Ch. formosa* (Brauer, 1851), *Ch. septempunctata* (Wesmael, 1841).

Все наши исследования были проведены в 2021 году на опытных участках Института генетики, физиологии и защиты растений (Кишинев, Республика Молдова). Первым этапом подготовки исследований был сбор натуральных материалов, для наполнения искусственных конструкций (тростник, солома, трубчатые стебли и пр.). В качестве корпуса конструкции мы использовали деревянный каркас, обеспечивали водонепроницаемость крыши и заполняли отдельные секции в конструкции различными видами наполнителей. Второй этап – размещение искусственных конструкций весной (05.04.2021) в месте проведения исследований (46°58'10.3"N 28°53'44.0"E), закрепление их на определенной высоте (1,0–1,5 м) с обеспечением определенной (север или юг) ориентации по странам света. Третий этап – в конце сезона (05.11.2021) мы размонтировали конструкции и складировали их в холодном помещении, чтобы насекомые не вышли из диапаузы. Учет зимующих насекомых проводили отдельно как по отдельным конструкциям (установленным в разных экотопопах и с разной ориентацией по сторонам света), так и видов материалов-наполнителей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В искусственные конструкции, установленные в агроценозе в 2021 году были привлечены насекомые, относящиеся к 6 отрядам (рис. 1).

Большинство энтомофагов принадлежали роду *Chrysopa*. С наступлением холодов они впали в состояние диапаузы и были пригодны к транспортировке и дальнейшему изучению. Попад в теплое помещение, все особи вышли из диапаузы и были вполне жизнеспособны.

Было определено соотношение полов зимующих златоглазок – 44,7 % ♀ и 55,3 % ♂.

В результате анализа привлекательности искусственных конструкций для златоглазки в зависимости от направления на стороны света (север, юг) было установлено, что этот фактор является решающим. Подавляющее большинство златоглазок (83,3 %) выбирают для зимовки искусственные конструкции, расположенные в хорошо освещенных местах и направленные лицевой стороной на юг (рис. 2).

Различные группы насекомых предпочитают для зимовки различные материалы искусственного устройства: Arachnida (Lamarck, 1801) предпочитают шишки и солому; Hemiptera – ветки; Lepidoptera – солому. Наиболее привлекательными материалами для зимовки златоглазки оказались скорлупа грецкого ореха, полые стебли ревеня и солома (рис. 3).

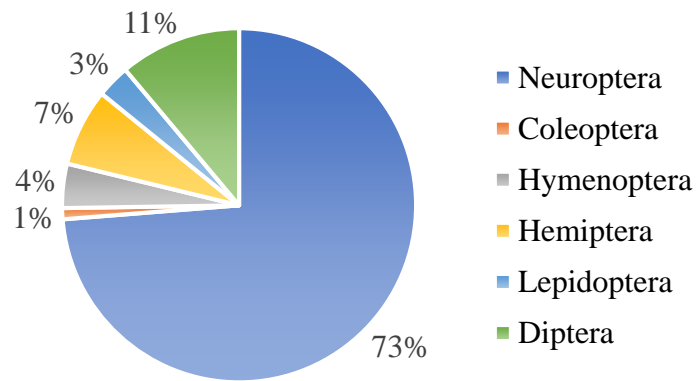


Рис. 1. Количественное соотношение насекомых разных отрядов, привлеченных в искусственные конструкции для зимовки

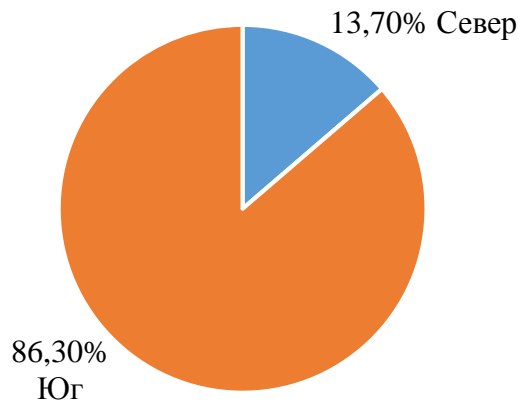


Рис. 2. Численность энтомофагов рода *Chrysopa*, зимующих в искусственных конструкциях, отличающихся ориентацией по разным сторонам света

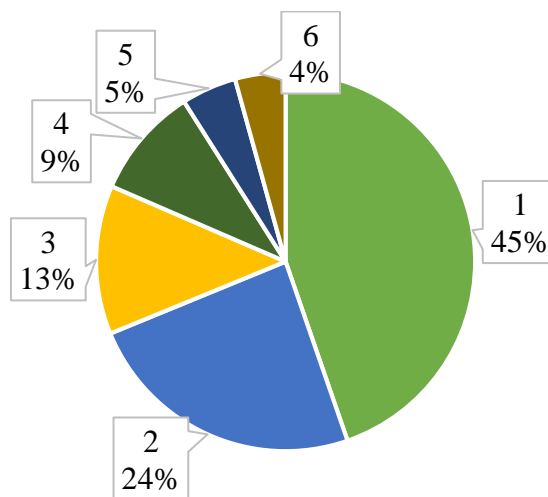


Рис. 3. Виды материалов, использованных в искусственных конструкциях, и степень их привлекательности для златоглазок
1 – скорлупа грецкого ореха; 2 – стебли ревеня; 3 – солома; 4 – ветки; 5 – полые стебли тростника; 6 – шишки.

Привлекательные виды материалов для зимовки златоглазки – скорлупа грецких орехов и стебли ревеня (рис. 4 *а*) – своими размерами и формой полостей, видимо, в наибольшей мере соответствовали потребностям зимующих особей златоглазок и обеспечивали сохранение их жизнеспособности до весны. При повышении температуры воздуха златоглазки выходили из диапаузы и активно передвигались в поисках пищи (рис. 4 *б*).

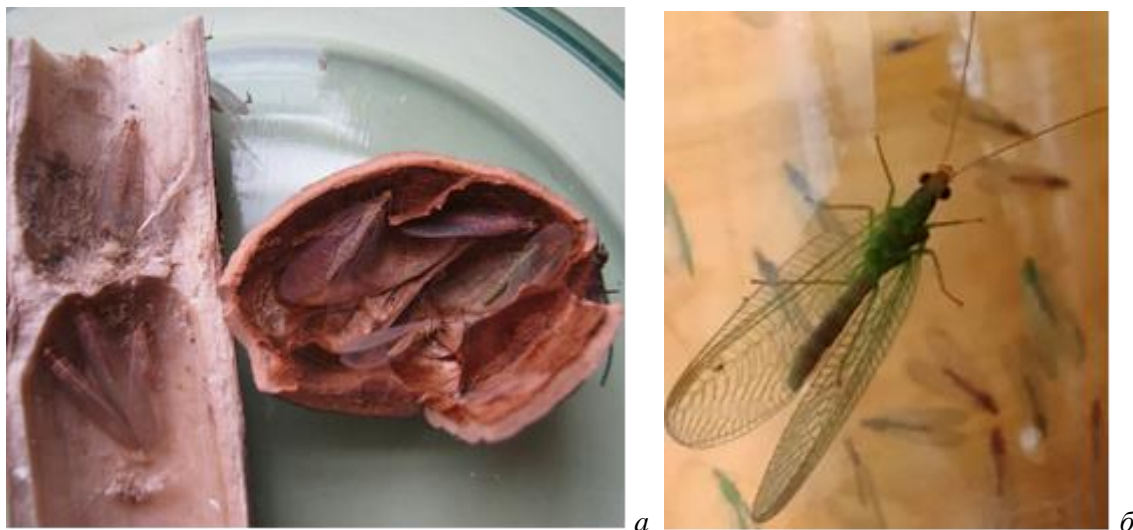


Рис. 4. Златоглазки, зимующие в стеблях ревеня и скорлупе грецких орехов (*а*) и вышедшие из диапаузы в теплом помещении (*б*)

Искусственные конструкции, установленные в грушево-персиковом саду с экологически дружественной защитой растений и на контрольном участке смешанного культивирования ревеня и нектароносных растений, привлекли максимальное количество златоглазки на зимовку (82,2 %). Такие участки агроценоза можно рассматривать, в качестве микрозаказников для полезных насекомых. Искусственные конструкции в теплице с экологически дружественной защитой растений привлекли в 8 раз больше златоглазки, чем в теплице с химической защитой растений (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Имаго златоглазок активны в сумерках или в ночное время. Большинство имаго питаются исключительно пыльцой, нектаром или падью, однако все личинки златоглазки промышляют хищничеством и охотятся на мелких насекомых (особенно тлей и червецов, клещей). Из-за большого количества пожираемых вредителей личинки златоглазки являются полезными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве и искусственно разводятся. Однако массовое производство этих хищников сопряжено с целым рядом проблем, основной из которых является их каннибализм. Самки активно поедают отложенные яйца (Белякова, 2017).

Развивается златоглазка по типу насекомых с полным превращением, проходит последовательно стадии яйцо – личинка – куколка – самка или самец. Самки златоглазки откладывает от 100 до 900 яиц, как правило, вблизи скоплений тлей. Сразу после появления на свет личинки проходят процесс линьки и начинают ползать по растению в поисках пищи, качая при этом головой, пока серпообразные челюсти не коснутся добычи. Касание является импульсом для захватывания. Жертва поднимается в воздух и ей впрыскивается специальный секрет, который растворяет её изнутри в течение 90 секунд. Благодаря этому златоглазка может высосать добычу, переваренную, по сути, вне её желудка. Одна личинка златоглазки за весь период развития уничтожает 500–600 тлей, или свыше 11 тысяч паутиных клещей. В зависимости от внешних условий, личинки становятся взрослыми по истечению 8–22 дней.

