

БЮЛЛЕТЕНЬ  
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА  
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 117, вып. 6 **2012** Ноябрь – Декабрь

Выходит 6 раз в год

---

---

BULLETIN  
OF MOSCOW SOCIETY  
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 117, part 6 **2012** November – December

There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

<i>Харадов А.В., Кустарева Л.А.</i> Животные корма в питании ондатры <i>Ondatra zibethicus</i> (L.) .....	3
<i>Томкович П.С., Соловьев М.Ю.</i> Долгосрочные изменения обилия некоторых видов птиц на севере Колючинской губы (Чукотский полуостров) .....	11
<i>Свиридова Т.В., Гринченко О.С.</i> Гнездование кулика-сороки в сельскохозяйственных угодьях северо-востока Московской области .....	21
<i>Максимов С.А., Марущак В.Н.</i> К вопросу о механизме массовых размножений шелкопряда-монашенки <i>Lymantria monacha</i> (Lepidoptera, Lymantriidae) в Центральной России .....	25
<i>Маслова О.О., Негрбов О.П., Селиванова О.В.</i> Новые данные по систематике и фауне видов рода <i>Dolichopus</i> Latreille, 1797 (Diptera, Dolichopodidae) .....	34
<i>Григорьева О.В., Черданцев В.Г.</i> О роли внутрииндивидуальной изменчивости в морфологической эволюции растений рода <i>Draba</i> L. ....	38
<i>Рец Е.П.</i> Растительный покров речных долин среднего Приамурья (Хинганский заповедник) .....	58
<i>Флористические заметки</i> .....	70
Содержание тома 117, 2012 .....	85

**Biological series**  
**Volume 117. Part 6**  
**2012**

C O N T E N T S

<i>Kharadov A.V., Kustareva L.A.</i> Animal feeds in muskrats beaver feeding <i>Ondatra zibehiticus</i> . . . . .	3
<i>Tomkovich P.S., Soloviev M.Y.</i> Long-Term Changes in Abundance of Some Bird Species in the North of Kolyuchinskaya Bay, Chukotsky Peninsula . . . . .	11
<i>Sviridova T.V., Grinchenko O.S.</i> Breeding of the Oystercatcher on Agricultural Lands in the North-East of the Moscow Region . . . . .	21
<i>Maximov S.A., Marushchak V.N.</i> On the outbreak mechanism of nun moth <i>Lymantria monacha</i> (L.) (Lepidoptera, Lymantriidae) in Central Russia . . . . .	25
<i>Maslova O.O., Negrobov O.P., Selivanova O.V.</i> New data on systematic and fauna of the genus <i>Dolichopus</i> Latreille, 1797 (Diptera, Dolichopodidae) . . . . .	34
<i>Grigorieva O.V., Cherdantsev V.G.</i> On the role of within-individual variation in morphological evolution of plants of the <i>Draba</i> L. genus . . . . .	38
<i>Rets E.P.</i> Vegetation of the Middle Amur Flood-Land (Hinganskii National Reserve) . . . . .	58
<i>Floristic notes</i>	
Contents of the Volum 117, 2012 . . . . .	85

УДК 599.323.43

## ЖИВОТНЫЕ КОРМА В ПИТАНИИ ОНДАТРЫ *ONDATRA ZIBETHICUS* (L.)

А.В. Харатов, Л.А. Кустарева

Рассмотрены фаунистический состав животных кормов и их объем в питании ондатры. Для Кыргызстана список животных, используемых ондатрой в пищу, составляет 14 видов, из которых впервые отмечены 12. Анализ литературных источников показал, что ондатра потребляет в пищу животных, принадлежащих к двум подцарствам, семи классам, 42 родам и 55 видам. Присутствие в ее рационе животных кормов наблюдается при нехватке кормов растительных. Полный переход на животный белок происходит в исключительных случаях и в зимний период.

**Ключевые слова:** экология ондатры, питание, животные корма.

Биохимический состав растений меняется в течение вегетационного периода. Растительные корма должны приспосабливаться к этим особенностям кормовой базы. У грызунов характер приспособлений различен, их реализация идет по двум направлениям:

изменение спектра кормов со стабилизацией биохимического состава пищи (например, беличьи в каждом сезоне избирают наиболее концентрированные корма);

резкая смена кормового режима в диапазоне от травоядности до насекомоядности.

Так, *Onychomys leucogaster* и *O. torridus* (скорпионовые хомячки) питаются насекомыми и другими мелкими беспозвоночными, но могут съесть и мелко-го грызуна или ящерицу. Растительные корма играют в их питании второстепенную роль (Жизнь животных, 1971). Смена биохимического состава кормов требует и смены режима пищеварения, что достигается адаптацией ферментных систем и морфологическим разделением разных каналов для проведения пищи. Формирование у грызунов в пищеварительном тракте системы клапанов позволяет регулировать продвижение пищи по каналам с разным режимом пищеварения (Наумова, 1988).

### Материал и методы

Исследования по питанию ондатры проводили в период с 2007 по 2010 г. в Чуйской долине и Иссык-Кульской котловине (Кыргызстан). Ежемесячно отбирали свежие остатки пищи с кормовых столиков ондатр ( $n = 180$ ). Кроме того, обследовали территорию в радиусе 1–2 м от столовых площадок грызуна, где также собирали остатки пищи. Мелких беспозво-

ночных фиксировали 75%-м спиртом-ректификатом и снабжали зоологический образец этикеткой. Для работы были использованы двухместная резиновая лодка, полевой бинокль (8×30), цифровой фотоаппарат «Olympus EF-310» и канцелярская линейка длиной 30 см.