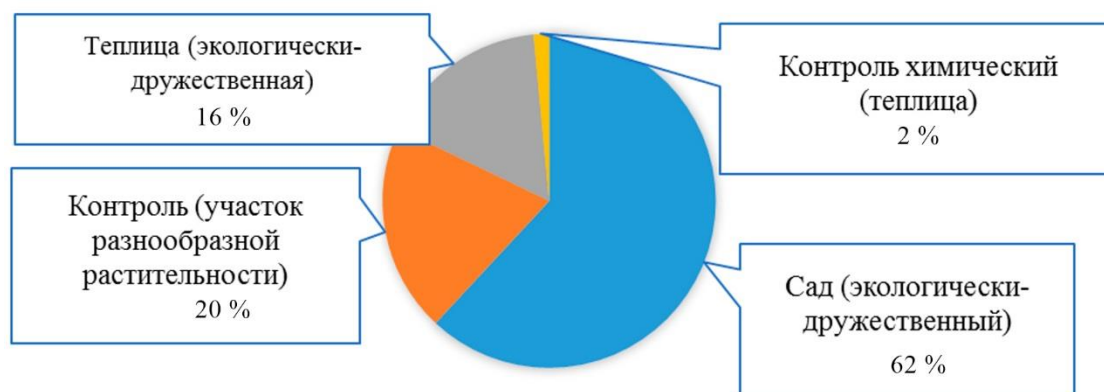


Рис. 5. Эффективность привлечения златоглазок для зимовки в искусственные приманочные конструкции в различных агроценозах

Зимует взрослая златоглазка в трещинах коры на деревьях, во всевозможных жилых и нежилых помещениях, разных строениях. Зимующие златоглазки появляются в августе – сентябре. Для успешной зимовки златоглазки, за счет усиленного питания, накапливают достаточные жировые запасы на зимний период. Зеленая окраска насекомых постепенно переходит на красновато-бурую. Зимой отмечается высокая гибель златоглазки, поэтому в весенний период численность энтомофага низкая. Места зимовки златоглазки оставляют рано, при среднесуточной температуре 11–16 °С. Вышедшие из зимовки насекомые питаются на цветущих растениях, спариваются и после этого откладывают яйца (Ченикалова, 2019).

Искусственная конструкция для обеспечения зимовки златоглазок в агроценозе предложена нами впервые. Искусственные конструкции, использованные нами, по своему назначению и устройству имеют сходство с гнездами-ловушками (trap-nest) и ульями Фабра.

Первые сведения о гнездах-ловушках и ульях для содержания диких одиночных пчел были опубликованы французским натуралистом Жаном-Анри Фабром (Fabre, 1881). Название «улей Фабра» было предложено С. И. Малышевым (1963). Широкое применение гнезд-ловушек было осуществлено К. В. Кромбейном (Krombein, 1967) в исследовательских целях. Эта работа послужила толчком для проведения большого числа исследований по изучению биологии пчел и ос жильцов и управлению пчелами для опыления сельскохозяйственных культур (Bohart, 1972; Иванов, 2005; Иванов, 2011; Иванов и др., 2018, 2018a). В 1950-х годах началось использование промышленно изготавливаемых ульев Фабра для массового искусственного разведения диких пчел (в основном пчел-листорезов *Megachile rotundata* (Fabricius, 1787) для опыления некоторых энтомофильных сельскохозяйственных культур и прежде всего люцерны (Bohart, 1972; Иванов, 1992; Tylianakis, 2006; Pitts-Singer, 2011; Амолин, 2021). В 1950-х годах получило широкое распространение использование «отелей» для пчел и других насекомых, которые устанавливались в парках и ботанических садах и использовались в основном для экологического образования и воспитания населения (Иванов, 2005; Амолин, 2019). Прототипами отелей для насекомых послужили гнезда-ловушки и ульи Фабра разных конструкций, использованных разными авторами в различных целях (рис. 6).

В современных статьях рассматриваются варианты различных материалов и конструкций гнездовых ящиков, а также их использование для решения четырех основных задач: изучение биологии пчел, повышение уровня опыления энтомофильных культур, мониторинга состояния природных популяций ос или диких пчел и с целью получения пчел для различных экспериментальных исследований (Macivor, 2017; Müller, 2018).

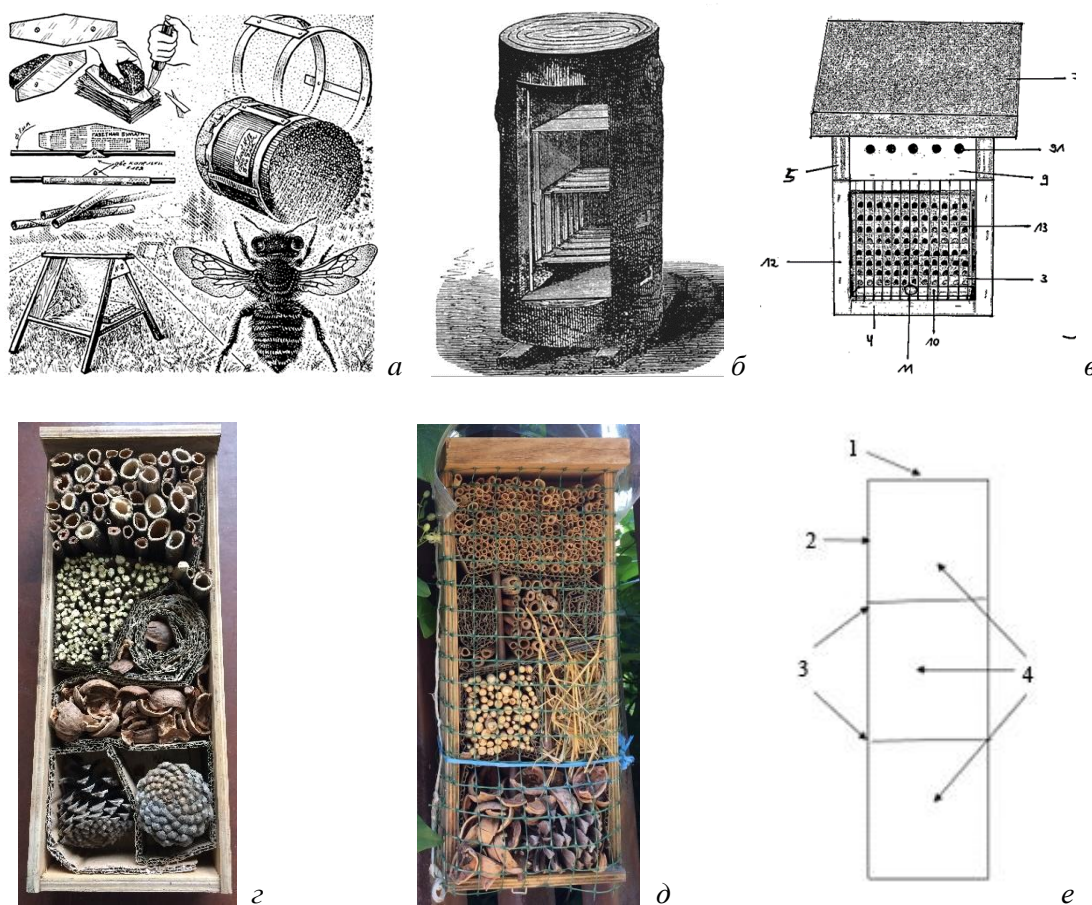


Рис. 6. Исторические прототипы искусственных приманочных конструкций (а–в) и конструкции, использованные в наших исследованиях (г–е)
а – улей Фабра конструкции В. С. Гребенникова (1997); б – разборный улей Бутлерова (Ульи, их конструкции..., 2022); в – отель «Дикая пчела» (Müller, 2018); г, д – искусственные приманочные конструкции, использованные в наших исследованиях; е – схема приманочной конструкции: деревянный корпус (1), перегородки, разделяющие корпус на секции (2), водонепроницаемая кровля (3), материалы-наполнители для привлечения и аккумуляции энтомофагов *Chrysopa* (4).

Устройства для привлечения пчел и ос (Hymenoptera) заполняются различными материалами, но такие материалы могут быть не достаточно привлекательными (не подходят по размеру, диаметру пустот и конфигурации) для определенных видов насекомых. Поскольку наличие гнездования играет роль в структурировании пчелиных сообществ, мы рассудили, что использование, созданных руками человека, конструкций может быть полезным инструментом для изучения не только пчелиных сообществ, но и для поддержания и увеличения популяции таких видов полезных насекомых, как златоглазки. Большое преимущество искусственных конструкций заключается в том, что метод позволяет нам внимательно изучать трофические взаимодействия видов, и легко их количественно и качественно определять. Искусственные конструкции способствуют популяризации методов количественной экологии, биоиндикационных исследований и трофических взаимодействий. Взаимодействия, поддающиеся количественной оценке, делают искусственные конструкции многообещающим инструментом для исследований в области экологии насекомых, их эволюции и биологической защиты растений (Barthell, 1998; Иванов и др., 2005; Potts, 2005; Lowry, 2013; Ivanov et al. 1019).

Результатом применения предлагаемого метода привлечения златоглазок для зимовки в искусственные конструкции является усиление естественной биологической защиты растений, за счет реализации возможности концентрации энтомофагов в соответствующих агроценозах. Метод привлечения и аккумуляции энтомофагов дает возможность их переноса (в состоянии диапаузы) в сады, поля, в теплицы и в лаборатории искусственного разведения (для обновления маточного материала). Преимущество метода сбора и концентрации насекомых-энтомофагов с помощью искусственных конструкций (в отличие от энтомологического сачка, световых ловушек и др.) состоит в том, что насекомые находятся в состоянии диапаузы и сохраняют высокую жизнеспособность при транспортировке и дальнейшем использовании. Данный метод может быть использован при изучении биологических и экологических особенностей энтомофагов различных видов, а также для проведения исследований, направленных на усовершенствование искусственных конструкций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Специально разработанные искусственные приманочные конструкции, предназначенные для привлечения и аккумуляции энтомофагов из рода *Chrysopa* с целью обеспечения их благополучной зимовки, показали достаточно высокую эффективность в отношении привлечения природных видов златоглазок.

Основными факторами, оказывающими влияние на число особей златоглазок, привлеченных на зимовку, являются:

а) ориентация конструкции по странам света – подавляющее большинство златоглазок выбирают для зимовки конструкции, направленные на юг, в хорошо освещенных местах (86 %);

б) характер агрономических защитных мероприятий – конструкции в агроценозах с экологически дружественной защитой растений привлекли максимальное количество златоглазок на зимовку (98 %);

в) особенности состава и структуры материалов-наполнителей – материалами, которые продемонстрировали наилучшие результаты в привлечении златоглазок на зимовку оказались: скорлупа грецкого ореха и отрезки стеблей ревеня.

Использование искусственных конструкций для обеспечения благополучной зимовки энтомофагов позволяет осуществить их последующую концентрацию на определенных участках агроценозов и таким образом использование как метод биологической защиты растений.

Исследования проведены в рамках проекта Государственной Программы 20.80009.5107.27 «Разработка альтернативных методов, основанных на применении экологически безопасных средств и приемов, для контроля вредных членистоногих в различных агроценозах», финансируемой Национальным Агентством по Исследованиям и Развитию.

Список литературы

Амолин А. В. Роль Донецкого Ботанического сада в сохранении редких и практически значимых видов пчел и ос // Материалы научной конференции с международным участием, посвященной 55-летию Донецкого ботанического сада. – Донецк. – 2019. – С. 15–20.

Амолин А. В., Кузичева Н. Н. Опыт разведения пчелы *Osmia cornuta* (Latreille, 1805) (Hymenoptera: Megachilidae) в Донбассе для опыления плодовых культур // Сборник статей IV Международной научно-практической конференции, посвященной памяти Александра Михайловича Терёшкина, Минск. – 2021. – С. 50–59.

Белякова Н. А., Поликарпова Ю. Б., Козлова Е. Г., Красавина Л. П. Сетчатокрылые насекомые-энтомофаги для защиты семенного картофеля от тлей-переносчиков вирусов // Вестник защиты растений. – 2017. – Т. 4, № 94. – С. 57–63.

- Воронин К. Е., Пукинская Г. А., Воронина Э. Г., Максимова Н. Л., Зубков А. Ф. Биоценогическая роль афидофагов и энтомофтороза в агроэкосистемах // Вестник защиты растений. – 2000. – № 3. – С. 3–12.
- Гребенников В. С. Мой мир. – Советская Сибирь, 1997. – 350 с.
- Иванов С. П. Дикie пчелы – опылители люцерны в Крыму (фауна, экология, искусственное разведение): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев: Институт зоологии АНУ, 1992. – 20 с.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю., Фатерыга А. В. Поддержка популяций диких пчел-мегахилид (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) в местах естественного гнездования // Фальцфейновские чтения (Сб. научн. работ). – Херсон, 2005. – Т. 1. – С. 209–213.
- Иванов С. П. Методы изучения биологии и экологии диких пчел в природе и лаборатории. Часть 1. – Симферополь: ТНУ, 2011. – 92 с.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю., Гауль А. М. А. Влияние конструктивных особенностей ульев Фабра на их привлекательность для пчел-осмий: *Osmia bicornis* (L.) и *O. cornuta* (Latr.) (Apoidea, Megachilidae). Сообщение I. Устройство лицевой стороны улья // Экосистемы. – 2018 – Вып. 13. – С. 68–79.
- Иванов С. П., Жидков В. Ю., Гауль А. М. А. Влияние конструктивных особенностей ульев Фабра на их привлекательность для пчел-осмий *Osmia bicornis* (L.) и *O. cornuta* (Latr.) (Apoidea, Megachilidae). Сообщение II. Ориентация в пространстве и затенение гнездовых полостей // Экосистемы. – 2018а. – Вып. 16. – С. 99–109.
- Паршин А. Отель для полезных насекомых — простой способ защитить сад от вредителей. IV Фестиваль исторических садов в «Царицыне», главный портал ботанических садов России. – 2021. – <https://botsady.ru/advice/1612181261-otel-dlya-poleznyh-nasekomyh-prostoy-sposob-zaschitit-sad-otvrediteley.html> (просмотрено 04.09.2022)
- Малышев С. И. Дикie опылители на службе человека. – М.–Л.: Наука, 1963. – 68 с.
- Тряпицын В. А. Паразиты и хищники сельскохозяйственных культур. – Л.: Колос. – 1982. – 253 с.
- Ульи, их конструкции и чертежи (улей Бутлерова) [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://medvkostrome.ru/dla-pchelovoda/construction_hives/ulei-butlerova/ (просмотрено 18.08.2022)
- Ченикалова Е. В., Черкашин В. Н. Пути повышения эффективности природных опылителей при органическом земледелии // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2019. – № 8. – С. 25–29.
- Bohart G. E. Management of wild bees for the pollination of crops // Annual Review of Entomology. – 1972. – Vol. 17. – P. 287–312.
- Barthell J. F., Frankie G. W., Thorp R. W. Invader effects in a community of cavity nesting megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae) // Environmental Entomology. – 1998. – Vol. 27. – P. 240–247.
- Fabre J. H. Souvenirs entomologiques. Etudes sur l'instinct et les moeurs des insectes. T. 3. – Paris: Delagrave, 1891. – 327 p.
- Ivanov S. P., Fateryga A. V., Zhidkov V. Yu. Aculeate Hymenoptera (Hymenoptera, Aculeata) Inhabiting Trap Nests in Crimea // Entomological Review. – 2019. – Vol. 99, N 2. – P. 163–179.
- Krombein K. V. Trap-nesting wasps and bees, lLife Historieshistories, Mestsmests, and Associates associates // Published material, Washington: Smithsonian Inst. Press., – 1967. – 570 p.
- Lowry H., Lill A., Wong B. Behavioural responses of wildlife to urban environments // Biological Reviews. – 2013. – Vol. 88 (3). – P. 537–549.
- Macivor J. Scott Review article. Cavity-nest boxes for solitary bees: a century of design and research // Apidologie. – 2017. – Vol. 48. – P. 311–327. DOI: 10.1007/s13592-016-0477-z
- Müller, C. Patent No: DE 20 2018 000 431 U1 2018.05.03, 84367 Tann, DE, Wildbienenbehausung für Mauerbienen zur Haltung und gezielten Vermehrung. Gebrauchsmusterschrift A01K 47/06. – 2018. – 14 p.
- Pitts-Singer T. L., Cane J. H. The alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata*: The world's most intensively managed solitary bee. // Annual Review of Entomology. – 2011. – Vol. 56. – P. 221–237.
- Potts S. G., Vulliamy B., Roberts S., O'Toole C., Dafni A., Ne'eman G. et al. Role of nesting resources in organizing diverse bee communities in a Mediterranean landscape // Ecological Entomology. – 2005. – Vol. 30. – P. 78–85.
- Tylianakis J. M., Klein A. M., Lozada T., Tschamntke T. Spatial scale of observation affects alpha, beta and gamma diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient // Journal of Biogeography – 2006. – Vol. 33. – P. 1295–1304.

Gladcaia A. A. Application of nest devices for the entomophages (*Chrysopa*, Chrysopidae, Neuroptera) accumulation in agrobiocenoses for biological protection of plants // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 158–166.

The strategy of conservation, activation and accounting of the activities of entomophages means that it is necessary to protect and increase the effectiveness of natural biological agents for the natural regulation of the number of harmful species in nature. Such a strategy can be attributed to one of the types of passive biological protection, in contrast to the active one – releases of artificially bred entomophages in the pest population. There are various methods that increase the activity of entomophages in nature: the limitation of chemical treatments, the overseeding of nectar-bearing plants, the use of special agricultural methods. The availability of safe places for their wintering is of great importance for the entomophage's conservation. In this regard, research were carried out to test the method of biological plant protection by attracting and accumulating entomophages from the genus *Chrysopa* in the agrocenosis during the wintering period in the field as an alternative to their artificial breeding. Artificial structures are collapsible, contain various types of filler materials and do not contain synthetic materials. *Chrysopa* entomophages made up the vast majority (73 %) of the insects wintering in the constructions. The main factors influencing the number of *Chrysopa* entomophages attracted to wintering with the help of artificial bait structures were established: a) the vast majority of lacewings choose south-facing nest structures for wintering in well-lit areas (86 %); b) nesting structures in agrocenoses with environmentally friendly plant protection attracted the maximum number of lacewings for wintering (98 %); c) materials that have shown the best results in attracting lacewings for wintering are walnut shells and rhubarb stalks. The use of artificial bait structures to ensure the entomophage's safe wintering makes it possible to carry out their subsequent concentration in certain areas of agrocenoses and use as biological plant protection agents.

Key words: biological plant protection, nest construction, entomophages, *Chrysopa*.

Поступила в редакцию 15.08.22

Принята к печати 12.09.22

УДК 551.438.222

Динамика развития, палеоэкологические условия и накопление углерода в генезисе олиготрофного болота на Среднерусской возвышенности

Леонова О. А., Волкова Е. М.

*Тульский государственный университет
Тула, Россия
Ya.oly2012@yandex.ru, convallaria@mail.ru*

Олиготрофное болото Клюква (1 га), расположенное в понижении задровых отложений долины Оки в северной части Среднерусской возвышенности, образовалось более 9 тыс. лет назад и является одним из наиболее древних болот этой территории. Реконструкция развития болота по результатам изучения ботанического состава торфа позволила выделить в генезисе болотной экосистемы 2 этапа. Наиболее продолжительным был мезотрофный этап, начавшийся в бореальном периоде и завершившийся в середине субатлантического периода голоцена. Олиготрофный этап в развитии болота является наиболее «молодым» – переход к этому этапу начался примерно 1000 лет назад. Скорость вертикального прироста торфяных отложений в генезисе болота варьировала от 0,15 до 0,9 мм/год, что обусловлено как климатическими показателями голоцена, так и локальными факторами. Вертикальный прирост торфяной залежи способствовал аккумуляции углерода со скоростью, в среднем, 43 г/м²/год. Наиболее интенсивным этот процесс был в атлантическом периоде голоцена, когда аккумуляция углерода достигала 219 г/м²/год. В результате длительного развития болота запасы углерода в торфяной залежи составили 3,24 тонн. Это означает, что олиготрофные болота на южной границе своего распространения, несмотря на небольшие площади, продолжают функционировать как «депо» углерода.