### Результаты и обсуждение

Ондатра, или мускусная крыса, – представитель семейства хомяковых, которое относится к отряду грызунов. Тем не менее назвать ее фитофагом не позволяют результаты проведенных исследований. В разных частях своего ареала и в разные сезоны года отношение этого грызуна к животной пище различно. Так, в США (штат Мериленд), по наблюдениям Ф.Р. Смита (Smith, 1938), животные корма в питании ондатры составляют небольшой процент, а в Томской обл. в ее рационе такие корма вовсе отсутствуют (Пашкевич, 1967). На Дальнем Востоке на кормовых площадках (21,8%) и в исследованных желудках (3,3%) в пище ондатры найдены остатки 17 видов животных организмов (Сапаев, 1973). В Волгоградской обл., так же как и в Якутии, ондатра в летний период не питается животными организмами (Слудский, 1948; Тавровский и др., 1971). В Якутии ондатра считается исключительно растительноядной. Животными кормами она питается только в критических ситуациях. Как правило, их доля в рационе незначительна. С мая по октябрь животные остатки не отмечены в пище ондатры, но в ноябре и декабре они встречались в незначительном количестве (Лабутин и др., 1976). В Казахстане корма животного происхождения в зимний период составляли 41,1% рациона, ранней весной – 0,69% (Слудский, 1948).

## Животные в рационе ондатры из разных географических регионов

Порядковый номер	Животные организмы	Источник	Страна
Беспозвоночные			
Тип Черви			
1	<i>Lumbriculus terrestris</i>	Земляной червь	Банников, Успенский, 1973 Россия
Тип Моллюски			
2	<i>Limnaea stagnalis</i>	прудовик обыкновенный	Страутман, 1963 Казахстан
3	<i>Limnaea</i> sp.	прудовик	наши данные; Абрамов, 1974 Кыргызстан, Дальний Восток
4	<i>Planorbis</i> sp.	катушка	Михель, 1936 Кольский полуостров
5	<i>Planorbis</i> sp.	катушка	Страутман, 1963; наши данные Казахстан, Кыргызстан
6	<i>Valvata</i> sp.	затворка	Михель, 1936; Страутман, 1963; наши данные Кольский полуостров, Казахстан, Кыргызстан
7	<i>Crassiana (Unio) crassa crassa</i>	перловица	Михель, 1936 Кольский полуостров
8	<i>Tumidiana (Unio) tumida tumida</i>	перловица	Wolk, 1979 Польша
9	<i>Unio picturum picturum</i>	перловица	Akkermann, 1972; Reichhoff, 1975, 1985 Германия
10	<i>Unio</i> sp.	перловица	Васильков, 1968а Белоруссия
11	<i>Colletopterum cyreum sogdianum</i>	кавказская беззубка	наши данные Кыргызстан
12	<i>C. anatinum</i>	утиная беззубка	Михель, 1936 Кольский полуостров
13	<i>Anodonta cygnea</i>	беззубка	Akkermann, 1972; Reichhoff, 1975 Германия
14	<i>A. grandis</i>	беззубка	Jonson, 1925 США
15	<i>A. grandis simpsoniana</i>	северная беззубка	Hanson et al., 1989; Convey et al., 1989 Канада
16	<i>A. cataracta</i>	беззубка	Jonson, 1925 США
17	<i>A. impicata</i>	беззубка	Jonson, 1925 США
18	<i>A. marginata</i>	беззубка	Jonson, 1925 США
19	<i>Anodonta</i> sp.	беззубка	Wolk, 1979; Абрамов, 1974; Слудский, 1948; Васильков, 1968а; Ширяев, 1975, 1976 Польша, Россия, Казахстан, Белоруссия, Дальний Восток
20	<i>Dreissena polymorpha</i>	дрейсена обыкновенная	Reichhoff, 1985; Wolk, 1979 Германия, Польша
21	<i>Pseudanodonta coplanata</i>	дрейсена речная	Jonson, 1925 США
22	<i>Quadrula undulata</i>	жемчужница	Jonson, 1925 США
23	<i>Quadrula postalata</i>	жемчужница	Jonson, 1925 США
24	<i>Quadrula coccenea</i>	жемчужница	Jonson, 1925 США
25	<i>Cyrena cor</i>	пресноводный моллюск	Neves, Odom, 1989 США
26	<i>Euscondia barnesuana</i>	пресноводный моллюск	Neves, Odom, 1989 США
27	<i>Trilagonia tuberculata</i>	моллюск	Neves, Odom, 1989 США
28	<i>Symphynata</i> sp.	моллюск	Neves, Odom, 1989 США
29	<i>Paludina</i> sp.	лужанка	Абрамов, 1974; Страутман, 1963 Россия, Казахстан
30	<i>Dendronotus fondrosus</i>	моллюск	Jonson, 1925 США

Продолжение таблицы

31	<i>Palliolium tigerinum</i>	моллюск	Jonson, 1925	США
32	<i>Lampsius borealis</i>	моллюск	Jonson, 1925	США
33	<i>L. ventricosus</i>	моллюск	Jonson, 1925	США
34	<i>L. barnesiana</i>	моллюск	Jonson, 1925	США
35	<i>Cobiculum fluminalis</i>	корбикула	Noves, Odom, 1989	США
Тип Членистоногие				
Класс Ракообразные				
36	<i>Gammarus pulex</i>	гаммарус	наши данные	Кыргызстан
37	Gammaridae spp.	гаммарус	Давыдов, Соломонов, 1967	Россия
38	<i>Astacus leptodactylus</i>	рак длиннопалый	наши данные; Сапаев, 1973; Михель, 1938	Кыргызстан, Россия, Россия
39	<i>Paralitodes contectus</i>	синий краб	Smith, 1938	США
Класс Насекомые				
40	имаго Insecta spp.	Насекомые	Банников, Успенский, 1973	Россия
41	Arachnida spp.	пауки	Наши данные	Кыргызстан
42	Aphidinea spp.	тли	Наши данные	Кыргызстан
43	Coleoptera spp.	жуки (водяные)	наши данные; Сапаев, 1973; Янушевич, Сабелин, 1937; Тавровский и др., 1971	Кыргызстан, Дальний Восток, Западная Сибирь, Якутия
44	<i>Dytiscus marginalis</i>	плавунец окаймленный	Слудский, 1948	Казахстан
45	<i>Dytiscus</i> sp.	плавунец	Слудский, 1948; Мараков, 1969	Казахстан
Тип Позвоночные				
Класс Рыбы				
46	<i>Cyprinus carpio</i>	каarp	Слудский, 1948; Страутман, 1963	Казахстан
47	<i>Carassius carassius</i>	карась китайский	Слудский, 1948	Казахстан
48	<i>C. auratus gibelio</i>	карась серебряный	наши данные	Кыргызстан
49	<i>Carassius</i> sp.	карась	Сапаев, 1973; Буянович, 1940; Страутман, 1963	Дальний Восток, Якутия, Казахстан
50	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	белый амур	наши данные	Кыргызстан
51	<i>Triplophysa</i> sp.	голец	Тюрин и др., 1956	Кыргызстан
52	<i>Perca schrenckii</i>	окунь балхашский	Слудский, 1948; Страутман, 1963	Казахстан
53	<i>Phoxinus</i> sp.	гольян	Буянович, 1940; Тюрин и др., 1956	Россия, Кыргызстан
Класс Амфибии				
54	<i>Rana ridibunda</i>	лягушка озерная	наши данные	Кыргызстан
55	<i>Rana</i> sp.	лягушка	Слудский, 1948; Страутман, 1963	Казахстан
Класс Рептилии				
56	<i>Trionix spiniferus</i>	черепаха мягкотелая	Parmalee, 1989	США (штат Тенесси)
57	<i>Clemmus guttata</i>	черепаха пятнистая	Smith, 1938	США (штат Мериленд)

Мы установили, что в Кыргызстане животные корма в заметном количестве потребляются ондатрой в летний период – 22,2% от общего объема исследованных остатков пищи. Зимой, весной и осенью этот показатель снижался соответственно до 17,8; 15,5 и 4,4%. Остатки кормов собирались с кормовых столиков или из кормовых камер жилищ ондатр. Значение разных видов животных кормов в питании ондатры неодинаково. Это зависит от численности кормовых организмов, их доступности, сезона года и других факторов. Наиболее часто в рационе ондатры во всех регионах ее ареала встречаются моллюски (таблица).

В США (штат Вирджиния) в районе брода Норт-Хилтон обитает 16 видов моллюсков, численность которых достигает 30 тыс. Массовые виды моллюсков поедались ондатрой пропорционально их относительной численности, два вида с меньшей численностью потреблялись избирательно, самые малочисленные выедались непропорционально интенсивно. Так, редкий вид *Fuscondia cor* составлял в питании ондатры 28%. Собранные за год в 12 пунктах раковины на 13,2% (623 экз.) состояли из остатков четырех видов моллюсков, находящихся под угрозой исчезновения, в том числе *F. cor* и *F. barnesiana*. Грызуны поедают не только автохтонные виды моллюсков, но и интродуцентов, в частности *S. flumina*, который доминирует в р. Клинч (Neves, Odom, 1989). В Северной Америке среди кормовых организмов животного происхождения у ондатры определенное место занимают моллюски (Jonson, 1925). В угодьях, где моллюски многочисленны, ондатра поедает их в значительном количестве. В штатах Миннесота и Нью-Йорк на кормовых площадках ондатры насчитывали сотни экземпляров раковин моллюсков 15 видов из родов *Anodonta*, *Lampsilis* (по 4 вида), *Quadrula* (3 вида), *Syphynota*, *Trilogonia*, *Elliptio* (по 1 виду). Считается, что ондатра здесь питается моллюсками только зимой.

На кормовых столиках ондатры в нижнем течении р. Инн (юго-восточная Бавария) обнаружены многочисленные остатки моллюска *D. polymorpha*, который лишь недавно появился в низовьях этой реки, поэтому встречается здесь относительно редко. Представителей двух других видов (*A. cygnea* и *U. pictorum*) ондатра регулярно поедает в зимний период. В других участках ареала обитания ондатры в Германии грызуны употребляют в пищу *D. polymorpha* очень редко. Там створки раковины *D. polymorpha* на кормовых столиках ондатры отмечены впервые (Reichholf, 1985).

В Германии наряду с основными растительными кормами ондатра в течение всего года поедает пресноводных моллюсков. По остаткам на столовых площадках установлено, что вылавливается в основном *A. cygnea*. Многочисленный, но обладающий очень крепкой раковиной *U. pictorum* поедается ондатрой редко (Akkermann, 1972). В августе на кормовых столиках грызуна в Польше (оз. Вияра) ежедневно собирали остатки моллюсков *U. tumidus*, *U. pictorum*, *Anodonta* sp. и *D. polymorpha*. Появление в рационе ондатры моллюсков связано с ухудшением качества растительной пищи в конце вегетационного периода (Wolk, 1979). В Приморском крае ондатра поедает таких моллюсков, как лужанка, прудовик и беззубка (Абрамов, 1974). На Кольском полуострове и в Карелии (Михель, 1936) ондатра часто питается беззубкой *A. anatina* и перловицей *U. crassy*. Иногда ондатра использует в пищу брюхоногих моллюсков из рода *Planorbis*.

В Казахстане из животных кормов ондатра предпочитает беззубок из р. *Anodonta*. У некоторых нор в июле находили 160–300 створок раковин (Слудский, 1948). В Чуйской долине на кормовых столиках ондатры в течение года (в марте, мае, июне, июле, ноябре, декабре и феврале) мы находили остатки *S. cyreum*



Рис. 1. Старые раковины *C. cyreum sogdianum* на кормовом столике ондатры



Рис. 2. Свежевскрытые раковины *C. cyreum sogdianum* на столовой площадке

*sogdianum* (Kobelt, 1896 – цит. по: Слудский, 1948). Из 195 экз. створок весной было собрано 4, летом 30, осенью 20 и в феврале 130. Размеры раковин колебались от 65×45 до 80×53 мм. В разные сезоны на одной кормовой площадке находили от 5 до 50 раковин *C. cyreum sogdianum* (рис. 1), при этом 20 раковин могли располагаться на площади 30×50 см.