Ключевые слова: болото, генезис, аккумуляция углерода, Среднерусская возвышенность.

ВВЕДЕНИЕ

Болота – природные экосистемы, выполняющие комплекс важнейших биосферных функций. Одной из таких функций является участие болот в биогеохимическом круговороте веществ, что проявляется в депонировании углерода в торфяных отложениях. Пул углерода определяется соотношением между связыванием углекислого газа болотной растительностью в процессе фотосинтеза и эмиссией углекислоты при дыхании растений и разложении органического вещества. По существующим расчетам, болота среди наземных экосистем остаются основным резервуаром накопления углерода (Gorham, 1991; Bridgham et al., 2006; Charman et al., 2009; IPCC, 2013; Ratcliffe, Payne, 2016; Zhang et al., 2018). При этом, наиболее активно этот процесс протекает на болотах таежной зоны северного полушария (Gorham, 1991; Turunen et al., 2002; Ratcliffe et al., 2018) – в торфяных отложениях болот аккумулировано более 30 % запасов почвенного углерода, что обусловлено комплексом природных условий, обеспечивающих высокую продуктивность растительности и низкую скорость разложения растительных остатков (Вомперский, 1994; Dorepaal et al., 2009; Yu et al., 2010; Yu, 2011; Crowther et al., 2016).

Болота в зонах широколиственных лесов и лесостепи Европейской части России, в целом, не вносят существенного вклада в суммарное поглощение углерода заболоченными территориями России, что связано с низкой заболоченностью таких регионов (Сирин, Минаева, 2001). Однако вклад болот разных типов крайне неоднозначен и потому отсутствие сведений об особенностях функционирования болот, сформированных в разных геолого-геоморфологических условиях, не позволяет в полной мере оценить их роль в круговороте углерода (Волкова, 2011; Olchev et al., 2013; Волкова и др., 2017). При этом, важно отметить, что именно на границе зоны широколиственных лесов и лесостепи проходит южная граница распространения олиготрофных болот, являющихся основным «депо» углерода. Выявление

специфики функционирования болот в таких условиях позволит на новом уровне оценить роль болотных экосистем внетаежных регионов в аккумуляции углерода.

Целью данной работы является изучение этапов развития и интенсивности аккумуляции углерода в генезисе олиготрофного болота, расположенного на южной границе зоны широколиственных лесов в Европейской части России, а также оценка запасов углерода в торфяной залежи олиготрофного болота.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом данного исследования явилось олиготрофное болото Клюква (53.834812 с. ш., 36.252488 в. д.), расположенное в центральной части Восточно-Европейской равнины, в северной части Среднерусской возвышенности, в западной части Тульской области (рис. 1). Регион характеризуется умеренно-континентальным климатом. Среднегодовая температура воздуха на метеостанции в Туле составляет +5,5 °С, а количество осадков около 600 мм в год. Зональная растительность представлена хвойно-широколиственными лесами (с участием *Picea abies*, *Pinus sylvestris*).



Рис. 1. Географическое расположение болота Клюква (■) на территории Тульской области

В геологическом строении территории доминируют известняки карбонового возраста, которые залегают близко к поверхности. Это приводит к активным карстовым процессам, в результате чего формируются провалы, способные к заболачиванию.

Болото Клюква образовано в карстово-суффозионном понижении на склоне водораздела по правому берегу реки Ока (Белевский район) и занимает площадь 1 га (Волкова, 2011). Питание осуществляется слабоминерализованными грунтовыми водами и атмосферными осадками, что способствует формированию олиготрофной растительности (рН 2,8–2,9; минерализация 42 мг/л) (Волкова и др., 2017, 2019). В растительном покрове болота доминируют сосново-пушицево-сфагновые сообщества. Древостой формирует *Pinus sylvestris* высотой 10–12 метров. В травяно-кустарничковом ярусе высоким обилием характеризуются *Oxycoccus palustris* и *Eriophorum vaginatum* на микроповышениях (кочках) и *Carex rostrata* в мочажинах и межкочечных понижениях. Моховой покров формируют *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. fallax* (Волкова и др., 2019). Торфяная залежь болота имеет мощность 250 см и подстилается зандровыми песками.

Болото Клюква является уникальным элементом ландшафта региона, что обусловлено не только специфичной растительностью, но и временем возникновения экосистемы. Результаты радиоуглеродного датирования нижних образцов торфяной залежи свидетельствуют о возникновении болота в бореальный период голоцена – 9332±117 лет назад (калиброванный возраст) (Волкова и др., 2020), что позволяет рассматривать болото как репрезентативный объект для реконструкции палеоэкологических условий голоцена на южной границе леса.

Отбор образцов торфа для проведения комплекса биологических и химических исследований проводили в ходе бурения торфяной залежи в наиболее глубокой части болота при помощи торфяного бура конструкции Инсторфа (ныне – Восточно-Европейский институт торфяного дела) (Волкова, 2009). В образцах торфа определяли степень разложения, состав растительных остатков, объемный вес, зольность, кислотность и содержание органического углерода.

Степень разложения торфа (R, %) определяли микроскопическим методом как процент аморфной массы, состоящей из продуктов разложения и тканей без клеточной структуры (Лиштан, Король, 1975). Образцы торфа для анализа растительных остатков (каждые 5–10 см керн) промывали под водой через сито с диаметром ячеек 0,25 мм. Затем остатки растений просматривали под бинокулярным микроскопом и идентифицировали в соответствии с определителями (Домбровская и др., 1959). Содержание остатков растений конкретного вида отражали в процентах от общего объема макрофоссилий в образце.

По результатам анализа растительных остатков во всех образцах торфа была построена стратиграфическая диаграмма ботанического состава торфяной залежи болота Клюква в программе «Cogr» (Кутенков, 2013). На основании этой диаграммы были выделены этапы развития болота. Для каждого этапа характерно одно или несколько палеосообществ, которые названы по доминирующим остаткам видов растений.

Видовой состав палеосообществ отражает экологические особенности болотного биотопа в конкретный временной период. Экологические параметры палеосообществ оценивали на основе результатов ботанического анализа торфа с применением к видовому составу каждого палеосообщества амплитудных шкал Д. Н. Цыганова, а также точечных экологических шкал Г. Элленберга и Э. Ландольта (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977). Для анализа использовали такие параметры, как увлажнение, трофность, богатство биотопов азотом и кислотность.

Для определения «возраста» палеосообществ в образцах торфа с конкретной глубины методом радиоуглеродного датирования в радиоуглеродной лаборатории Института географии РАН определяли содержание C¹⁴. Полученные результаты были откалиброваны с использованием программы Calib 9.0 и калибровочного набора данных Intcal09 (Reimer et al., 2013). На основании полученных результатов была рассчитана скорость вертикального роста торфа (мм/год).

Для каждого образца торфа по профилю торфяной залежи определен объемный вес (Chambers et al., 2011). Для этого образцы влажного торфа размером 1 см³ извлекали из кернов и помещали в металлический бокс, сушили при 105 °С, а затем взвешивали. Влажность торфа также определяли весовым методом. Актуальную кислотность образцов торфа определяли в водной суспензии при помощи рН-метра Combo.

Для определения зольности сухой образец торфа с известной массой сжигали в муфельной печи при температуре 800–820 °С и выдерживали при этой температуре до постоянной массы. Образовавшуюся золу взвешивали. Зольность торфа рассчитывали как отношение массы золы к массе торфа (в %). Долю органического вещества в каждом образце торфа (%) определяли как: 100 % – зольность (%).

Определение содержания углерода (%) в образцах торфа по профилю залежи проводили, зная объемный вес, содержание органического вещества в единице объема торфа, а также массовую долю углерода, полученную с использованием CHNSO-анализатора LECO TruSpec Micro в Институте органической химии им. Н. Д. Зелинского РАН.

Запас углерода в каждом горизонте торфяной залежи рассчитывали, исходя из произведения содержания углерода (%) и объемного веса торфа. Послойное суммирование

запасов в горизонтах залежи позволило определить запас углерода на 1 м² болота, а затем рассчитать запас углерода в торфяной залежи болота в целом (с учетом площади болота).

Для оценки скорости накопления углерода (гС/м²/год) палеосообществами болота Клюква содержание углерода (%) каждого образца торфа умножали на его объемный вес (г/см³) и на соответствующую вертикальную скорость прироста торфа (мм/год) (Tugunen et al., 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты радиоуглеродного датирования показали, что болото Клюква образовалось более 9 тыс. лет назад (табл. 1). Скорость накопления торфа в процессе развития болота варьировала от 0,16 до 0,9 мм/год, что обусловлено, в первую очередь, климатическими условиями, а также антропогенным воздействием на окружающий ландшафт (Novenko et al., 2015).

Таблица 1

Результаты радиоуглеродного анализа образцов торфа болота Клюква и их калиброванные даты

Номер образца	Материал	Глубина, см	Радиоуглеродный возраст, 14С л.н.	Калиброванный возраст (1σ), кал.л.н.
IG RAN 4062	Торф	30–40	1050±70	985 (917–1056)
IG RAN 4064	«	60–70	2400±70	2420 (2346–2495)
IG RAN 4063	«	130–140	4880±70	5620 (5582–5664)
IG RAN 4058	«	220–230	6980±80	7800 (7730–7869)
IG RAN 4049	«	240–250	8140±100	9135 (8992–9273)
IG RAN 4069	Гиттия	265–270	8350±100	9370 (9256–9483)

Результаты ботанического анализа торфяной залежи показали, что в генезисе болота можно выделить 2 этапа: мезотрофный и олиготрофный. Детальный анализ остатков растений в торфе позволил реконструировать динамику растительных сообществ в процессе развития болота (рис. 2). На первой стадии мезотрофного этапа (рис. 2, 1-я стадия) в результате аккумуляции грунтовых и делювиальных вод образовалось палеосообщество гигрофильных трав (*Phragmites australis*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Calamagrostis canescens*, *Comarum palustre*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata* и др.). Среди мхов наиболее высоким обилием характеризовались сфагновые мхи и, особенно, *Sphagnum fallax*, диагностирующий бедное водно-минеральное питание (Волкова и др., 2019). Подстилающие пески способствовали периодическому подсыханию болотного биотопа, что способствовало активному разложению отмерших растительных остатков и обеспечило высокую степень разложения торфа (R=35–50 %). Скорость вертикального прироста торфа на этой стадии составляла 0,9 мм/год (рис. 3), что обусловлено климатическими условиями бореального периода.

На 2-й стадии развития болота (7,5–8 тыс. лет назад) произошло разрастание *Menyanthes trifoliata*, увеличилось обилие сфагновых мхов, отмечено внедрение *Eriophorum* sp., что указывает на продолжающееся обеднение водно-минерального питания и сохранение мезотрофного характера травяно-сфагнового палеосообщества, но при этом свидетельствует о снижении влажности биотопа. Скорость торфообразовательного процесса в таких условиях снизилась до 0,15 мм/год.

Динамика развития, палеоэкологические условия и накопление углерода
в генезисе олиготрофного болота на Среднерусской возвышенности

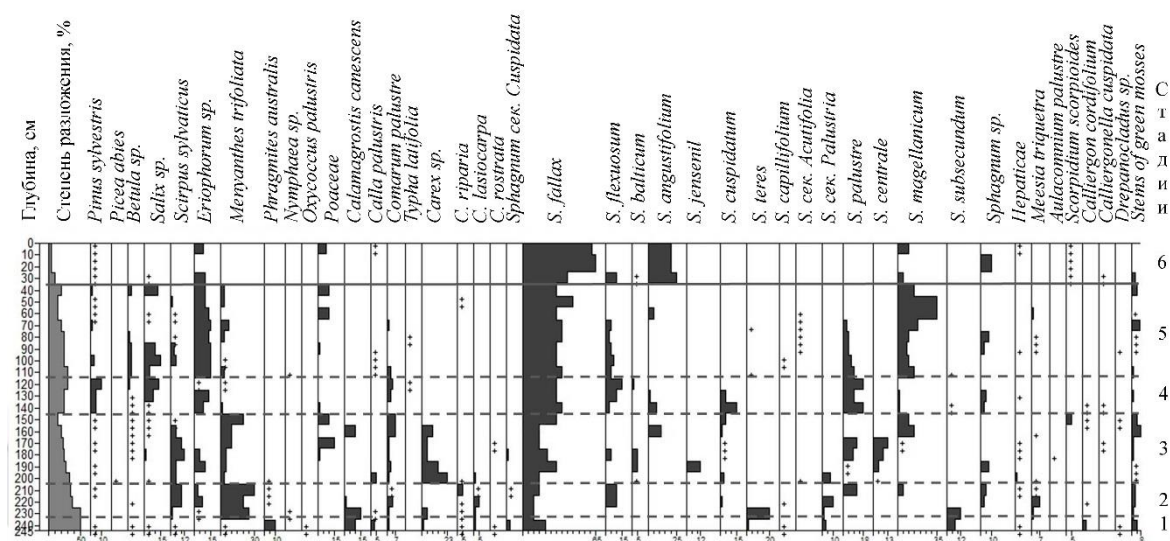


Рис. 2. Стратиграфическая диаграмма и стадии развития болота Клюквя
Мезотрофный этап: 1–3 – травяно-сфагновая; 4 – сфагновая и древесно-сфагновая; 5 – травяно-сфагновая и сфагновая стадии. Олиготрофный этап: 6 – сфагновая стадия.

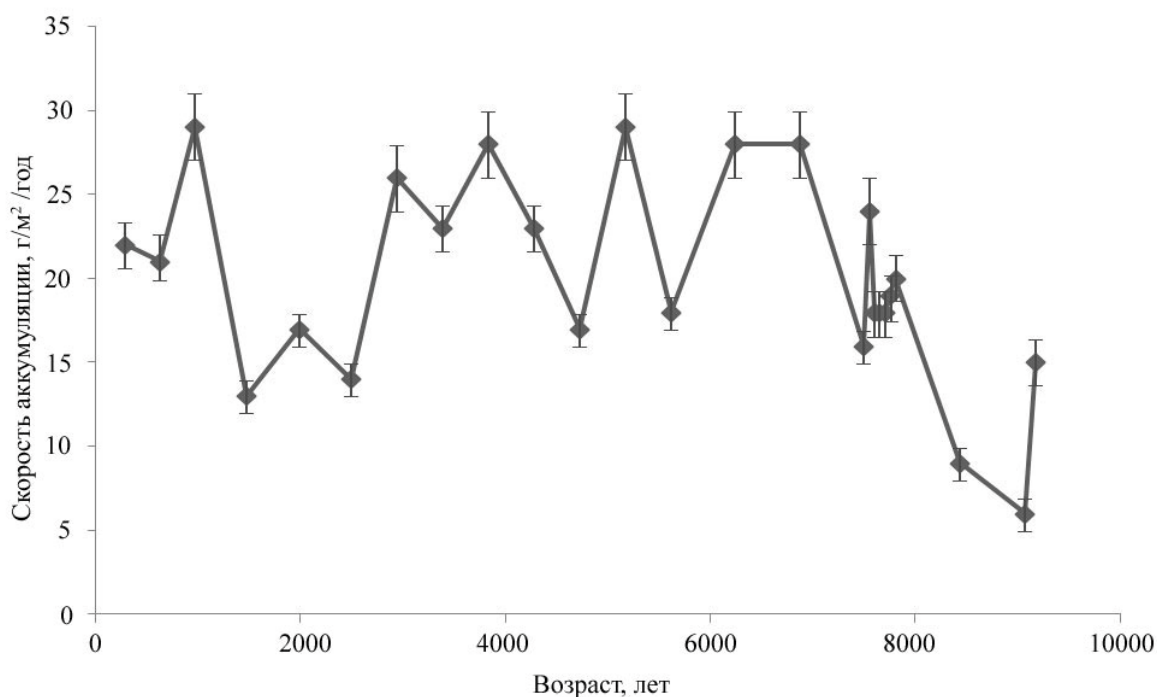


Рис. 3. Скорость аккумуляции углерода в генезисе болота Клюквя

К середине атлантического периода (6,5–7 тыс. лет назад) увеличивается влажность климата (Новенко и др., 2014), что коррелирует со снижением степени разложения торфа (20–25 %) и увеличением интенсивности его вертикального прироста до 0,4 мм/год. В составе палеосообществ увеличивается доля осок, *Sphagnum magellanicum* и *S. fallax*, появляется *S. angustifolium*, а также происходит снижение обилия *Menyanthes trifoliata* и *Scirpus sylvaticus* (рис. 2, 3-я стадия).

В суббореальном периоде (4–5,5 тыс. лет назад) доминирующими в растительном покрове болота Клюквя становятся сфагновые мхи (*Sphagnum fallax*, *S. flexuosum*, и др.)

(рис. 2, 4-я стадия). В этот период комплекс природных условий способствовал снижению уровня грунтовых вод (Novenko, 2015), что привело к повышению степени разложения торфа ($R=25-30\%$) и уменьшению интенсивности торфообразовательного процесса до 0,22 мм/год. В таких условиях на болото начинают вселяться древесные породы (*Pinus sylvestris*, *Betula* sp., *Salix* sp.). Как видно, растительность на данной стадии развития болота представлена сфагновым и древесно-сфагновым палеоценозами.

В конце суббореального – начале субатлантического периода (2,5–3,5 тыс. лет назад) произошло увеличение доли атмосферных осадков, что способствовало разрастанию *Eriophorum* sp., *Sphagnum magellanicum* и *S. fallax* (рис. 2, 5-я стадия). В таких условиях степень разложения торфа снижается ($R=15-20\%$), но скорость вертикального прироста болота существенно не меняется.

Вторая половина субатлантического периода (915–1058 лет назад) характеризуется формированием олиготрофных условий, в которых формируются сфагновые палеосообщества с участием *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fallax*, *Eriophorum* sp. Переход к новому этапу развития сопровождается небольшим увеличением скорости торфообразовательного процесса – 0,3 мм/год.

Таким образом, реконструкция сукцессионного развития палеорастительности болота Клюква, проведенная на основании результатов ботанического состава торфов, позволила восстановить динамику палеосообществ на разных стадиях/этапах развития. Формирование болота началось в конце бореального периода голоцена с мезотрофного этапа, что обусловлено бедностью водно-минерального питания. Переход на атмосферное питание, начавшийся в середине субатлантического периода, диагностирует начало олиготрофного этапа. Как видно, важнейшим фактором развития болота является обеднение водно-минерального питания.

Динамику палеоэкологических показателей в генезисе болота Клюква отражают значения разных экологических шкал (табл. 2).

Таблица 2

Экологические параметры болотных биотопов для разных палеосообществ в генезисе болота Клюква (по результатам применения экологических шкал)

Палеосообщества	Увлажнение			Трофность	Богатство азотом			Кислотность		
	1	2	3	1	1	2	3	1	2	3
Сфагновое	15,8	7,4	4,3	4,4	4,2	2,5	1,8	6,7	2,5	1,9
Травяно-сфагновое и сфагновое	15,8	7,7	4,5	5,0	4,2	3,1	1,9	6,0	3,0	2,0
Сфагновое и древесно-сфагновое	15,8	7,7	4,7	4,6	4,5	3,2	2,0	6,0	2,8	2,0
Травяно-сфагновое	15,9	8,0	4,7	5,4	4,2	3,5	2,3	6,0	3,1	2,4

Примечание к таблице. Экологические шкалы: 1 – Д. Н. Цыганова; 2 – Г. Элленберга; 3 – Э. Ландольта (обозначается в баллах).