Грызть моллюска ондатра начинает с брюшной части створок (рис. 2). По наблюдениям В.М. Сапаева (1973), ондатра перегрызает у моллюска замыкательные мышцы, отчего створки раковины легко раскрываются. Часто ондатры приносят и одновременно вскрывают несколько раковин, что можно объяснить желанием запасти корм. Иногда грызун натаскивает в «столовую» несколько раковин, но не вскрывает их, и моллюски погибают. В результате их замыкательные мышцы ослабевают, и мясо становится легко доступным.

Интересны наблюдения по размерной и возрастной структуре моллюсков, а также по степени их изъятия и поедаемости ондатрой (Convey et al., 1989). В Центральной Альберте (Канада) сбор *A. grandis simpsoniana*, единственного вида беззубок в водоеме, проводили каждые 3–4 дня в течение шести недель. За это же время на кормовых столиках ондатры насчитали 6 053 раковины моллюска, что в пересчете на площадь бухты (1,14 км<sup>2</sup>) составило 8 824 экз. беззубок. Размер и возраст беззубок, изъятых с кормовых столиков и выловленных из бухты, существенно различались. Моллюски на кормовых столиках были в среднем на 15,2 см длиннее и на 1,3 года старше, чем собранные из бухты. Из всех потребленных ондатрой беззубок 86% входили в размерную группу от 55 до 75 мм (в естественной популяции беззубки такого размера составляют 36%). Грызуны в день поедали минимум 228 беззубок, что составляло 1,4 кг сырой массы мягких тканей моллюсков. Если принять уровень потребления за постоянный, то окажется, что популяция ондатры изымает из озера (за то время, когда озеро свободно от льда) 38 640 экз. моллюсков. Несмотря на относительно небольшой уровень изъятия (5,3% старше 2 лет), грызуны могут оказывать значительное воздействие на размерную и возрастную структуру популяции беззубок. В Центральной Альберте ондатры за год съели 3% от общей численности *A. g. simpsoniana* (3 700 экз. весом 677 кг), что составляет 31% годового прироста биомассы. Из употребленных в пищу беззубок 87% были длиннее 55 мм (в озере на долю беззубок такого размера приходится 37%). Возраст основной массы выеденных мол-

люсков колебался от 3 до 9 лет. Кроме того, установлено, что ондатры истребляют глохидий беззубок (Hanson et al., 1989).

На мелководьях нижнего течения р. Инн ондатра питается зимой и весной *A. cygnea* и *U. pictorum*, средняя длина которых составляет 71–73 мм. Несмотря на многочисленность представителей *Unio*, ондатра предпочитает питаться моллюсками из рода *Anodonta*.

На Дальнем Востоке на кормовых столиках ондатры находили 15,7% брюхоногих и 9,2% двустворчатых (Сапаев, 1973). Моллюски в питании ондатры из Якутии составляют от 4,3% (Лабутин и др., 1976) до 9,5% (Давыдов, Соломонов, 1967).

Причины употребления ондатрой в пищу большого количества моллюсков остаются до конца не выясненными. Одни считают (Reichholf, 1975), что причиной является снижение биомассы водной и околоводной растительности в результате выедания ее водоплавающими птицами. Другие (Ширяев, 1975) полагают, что увеличение поедаемости ондатрой моллюсков связано с понижением доступности основных кормов или ухудшением их качества.

Из-за недостатка растительных кормов в начале июля ондатра в Казахстане включает в рацион моллюсков (Слудский, 1948). Наши наблюдения, проведенные в Чуйской долине на пруду Милянфан, подтверждают эти результаты. При практически полном отсутствии в этом пруду водной и прибрежной растительности ондатра в феврале съедает наибольшее количество *C. cyreum sogdianum*. В то же время в дельте р. Инн ондатра даже при обилии растительных кормов часто поедала моллюсков из рода *Anodonta* (Ширяев, 1976). Ондатра выедает с 1 га покрытой водой площади до 9 кг, в малоосвоенных биотопах – до 100 кг двустворчатых моллюсков, заметно снижая их биомассу (Сапаев, 1973).

Некоторые ученые склонны видеть причину этого в недостатке микроэлементов и витаминов в растительных кормах. В почвах и растительности северной части Белоруссии наблюдается пониженное содержание кобальта и других микроэлементов. В моллюсках его содержание в 50 раз выше, чем в тростнике, которым питается ондатра. Предполагается (Васильев, 1968а), что потребность ондатры в животной пище связана с недостатком кобальта в водной и околоводной растительности в местах ее обитания. Грызун начинает употреблять в пищу моллюсков с осени, что связано, вероятно, с недостаточным поступлением в организм витамина В<sub>12</sub>, в состав которого входит кобальт. При пониженной температуре синтез витамина

$V_{12}$  в почве, иле и в растениях снижается, что приводит к изменениям в питании ондатры.

Многие исследователи отмечают в рационе ондатры рыб. В Якутии рыба в пище ондатры составляет от 1,9% (Лабутин и др., 1976) до 9,5% (Давыдов, Соломонов, 1967). На Дальнем Востоке (Сапаев, 1973) и в Архангельской обл. (Слудский, 1948) в пище ондатры также находили остатки рыб. Мелкая рыба составляет в рационе ондатры от 6–7 до 16% (Слудский, 1939). Ондатра обычно поедает снулую или мертвую рыбу. Вероятно, на живую рыбу ондатра не охотится (Лабутин и др., 1976). В Якутии в зимнее время у прорубей находили рыб, погрызенных ондатрой (Буянович, 1940). В Казахстане рыба встречается в желудках ондатры сравнительно редко в зимнее и весеннее время (Страутман, 1963). В Прииссыккулье ондатра также изредка употребляет в пищу мелких рыб (Тюрин и др., 1956; Токтосунов, 1958). Косвенным доказательством послужило то, что у грызуна обнаружили гельминтов из р. *Diplostomum*, в цикле развития которых участвуют рыбы. В июне 2009 г. на разных кормовых столиках в прудах ГЭС-5 были обнаружены два экземпляра серебряного карася с объединенной частью бока. В этом же месяце мы видели, как ондатра в зубах переносила небольшую рыбку. На пруду РЦ был отмечен случай, когда ондатра, попав в верховую мордушку, ела находившуюся там рыбу. Зимой в пруду Милянфан произошел замор рыбы, и ондатра поедает мертвого белого амура, вес которого достигал 1,5 кг. В Чуйской долине на всех обследованных кормовых столиках рыба составила 2,8%. В.М. Сапаев (1973) считает, что ондатра в малоосвоенных районах изымает на 1 га водной площади до 3,6 кг рыбы в год. Л.И. Красовский (1962) указывает, что после того, как ондатра 40 дней содержалась исключительно на растительных кормах, она с жадностью набрасывалась на карасей, но съедала только по 20–30 г их мяса, после чего опять переходила на растительную пищу. Из этого следует, что ондатра является факультативным хищником и не наносит урона популяциям рыб в водоеме, где обитает. Поскольку она включает в рацион только погибшую в результате зимних заморозов рыбу, ондатру можно отнести к «санитарам» водоемов.