Анализ изменения влажности биотопа в генезисе болота Клюква, исходя из значений экологических шкал Д. Н. Цыганова, свидетельствует о стабильности этого параметра в генезисе болота – условия характеризовались как сыро-лесолуговые/болотно-лесолуговые. Применение шкал Э. Ландольта и Г. Элленберга отражает некоторую динамику увлажнения – условия меняются от влажных, что характерно для начальной стадии (травяно-сфагновое палеосообщество) до сырых при переходе к олиготрофному этапу развития болота. В целом,

значения разных шкал характеризуют низкую изменчивость данного параметра. Сделанный вывод подтверждают результаты изучения влажности торфяных образцов по профилю залежи (в среднем, 1808 %, варьируя от 1108 до 3080 %) (рис. 4).

Трофность биотопов также варьирует несущественно, что отражают шкалы Д. Н. Цыганова. В генезисе болота по обеспеченности питательными веществами биотопы следует характеризовать как бедные/небогатые. Однако, для травяно-сфагнового палеосообщества мезотрофного этапа показатели имеют более высокие значения, что диагностирует поступление питательных веществ с делювиальными и грунтовыми водами на ранних стадиях развития болота. При переходе к олиготрофному этапу (сфагновое палеосообщество) показатель снижается, что обусловлено изменением водно-минерального питания биотопа в результате увеличения доли атмосферных осадков.

Особенности водно-минерального питания палеосообществ в генезисе болота можно охарактеризовать по зольности образцов торфа. По профилю торфяной залежи показатели зольности являются низкими (3–9 %). Увеличение значений на глубине 170–190 см до 14 % (рис. 4) коррелирует с наличием в торфах остатков древесных пород, поселение которых стало возможно в суббореальный период (рис. 2, 3-я стадия). Как видно, данные по зольности торфов не коррелируют со значениями экологических шкал, что свидетельствует об ограниченности последних и необходимости применения комплексного подхода к реконструкции условий водно-минерального питания в генезисе болота.

По обеспеченности азотом условия болотных биотопов можно охарактеризовать как бедные или очень бедные. При этом, шкалы Г. Элленберга отражают снижение доступности азотистых соединений по мере накопления торфяных отложений, то есть в генезисе болота биотопы становятся беднее по мере перехода от мезотрофного к олиготрофному этапу. Сходную тенденцию отражают шкалы Э. Ландольта: по обеспеченности азотом болотные биотопы на мезотрофном этапе развития являются бедным, а на олиготрофном этапе – очень бедными. По шкалам Д. Н. Цыганова отличий на разных стадиях/этапах развития болота не обнаружено и условия остаются стабильными (бедные азотом). Это свидетельствует об ограниченности применения шкал Д. Н. Цыганова для выявления динамики обеспеченности биотопов азотом в генезисе болота.

По кислотности биотопы болота являются кислыми или слабокислыми. Применение шкал Г. Элленберга и Э. Ландольта показало, что на протяжении всего развития болота условия следует характеризовать как кислые. Шкалы Д. Н. Цыганова отражают изменение условий биотопов от слабокислых на мезотрофном этапе до кислых – на олиготрофном. Для подтверждения выявленных закономерностей изменения кислотности биотопов в генезисе болота была изучена кислотность водных вытяжек из торфяных образцов по профилю залежи. Полученные значения pH варьируют в пределах 2,4–3,4 (табл. 2), что диагностирует торфа (и, соответственно, палеоусловия) как мезо- и олиготрофные.

Таким образом, развитие болота Клюква проходило в бедных условиях водно-минерального питания. На ранних этапах генезиса питание более минерализованными водами обеспечило произрастание как мезотрофных, так и эвтрофных видов. Дальнейшее обеднение водно-минерального питания болота способствовало переходу от мезотрофного к олиготрофному этапу развития. Применение экологических шкал Д. Н. Цыганова, Г. Элленберга и Э. Ландольта отражает общий характер изменчивости условий биотопов. Наиболее детально изменение трофности характеризуют шкалы Д. Н. Цыганова, а обеспеченность азотом – шкалы Г. Элленберга.

Палеосообщества в разных экологических условиях с разной интенсивностью депонировали атмосферный углерод в органическом веществе. Для определения запасов и динамики накопления углерода в генезисе болота Клюква проведено определение содержания органического вещества и объемного веса образцов торфа по профилю залежи (рис. 4). Результаты показали, что объемный вес варьирует от 0,14 до 0,53 г/см³ и, в среднем, составляет 0,26 г/см³. Максимальные значения характерны для торфов с наиболее высокой долей древесных остатков, залегающих на глубине 90–120 см (R=25–30 %). В единице объема торфа (1 см³) доля органического вещества варьирует от 85,7 до 97 %. При этом, массовая

доля углерода в торфах составляет 44–58 % (по результатам элементного анализа). Расчет содержания углерода в торфах по профилю залежи болота показал, что данный параметр варьирует от 41 % до 57 % (рис. 4). При этом, наиболее низкие значения (41–43 %) свойственны верховым торфам, которые характеризуются высокой долей сфагновых мхов, низкой степенью разложения и минимальными значениями объемного веса. Увеличение содержания углерода до 57 % характерно для переходных торфов с высокой долей древесных остатков (130–140 см).

Определение запасов углерода в образцах по профилю торфяной залежи болота Клюква показало, что в каждом десятисантиметровом слое содержится, в среднем, 13 кгС/м². В самом нижнем горизонте запасы углерода составили 12,6 кг/м². Наиболее высокие значения (29–51 кгС/м²) характерны для сфагнового и древесно-сфагнового переходных торфов (глубины 90–100 и 200–210 см), что отражает функционирование соответствующих палеосообществ в суббореальном периоде.

Общий запас углерода на 1 кв. метре болота составляет 324,8 кг. По данному показателю функционирование болота Клюква не имеет существенных отличий от болот бореальной зоны (Holmquist et al., 2014). В целом, болото Клюква, имеющее площадь 1 га, содержит около 3,24 тыс. тонн углерода. В общих запасах аккумулированного углерода такие показатели невелики (Инишева, Головацкая, 2002; Hribljan et al., 2014; Бабилов, Кобак, 2016), однако они свидетельствуют о том, что олиготрофные болота на южной границе распространения в Европейской России продолжают функционировать как «депо» углерода. Изучение интенсивности аккумуляции углерода в генезисе болота показало, что по мере вертикального прироста торфа, начиная с бореального периода голоцена, происходило накопление углерода со средней скоростью 43,8 г/м²/год (рис. 4).

На начальной стадии развития болота (более 9000 кал. лет назад) скорость торфонакопления была максимальна – 0,9 мм/год. Это обеспечило аккумуляцию углерода со скоростью 113 г/м²/год мезотрофными травяно-сфагновыми палеоценозами (рис. 4). Согласно Е. Новенко (2015), климат в этот период был холоднее, чем сегодня, что, наряду с интенсивным увлажнением и достаточно богатым водно-минеральным питанием, способствовало активному депонированию углерода в торфе. Столь высокие показатели отмечены и на болотах Западной Сибири, особенно – в пребореальном и бореальном периодах, когда скорость аккумуляции углерода достигала 70–137 г/м²/год (Лапшина, 2002; Инишева, 2012).

Позднее, скорость прироста торфа снижается до 0,16 мм/год и интенсивность аккумуляции углерода составляет 13–17 г/м²/год. Это коррелирует с тем, что примерно 8000 кал. лет назад показатели среднегодовых температур увеличились (Novenko et al., 2015), что усилило разложение торфа и снизило скорость депонирования углерода.

Примерно 7000 лет назад в атлантический период, являющийся климатическим оптимумом голоцена, скорость вертикального прироста торфа увеличивается до 0,43 мм/год, что обусловлено увеличением влажности болотного биотопа, разрастанием сфагновых мхов и снижением степени разложения отмерших растительных остатков. Это сопровождалось увеличением аккумуляции углерода в торфяных залежах до 219 г/м²/год.

В суббореальном периоде состоянии окружающих болото ландшафтов существенно меняется, что связано как с климатическими изменениями (климат стал теплее и суше), так и с деятельностью человека. Снижение влажности болотного биотопа и увеличение зольности древесно-сфагнового торфа свидетельствуют не только о локальных гидрологических изменениях, но и о распашке прилегающих земель и усилении эрозионного стока на болото (Novenko et al., 2015, 2017). Увеличение аэрации и трофности биотопа способствовало произрастанию на болоте древесных пород. Аккумуляция углерода в таком древесно-сфагновом палеосообществе происходила со скоростью 21–48 г/м²/год. Восстановление гидрологического режима и формирование сфагновых палеосообществ существенно не изменило интенсивность депонирования углерода. По этой причине максимальные значения скорости аккумуляции и запасов углерода в залежи отмечены для торфа, образовавшегося в этот период 2420–5620 лет назад.