Кроме рыб ондатра может поедать и других позвоночных животных. В штатах Индиана и Тенесси ондатра употребляет в пищу пятнистую черепаху *T. spiniferus* и синего краба *P. contectus* (Jonson, 1925; Smith, 1938; Parmalee, 1938). На Кольском полуострове, в Карелии и на Дальнем Востоке ондатра включает в свой рацион раков (Михель, 1938;

Сапаев, 1973). В Чуйской долине на прудах РЦ и Учкун летом (июнь) и зимой (декабрь) мы обнаружили на кормовых столиках ондатры остатки речного длиннопалого рака. В питании ондатры встречались также лягушки (Сапаев, 1973; Лабутин и др., 1976; Смолин, Паровщиков, 1941; Лавров, 1947), которые поедались лишь частично (мясо и кости). В пруду ГЭС-5 на кормовых столиках ондатры мы нашли двух лягушек, у которых из левого бока был выеден кусок размером 20×20 мм.

На кормовых столиках ондатры в разных частях ее ареала находили остатки водяных жуков (Сапаев, 1973; Тавровский и др., 1976; Янушевич, Сабелин, 1932; Слудский, 1948), пауков (Мараков, 1969), бокоплавов (Давыдов, Соломонов, 1967), червей (Банников, Успенский, 1973). На кормовых столиках ондатры на прудах Стеклозавод и РЦ нами найдены также остатки насекомых (тли). Можно предположить, что эти беспозвоночные попали в пищу ондатры при поедании ею тростника, на котором тля встречалась в июне. В водоемах Токмоцкого охотхозяйства в январе, феврале, мае и декабре среди растительных остатков на кормовых столиках грызуна часто отмечался рачок *G. gr. pulex*, что несомненно является хорошей добавкой в рацион животного белка.

Мнения ученых об отношении ондатры к птицам неоднозначны. Одни из них сообщают, что ондатра изредка питается птицами (Слудский, 1948), другие считают (Лабутин и др., 1976), что птицы отсутствуют в ее рационе. Мы не обнаружили в питании ондатры не только птиц, но и их яиц, которые находились в густой траве в гнезде близ «тоннеля», которым грызун пользовался ежедневно.

Таким образом, список животных, используемых ондатрой в пищу в Кыргызстане, включает 14 видов, 12 из которых отмечены впервые. В рационе ондатры, включая данные из литературных источников, отмечены животные организмы, принадлежащие двум подцарствам, семи классам, 42 родам и 65 видам (таблица). По-видимому, животные служат пищей для ондатры, являясь источником минеральных веществ, которых в растениях недостаточно для нормальной жизнедеятельности грызуна. В рационе ондатры животные составляют незначительную долю. Однако в отдельных случаях наблюдается использование в пищу заметного количества разных животных, что связано с нехваткой растительных кормов. Такое явление наблюдается при следующих обстоятельствах:

при перенаселенности территории ондатрой, в результате чего она вынуждена осваивать водоемы с ограниченной кормовой базой;

при истощении кормовой базы угодий, особенно в северных регионах, где запасы растительных кормов относительно невелики, и их возобновление происходит крайне медленно;

когда растительность становится недоступной при промерзании или высыхании водоема;

когда активность животных организмов снижается в отдельные периоды года;

из-за недостатка микро- и макроэлементов в растительных кормах.

Полный переход на животную пищу у ондатры считается исключением и наблюдается только в зимний период. В одних участках своего ареала ондатра употребляет в пищу незначительное количе-

ство животных, в других – много. Это зависит от доступности корма. Так, вскрыть раковину *Anodonta* легче, чем *Unio*, и этим можно объяснить предпочтение первого моллюска второму. Ондатра может питаться как растениями, так и животными, что свидетельствует об ее экологической пластичности в постоянно изменяющихся условиях среды обитания. Можно предположить, что существующий в современный период тип питания ондатры (факультативное хищничество) может впоследствии смениться хищническим, так как животная пища более энергоемка.

Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам Зоологического института РАН П.В. Кияшко и Н.А. Березиной за определение части материала.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов В.К. Экология ондатры в Приморском крае. // Сельское хозяйство Сибири и Дальнего Востока и охрана природы. Иркутск, 1974. С. 26–29.
- Банников А.Ш., Успенский С.М. Охотничье-промысловые звери и птицы. М., 1973. 192 с.
- Бужнович Н.Г. Акклиматизация ондатры в Якутской АССР. // Труды НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. «Промысловое хозяйство». Вып. 12. Л., 1940. С. 195–197.
- Васильков В.В. Питание ондатры животными кормами в свете факторов геохимической экологии. // Научно-техническая информация Всесоюзного института животноводства, сырья и пушнины. 1968а. Вып. 22. С. 71–76.
- Васильков В.В. Почему ондатра поедает моллюсков? // Природа. 1968б. № 1. С. 108–109.
- Давыдов М.М., Соломонов Н.Г. Ондатра и ее промысел. Якутск, 1967. 68 с.
- Жизнь животных (под ред. С.П. Наумова, А.П. Кузьякина). Т. 6. М., 1971. С. 628.
- Красовский Л.И. Суточная потребность ондатры в естественных кормах // Зоологический журнал. 1962. Т. 41. Вып. 10. С. 1529–1535.
- Лабутин Ю.В., Луковцев Ю.С., Попов Н.В., Ревич Ю.В., Ча Н.И. Ондатра северо-восточной Якутии. // Экология и промышленность. М., 1976. 188 с.
- Лавров Н.П. Ондатра. М., 1947. 108 с.
- Мараков С.В. В джунглях Прибалхашья. М., 1969. 128 с.
- Михель Н.М. Промысловые звери северо-восточной Якутии. Л., 1938. 152 с.
- Наумова Е.И. Пути адаптации грызунов к сезонной смене кормов // Грызуны. VII Всесоюз. совещ. Т. 1. Нальчик, 1988. С. 157–158.
- Пашкевич В.Ю. Питание ондатры в пойменных водоемах Томской области // Тр. Всесоюз. научно-исследовательского института животноводства, сырья и пушнины. Вып. 21. Томск, 1967. С. 3–25.
- Сапаев В.М. О плотоядности ондатры и размерах ее «хищничества» на Дальнем Востоке // Природа и человек. Владивосток, 1973. С. 235–244.
- Слудский А.А. Ондатра и акклиматизация ее в Казахстане. Алма-Ата, 1948. 182 с.
- Смолин П.И., Паровицков В.К. К познанию экологии ондатры (*Ondatra zibetica*) // Природа и социалистическое хозяйство. Т. 2. Вып. 4. М., 1942. С. 247–259.
- Страутман Е.И. Ондатра в Казахстане. Алма-Ата, 1963. 232 с.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В. Млекопитающие Якутии. М., 1971. 660 с.
- Токтосунов А.Т. Грызуны Киргизии. Фрунзе, 1958. 172 с.
- Тюрин П.С., Кыдыралиев А.К., Цагараев П.Т. Результаты акклиматизации ондатры *Ondatra zibetica* L. в Киргизской ССР // Акклиматизация пушных зверей в Киргизии. Фрунзе, 1956. С. 19–48.
- Ширяев В.В. О питании ондатры в дельте реки Или // Научно-техническая информация ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства. Вып. 47–48. Киров, 1975. С. 70–77.
- Ширяев В.В. Методика определения биомассы моллюсков, поедаемых ондатрой // Экология. 1976. № 3. С. 101–102.
- Ширяев В.В. Ондатра // Охота и охотничье хозяйство. № 3. 1989. С. 14–16.
- Янушевич А.И., Сабелин А.И. Акклиматизация ондатры в Западно-Сибирском крае // Тр. Биол. НИИ при Томском государственном университете. Т. 4. Томск, 1937. С. 77–78.
- Akkermann R. Süßwassermuscheln als tierische Zukost des Bisam, *Ondatra zibetica* // Bonner Zool. Beitr. 1972. Vol. 16. P. 19–48.
- Convey L.E., Hanson J.M., Mackay W.C. Sire-selective predation on unionid Clams by muskrats. // J. Wildlife Manag. 1989. Vol. 53. N 3. P. 654–657.
- Hanson J.V., Mackay W.C., Prepas E.E. Effects of sire-selective predation by muskrat (*Ondatra zibethicus*) on a population of unionid Clams (*Anodonta grandis simpsoniana*) // J. Anim. Ecol. 1989. Vol. 58. N 1. P. 15–28.

- Jonson C.E.* The muskrat in New York its history and economics // Roosevelt Wildlife Bull. 1925. Vol. 3. N 2. P. 300–307.
- Neves R.J., Odom M.C.* Muskrat predation on endangered freshwater mussels in Virginia. // J. Tenn. Acad. Sci. 1989. Vol. 53. N 4. C. 934–944.
- Parmalee P.W.* Muskrat predation on sottshell turtles // J. Tenn. Acad. Sci. 1989. Vol. 64. N 4. P. 225–227.
- Reichholf J.* Zur Nahrungsökologie der Bisamratte (*Ondatra zibethica*, Rodentia, Microtinae) am Unteren Inn // Faun.-Ökol. Mitt. 1975. Vol. 5. N 1–2. P. 1–9.
- Reichholf J.* Wandermuscheln *Dreissena polymorpha* (Pallas) als Zusatznahrung der Bisamratte *Ondatra zibethicus* L. // Säugetierkunde Mitt. 1985. Vol. 32. N 1. P. 83–84.
- Smith F.R.* Muskrat investigation in Dorchester County, Maryland, 1931–1934. U.S. Depart. of Agriculture. 1938. Cire. 474. P. 251–260.
- Wolk K.* Malze (Bivalvia) poz wieniem pizmarka (*Ondatra zibethica* L.) w puszczy Avgustowskiej na jeziorze Wigry // Prz. Zool. 1979. Vol. 23. N 3. P. 248–250.

Поступила в редакцию 24.05.12

## ANIMAL FEEDS IN MUSKRATS BEAVER FEEDING *ONDATRA ZIBETHICUS*

*A.V. Kharadov, L.A. Kustareva*

In the work are considered the faunistic compound of animal feeds and their content in muskrats beaver feeding. For the Kyrgyzstan the list of animals, which muskrats beaver uses in its feed, are contained 14 species, from which 12 are mentioned for the first time. Analysis of literary sources is showed that muskrats beaver eats animals, belonging to two sub-domains, seven classes, 42 genuses and 55 species. The presence of animals in its ration is observed in lack of vegetational feed. The full transfer to animal protein is happened only in exception case, particularly in winter season.