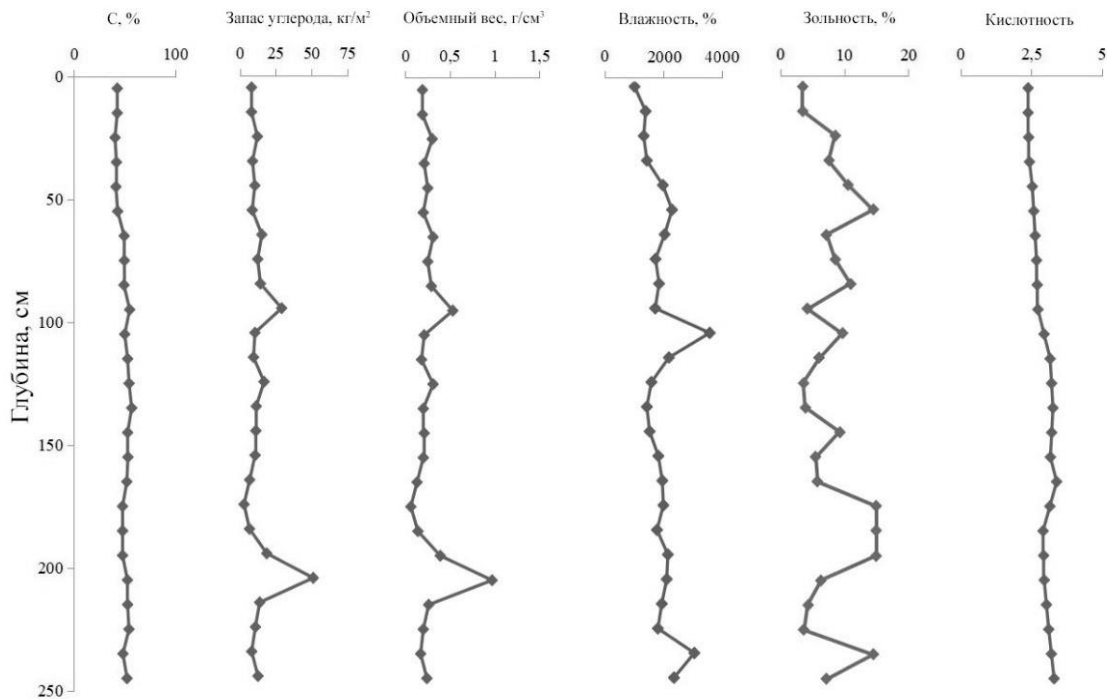


Рис. 4. Водно-физические и химические параметры торфов по профилю залежи болота Клюква

В начале субатлантического периода происходит снижение скорости накопления углерода до 16–20 г/м²/год, что обусловлено обеднением водно-минерального питания в результате увеличения доли атмосферных осадков. Доминирование сфагновых мхов и их низкая степень разложения обеспечивают формирование торфа с минимальным объемным весом. Во второй половине субатлантического периода (примерно 1000 лет назад) показатели стали возрастать, что коррелирует с увеличением скорости торфонакопления до 0,3 мм/год и приводит к накоплению углерода со скоростью 24 г/м²/год. Данная тенденция подтверждается и другими исследователями (Васильев, 2000; Лисс и др., 2001; Лапшина, 2004).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе развития олиготрофного болота Клюква расположенного в понижении задровых отложений долины Оки в северной части Среднерусской возвышенности, нами выделено 2 этапа. Наиболее продолжительным был мезотрофный этап, представленный травяно-сфагновыми, древесно-сфагновыми и сфагновыми палеоценозами. Их формирование началось в бореальном периоде и завершилось в середине субатлантического периода голоцена. Вертикальный прирост торфа на этом этапе составлял в среднем 0,34 мм/год – это способствовало аккумуляции углерода палеосообществами со скоростью 43,8 г/м²/год. Наиболее активно депонирование углерода протекало в суббореальном периоде голоцена, что обусловлено формированием древесно-сфагновых палеоценозов под действием комплекса локальных факторов. В целом, развитие болота на мезотрофном этапе обеспечило 77,7 % запасов углерода в торфяной залежи.

Переход к олиготрофному этапу развития болота начался в середине субатлантического периода и сопровождался обеднением водно-минерального питания, доминированием в составе палеорастительности сфагновых мхов и формированием более кислых условий. Скорость прироста торфа составила на этом этапе в среднем 0,25 мм/год. Интенсивность накопления углерода сфагновыми палеосообществами составила 24 г/м²/год.

Полученные результаты показали, что в генезисе олиготрофного болота Клюква депонирование углерода протекало с разной скоростью, что обусловлено характером палеорастительности, формирование которой зависит в первую очередь от климатических условий голоцена, оказывающих влияние на гидрологический режим болота и окружающих его территорий. Продолжительность развития болота Клюква и выявленные достаточно высокие темпы аккумуляции углерода означают, что олиготрофные болота на южной границе своего распространения продолжают функционировать как «депо» углерода и играют важную роль в углеродном обмене с атмосферой.

Список литературы

- Бабилов Б. В., Кобак К. И. Поглощение атмосферного углекислого газа болотными экосистемами территории России в голоцене. Проблемы заболачивания // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2016. – № 1. – С. 9–36.
- Васильев С. В. Скорость торфонакопления в Западной Сибири // Динамика болотных экосистем Северной Евразии в голоцене. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. – С. 56–59.
- Волкова Е. М. Методы изучения болотных экосистем. – Тула, 2009. – 5 с.
- Волкова Е. М. Пойменные болота северо-востока Среднерусской возвышенности // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 4. – С. 503–514.
- Волкова Е. М., Акатова Е. В., Бойкова О. И., Хлытин Н. В. Химические и микробиологические аспекты торфообразовательного процесса на карстовых болотах Тульской области // Известия Тульского государственного университета. Науки о Земле. – 2019. – № 2. – С. 3–15.
- Волкова Е. М., Новенко Е. Ю., Носова М. Б., Зацаринная Д. В. Динамика развития водораздельных болот на южной границе леса в Европейской России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2017. – Т. 122, № 1. – С. 47–59.
- Волкова Е. М., Новенко Е. Ю., Юрковская Т. К. Возраст болот Среднерусской возвышенности // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2020. – № 84 (4). – С. 551–561.
- Волкова Е. М., Ольчев А. В., Каратаева Т. А., Новенко Е. Ю. Оценка вклада растительных сообществ водораздельных карстово-суффозионных болот в CO₂-обмен // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти 16–22 сентября, 2013 г.). Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти, Кассандра, 2013. – Т. 2. – С. 181–182.
- Вомперский С. Э. Роль болот в круговороте углерода // Биогеоэкологические особенности болот и их рациональное использование. М., Наука, 1994. – С. 5–37.
- Домбровская А. В., Коренева М. М., Тюремнов С. Н. Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. Москва, 1959. – 137 с.
- Инишева Л. И., Головацкая Е. А. Элементы углеродного баланса олиготрофных болот // Экология. – 2002. – № 4. – С. 261–266.
- Инишева Л. И., Сергеева М. А., Смирнов О. Н. Депонирование и эмиссия углерода болотами Западной Сибири // Научный диалог. Естественные науки и экология. – 2012. – № 7. – С. 61–74.
- Кутенков С. А. Компьютерная программа для построения стратиграфических диаграмм состава торфа «Коррі» // Труды КарНЦ РАН. Серия экологические исследования. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. – № 6. – С. 171–176.
- Лапшина Е. Д. Болота юго-востока Западной Сибири: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Томск, 2004. – 512 с.
- Лапшина Е. Д., Мульдьяров Е. Я. Основные этапы развития Большого Васюганского болота // Большое Васюганское болото. Современное состояние и процессы развития. – Томск, 2002. – С. 36–44.
- Лисс О. Л., Абрамова Л. И., Аветов Н. А. и др. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. – Тула: Гриф и К, 2001. – 584 с.
- Лиштван И. И., Король Н. Т. Основные свойства торфа и методы их определения. – Минск, 1975. – 320 с.
- Новенко Е. Ю., Цыганов А. Н., Волкова Е. М., Бабешко К. В., Мазей Ю. А. Динамика ландшафтов и климата на северо-западе Среднерусской возвышенности в голоцене // Вестник Московского университета. Серия 5. География. – 2014. – № 6. – С. 24–31.
- Сирин А. А., Минаева Т. Ю., Новиков С. М., и др. Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации / [Под ред. А. А. Сирина и Т. Ю. Минаевой]. Москва: Геос. – 2001. – 190 с.
- Bridgman S. D., Megonigal J. P., Keller J. K., Bliss N. B. and Trettin C. The carbon balance of North American wetlands // Wetlands. – 2006. – Vol. 26 (4). – pp. 889–916.
- Chambers F. M., Beilman D. W. and Yu Z. Methods for determining peat humification and for quantifying peat bulk density, organic matter and carbon content for palaeostudies of climate and peatland carbon dynamics // Mires and Peat. – 2011. – Vol. 7 (07). – pp. 1–10.
- Charman D. J., Barber K. E., Blaauw M., Langdon P. G., Mauquoy D., Daley T. J., Hughes P. D. M. and Karofeld Climate drivers for peatland palaeoclimate records // Quaternary Science Reviews. – 2009. – Vol. 28. – pp. 1811–1818.