**Key words:** Ecology of muskrat, animal food.

**Сведения об авторах:** *Харадов Александр Владимирович* – вед. науч. сотр. лаборатории экологии и систематики беспозвоночных Биолого-почвенного института НАН Республики Кыргызстан, докт. биол. наук (alex-kh@mail.ru); *Кустарева Лидия Александровна* – вед. научн. сотр. лаборатории ихтиологии и гидробиологии Биолого-почвенного института НАН Республики Кыргызстан, канд. биол. наук (kustik2003@yandex.ru).

ЗУДЖ. 574.34:598.2

## ДОЛГОСРОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОБИЛИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПТИЦ НА СЕВЕРЕ КОЛЮЧИНСКОЙ ГУБЫ (ЧУКОТСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

П.С. Томкович, М.Ю. Соловьев

Проанализированы сведения, собранные ранее на косе Беляка на севере Колючинской губы. Проведена оценка изменения обилия 18 видов птиц. Обилие не изменилось у 3 видов: белошейной гагары (*Gavia pacifica*), канадского журавля (*Grus canadensis*) и камнешарки (*Arenaria interpres*). В разной степени численность увеличилась у 8 видов: чернозобой гагары (*Gavia arctica*), белоклювой гагары (*G. adamsii*), гуся-белошея (*Anser canagicus*), американского лебедя (*Cygnus columbianus columbianus*), галстучника (*Charadrius hiaticula*), белохвостого песочника (*Calidris temminckii*), берингийского песочника (*Calidris ptilocnemis*) и бургомистра (*Larus hyperboreus*). Обилие сократилось у 7 видов: краснозобой гагары (*Gavia stellata*), морянки (*Clangula hyemalis*), тулеса (*Pluvialis squatarola*), лопатня (*Eurynorhynchus pygmaeus*), чернозобика (*Calidris alpina*), серебристой чайки (*Larus argentatus vegae*) и полярной крачки (*Sterna paradisaea*). Изменения были небольшими у 5 из этих видов (чернозобой гагары, гуся-белошея, галстучника, белохвостого песочника и серебристой чайки), так что требуются дополнительные данные для надежного суждения об изменениях в их популяциях. Значительные изменения численности претерпели популяции краснозобой гагары, тулеса, лопатня и чернозобика. Примечательно, что все виды куликов с выраженным сокращением численности принадлежат к так называемому восточноазиатско-австралийскому пролетному пути и могут испытывать там воздействие сходных неблагоприятных факторов на пролете и зимовках. В то же время достоверная тенденция потепления климата в начале лета на севере Чукотки в 1973–2002 гг. могла также повлиять на изменения численности птиц.

**Ключевые слова:** Чукотка, птицы, изменение численности.

Изменения численности, границ и структуры ареалов животных – важнейшие параметры, необходимые для оценки благополучия популяций. Сбор таких сведений, особенно в отношении численности, практически невозможен без налаженной системы мониторинга, тем более в регионах, где исследования ведутся нерегулярно экспедиционным методом. Однако в некоторых случаях все же удается получить данные такого рода. Пример этому представлен в предлагаемом сообщении о птицах севера Чукотского полуострова. В литературе отсутствуют какие-либо сведения о популяционных изменениях у птиц для этого региона.

В 1973 и 1974 гг. на косе Беляка (Колючинская губа, Чукотский полуостров) биологию куликов изучал А.Я. Кондратьев, который собрал также и некоторые сведения по фауне птиц этого района (Кречмар и др., 1978; Кондратьев, 1982), третий сезон он провел на побережье губы несколько южнее косы Беляка. В 1986–1988 гг. на косе Беляка работали авторы данного сообщения, уделившие основное внимание изучению лопатня (Томкович, Соловьев, 2000б) и га-

гар (Соловьев, 1992). Попутно были собраны некоторые сведения и о других птицах (например: Томкович, Соловьев, 2000а), по большей части оставшиеся неопубликованными. В 2002 г. П.С. Томкович смог вновь посетить косу Беляка в составе Арктической экспедиции Института проблем экологии и эволюции РАН, он обратил внимание на изменения, произошедшие в фауне (Сыроечковский и др., 2004) и численности птиц этого приморского, в определенной степени изолированного, участка тундры. Таким образом, представилась возможность впервые оценить изменения в обилии некоторых видов птиц, размножающихся на Чукотском полуострове. К сожалению, недостаточно детальные сведения в публикациях А.Я. Кондратьева и нацеленность на выполнение иных задач во время наших исследований не позволили собрать одинаково полноценные данные об обилии всех видов птиц этого района. В предлагаемом обзоре приведены как вполне надежные, так и примерные количественные оценки изменений обилия избранных видов при полном отсутствии сведений для остальных видов.

Для обзора выбраны либо те виды птиц, по которым имеются сравнительно хорошие данные по их численности, либо те, у которых произошли явные изменения обилия (скорее всего не локальные, а популяционного ранга), которые можно обнаружить даже без строгих учетных данных.

### Характеристика района и условий

Коса Беляка (67°01'30"–67°05'00" с.ш., 174°08'30"–174°37'30" з.д.) представляет собой отрезок суши, протянувшийся с востока на запад на 21 км и отделяющий с севера Колючинскую губу от Чукотского моря (рис. 1, 2). Мелководной лагуной Беляка эта коса разделена вдоль на две лопасти. Южная лопасть по облику (холмистый ландшафт) и структуре

грунтов (наличие крупных валунов) соответствует северо-восточному побережью губы и предположительно имеет ледниковое происхождение; ее площадь составляет 30,2 км<sup>2</sup>, из которых 2,8 км<sup>2</sup> приходится на озера. Северная лопасть косы имеет явно морское аккумулятивное происхождение, поскольку сложена из песка и гальки, а ее волнистая поверхность – это череда низких гряд, вытянутых вдоль северного берега косы и приобретающих у ее вершины субмеридиональное направление. Именно на этой северной лопасти косы Беляка выполнены основные работы, и в дальнейшем именно об этой части косы пойдет речь. Некоторые учеты выполнены также на о. Южный – самом крупном (10,0×2,6 км, 16,2 км<sup>2</sup>) из островов Серых Гусей, расположенных в горле Колючинской