- Crowther T. W. et. al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming // *Nature*. – 2016. – Vol. 540. – pp. 104–108.
- Dorrepaal E., Toet S., van Logtestijn R. S. P., Swart E., van de Weg M. J., Callaghan T. V., Aerts R. Carbon respiration from subsurface peat accelerated by climate warming in the subarctic // *Nature*. – 2009. – Vol. 460. – pp. 616–619.
- Ellenberg, H. *Ziegerwerte der Gefaspflanzen Mitteleuropas* // *Scripta geobotanica*. Göttingen. – 1974. – Vol. 9. – 197 p.
- Gorham E. Northern peatlands role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming // *Ecological Applications*. – 1991. – Vol. 1. – pp. 182–195.
- Holmquist J. R., MacDonald G. M., Gallego-Sala A. Peatland Initiation, Carbon Accumulation, and 2 ka Depth in the James Bay Lowland and Adjacent Regions // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2014. – Vol. 46. – pp. 19–39.
- Hribljan J. A., Cooper D. J., Sueltenfuss J., Wolf E. C., Heckman K. A., Lilleskov E. A., Chimner R. A. Carbon storage and long-term rate of accumulation in high-altitude Andean peatlands of Bolivia // *Mires and Peat*. – 2015. – Vol. 15(12). – pp. 1–14.
- IPCC. Summary for policymakers Climate Change: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Cambridge: Cambridge University Press). – 2013. – p. 33.
- Landolt, E. *Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora* // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich*. – 1977. – H. 64. – pp. 1–208.
- Lishtvan I. I., Korol N. T. Main features of peat and methods of identification (Minsk: Nauka i Technika). – 1975. – 319 p.
- Novenko E. Yu., Zyuganova I. S., Volkova E. M., Dyuzhova K. V. A 7000-year pollen and plant macrofossil record from the Mid-Russian Upland, European Russia: Vegetation history and human impact // *Quaternary International*. – 2017. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.11.025>
- Novenko E., Tsyganov A., Volkova E., Babeshko K., Lavrentiev N., Payne R. and Mazei Yu. The Holocene palaeoenvironmental history of Central European Russia reconstructed from pollen, plant macrofossil and testate amoeba analyses of the Klukva peatland, Tula region // *Quaternary Research*. – 2015. – Vol. 83. – pp. 459–468.
- Olchev A., Volkova E., Karataeva T., Novenko E. Growing season variability of net ecosystem CO₂ exchange and evapotranspiration of a sphagnum mire in the broad-leaved forest zone of European Russia // *Environmental Research Letters*. – 2013. – Vol. 8 (3). P.035051 (doi:10.1088/1748-9326/8/3/035051)
- Ratcliffe J., Andersen R., Anderson R., Newton A., Campbell D., Mauquoy D. and Payne R. Contemporary carbon fluxes do not reflect the long-term carbon balance for an Atlantic blanket bog // *Holocene*. – 2018. – Vol. 28 (1). – pp. 140–149.
- Ratcliffe J., Payne R. J. Palaeoecological studies as a source of peat depth data: A discussion and data compilation for Scotland // *Mires and Peat*. – 2016. – Vol. 18 (13). – pp. 1–7.
- Reimer P. J., Bard E., Bayliss A., Beck J. W., Blackwell P. G., Bronk Ramsey C., Buck C. E., Cheng H., Edwards R. L., Friedrich M., Grootes P. M., Guilderson T. P., Haflidason H., Hajdas I., Hatte C., Heaton T. J., Hoffmann D. L., Hogg A. G., Hughen K. A., Kaiser K. F., Kromer B., Manning S. W., Niu M., Reimer W., Richards D. A., Scott E. M., Southon J. R., Staff R. A., Turney C. S. M. and van der Plicht J. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves, 0–50,000 Years cal BP // *Radiocarbon*. – 2013. – Vol. 55. – pp. 1869–1887.
- Turunen J. Past and present carbon accumulation in undisturbed boreal and subarctic mires: A review // *Suo*. – 2003. – Vol. 54 (1). – pp. 15–28.
- Turunen J., Tomppo E., Tolonen K. and Reinikainen A. Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland – application to boreal and subarctic regions // *Holocene*. – 2002. – Vol. 12. – pp. 69–80.
- Yu Z. Holocene carbon flux histories of the world's peatlands: Global carbon-cycle implications // *The Holocene*. – 2011. – Vol. 21 (5). – pp. 761–74.
- Yu Z., Loisel J., Brosseau D. P., Beilman D. W. and Hunt S. J. Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum // *Geophysical Research Letters*. – 2010. Vol. 37 (13). – pp. 1–5.
- Zhang H., Gallego-Sala A. V., Amesbury M. J., Charman D. J., Piilo S. R., Väiranta M. M. Inconsistent Response of Arctic Permafrost Peatland Carbon Accumulation to Warm Climate Phases // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2018. – Vol. 32. – pp. 1605–1620.

Leonova O. A., Volkova E. M. Dynamics of Development, Paleocological Conditions, and Carbon Accumulation in the Genesis of the Raised Bog on the Central Russian Upland // Ekosistemy. 2022. Iss. 30. P. 167–178.

The raised bog Klukva (1 ha) located on the depression of fluvio-glacial deposits of the Oka river valley in the northern part of the Middle-Russian Upland. The bog was formed more 9000 cal years BP and now it is oldest peatland of the area. The reconstruction of the bog development based on microfossil analyses allowed to distinguish two stages in the ecosystem genesis. The mesotrophic stage, which began in the Boreal period of Holocene and ended in the middle of Subatlantic period was the longest one. The oligotrophic stage is the "youngest" in the bog development as the transition to this stage began about 1000 years ago. The rate of vertical growth of peat deposits in the bog genesis varied from 0.15 to 0.9 mm/year due to both Holocene climatic conditions and local factors. The vertical growth of the peat deposit contributed to the carbon accumulation at the average rate of 43 g/m²/year. This process was the most intense at the Atlantic period of Holocene, when the carbon accumulation reached 219 g/m²/year. As a result of the long-term development of the bog, the carbon reserves in the peat deposit amounted to 3.24 tons. It means that raised bogs on the southern border of their distribution, continue to function as a "depot" of carbon despite their small areas.

Key words: bogs, genesis, carbon accumulation, Central Russian Upland.

*Поступила в редакцию 24.06.22
Принята к печати 01.08.22*

СОДЕРЖАНИЕ

Болгачева Н. А., Лисицкая Е. В., Ревков Н. К., Подзорова Д. В. Полихеты в бентосе Каркинитского залива (Чёрное море, северо-западная часть).....	5
Евстигнеева И. К., Танковская И. Н., Евстигнеев В. П. Макрофитобентос памятника природы регионального значения «Прибрежный аквальный комплекс у Херсонеса Таврического»	22
Магомедова М. А. Эндемики флоры каменистых обнажений Дахадаевского района Внутригорного Дагестана	38
Иванова А. В., Аристова М. А., Костина Н. В. Зависимость таксономических параметров флоры от размера выборки для Иргизского физико-географического района	52
Сытников Д. М., Кучерик Г. В. Структура и физиологическое состояние тканей хвоща полевого	64
Копий В. Г., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А., Подзорова Д. В., Ковалёва М. А. Макрозообентос мелководья Керченского пролива и прибрежной зоны Таманского полуострова (Азово-Черноморский бассейн).....	69
Омельяненко Т. З., Багрикова Н. А. Морфологическая изменчивость <i>Ambrosia artemisiifolia</i> в условиях Предгорного Крыма.....	84
Иванова М. И., Бухаров А. Ф., Кашлева А. И., Еремина Н. А. Особенности реализации семенной продуктивности лука стебельчатого <i>Allium stipitatum</i> Regel при интродукции в Московской области	95
Корнийчук Ю. М. Церкарии трематоды <i>Helicometra fasciata</i> (Rud., 1819) sensu stricto (Trematoda: Oprescoelidae): морфология, поведение	106
Лисицкая Е. В., Щуров С. В. Периоды встречаемости личинок <i>Amphibalanus improvisus</i> (Cirripedia: Thoracica) в акватории морской фермы (Черное море, Севастополь).....	114
Бескаравайный М. М., Гирагосов В. Е., Гринченко А. Б. Изменения миграционных характеристик некоторых видов орнитофауны Крыма в условиях потепления климата	122
Петров Т. А., Максимова Д. А., Марченкова Т. В., Дарман Ю. А. Оценка состояния популяционных группировок копытных животных заповедника «Кедровая падь» на основании данных фотомониторинга	138
Гамм Т. А., Гривко Е. В. Формирование состава микроэлементов в окружающей среде на месторождении Левобережное в Домбаровском рудном районе (восточное Оренбуржье).....	151
Гладкая А. А. Применение искусственных конструкций для аккумуляции энтомофагов (<i>Chrysopa</i> , Chrysopidae, Neuroptera) в агробиоценозе для биологической защиты растений.....	158
Леонова О. А., Волкова Е. М. Динамика развития, палеоэкологические условия и накопление углерода в генезисе олиготрофного болота на Среднерусской возвышенности.....	167

CONTENT

Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Revkov N. K., Podzorova D. V. Polychaetes in benthos of Karkinit Bay, northwestern Black Sea	5
Evstigneeva I. K., Tankovskaya I. N., Evstigneev V. P. Macrophytobenthos of the regional natural monument “Coastal aquatic complex near Tauric Chersoneses”	22
Magomedova M. A. Endemic flora of rocky outcrops of the local territory of Intramountainous Dagestan	38
Ivanova A. V., Aristova M. A., Kostina N. V. Dependence of taxonomic parameters of flora on sample size for the Irgiz physical-geographic region	52
Sytnikov D. M., Kucherik G. V. Structure and physiological state of field horsetail tissues.....	64
Kopiy V. G., Bondarenko L. V., Timofeev V. A., Podzorova D. V., Kovaleva M. A. Macrozoobenthos of the shallow waters of the Kerch Strait and coastal waters of the Taman Peninsula (Azov-Black Sea basin).....	69
Omelyanenko T. Z., Bagrikova N. A. Morphological variability of <i>Ambrosia artemisiifolia</i> in the Foothill Crimea.....	84
Ivanova M. I., Bukharov A. F., Kashleva A. I., Eremina N. A. Peculiarities of realization of seed productivity of <i>Allium stipitatum</i> Regel during introduction in Moscow region.....	95
Kornyychuk Yu. M. The cercariae of <i>Helicometra fasciata</i> (Rud., 1819) sensu stricto (Trematoda: Opecoelidae): morphology and behavior.....	106
Lisitskaya E. V., Shchurov S. V. Periods of occurrence of larvae of the <i>Amphibalanus improvisus</i> (Cirripedia: Thoracica) in the water area of a marine farm (Sevastopol, the Black Sea).....	114
Beskaravayny M. M., Giragosov V. E., Grinchenko A. B. Changes in the migratory characteristics of some species of the Crimean avifauna under conditions of climate warming....	122
Petrov T. A., Maksimova D. A., Marchenkova T. V., Darman Y. A. Assessment of ungulate populations in Kedrovaya Pad Nature Reserve, based on photomonitoring data.....	138
Gamm T. A., Grivko E. V. Formation of trace-element composition in the environment in the Levoberezhnoye deposit of the Dombrovsky ore district (eastern Orenburg region).....	151
Gladcaia A. A. Application of nest devices for the entomophages (<i>Chrysopa</i> , Chrysopidae, Neuroptera) accumulation in agrobiocenosis for biological protection of plants.....	158
Leonova O. A., Volkova E. M. Dynamics of Development, Paleoecological Conditions, and Carbon Accumulation in the Genesis of the Raised Bog on the Central Russian Upland.....	167