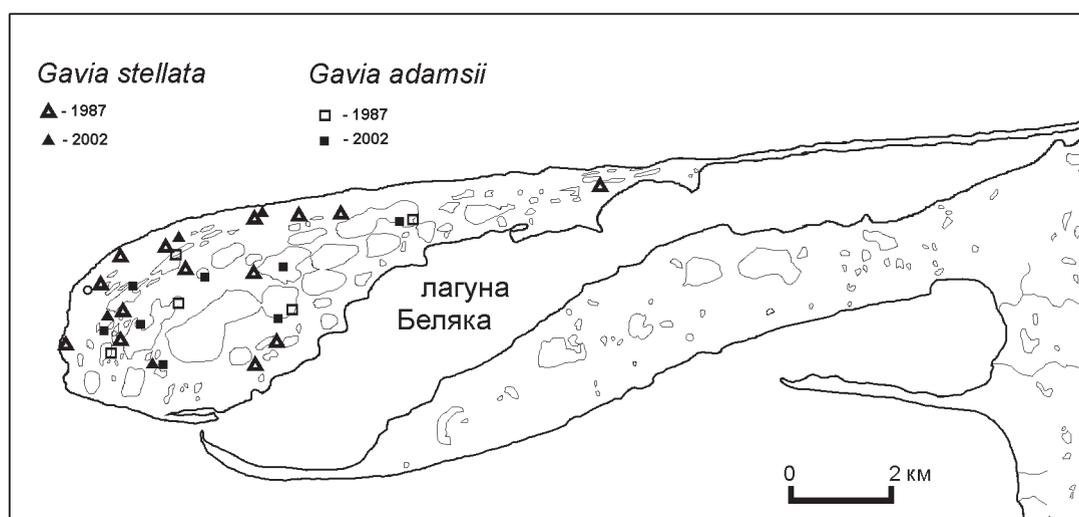


Рис. 1. Размещение пар краснозобой (*Gavia stellata*) и белоклювой гагар (*Gavia adamsii*) на гнездовании на косе Беляка в 1987 и 2002 гг.

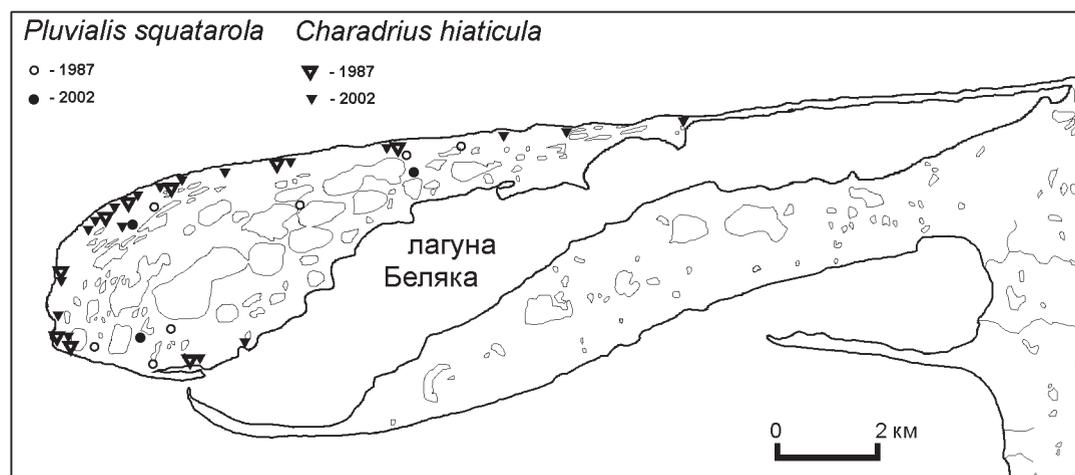


Рис. 2. Размещение пар тулеса (*Pluvialis squatarola*) и галстучника (*Charadrius hiaticula*) на гнездовании на косе Беляка в 1987 и 2002 гг.

губы. Этот остров по ландшафту и происхождению сходен с северной лопастью косы Беляка, но вытянут с севера на юг.

Северная лопасть косы Беляка в основании представляет собой слабо задернованный песчано-галечный вал шириной несколько сотен метров и длиной 7,5 км. Западнее коса постепенно расширяется (до 4 км близ вершины), здесь она покрыта тундровой растительностью. Эта расширенная часть косы без песчано-галечного основания имеет площадь 26,2 км<sup>2</sup> (расчет по космическому снимку Landsat ETM+). Древние гряды внутренней части косы хорошо задернованы кустарничково-лишайниково-моховой растительностью. Ближе к морю на грядах все больше появляется незадернованного песчаного или песчано-галечного грунта и приморской растительности. На большом протяжении коса отделена от моря береговой дюной высотой до 5,6 м над ур. моря. В межгрядовых понижениях много озер и болот с кочковатым нанорельефом; на озера приходится 7,7 км<sup>2</sup>, т.е. 29,4% площади северной лопасти косы. На значительном протяжении по периферии косы в зоне штормового затопления развита галофильная растительность и разбросан плавник. Подробнее характеристика растительности косы приведена в ряде публикаций (например: Кречмар и др., 1978; Андреев, 2001). Следует, однако, отметить отсутствие на косе упомянутой в этих работах куропачьей травы (*Dryas* sp.), за которую принимали, по-видимому, диапенсию (*Diapensia obovata*).

Погодные особенности и ситуация с хищниками в 1986–1988 гг. охарактеризованы в другой нашей статье (Томкович, Соловьев, 2000а). Что касается 2002 г., то он оказался сухим, теплым и с ранней весной. Пресс хищничества по отношению к кладкам яиц птиц в тот год был высоким в связи с низким обилием леммингов (одна визуальная регистрация в начале сезона) и многочисленностью песцов (*Alopex lagopus*) (по окраске различали по крайней мере 5 зверей). Существенно, что число песцов, обитавших на косе, заметно сократилось в июле по сравнению с июнем: в июне этих зверей видели практически ежедневно (47 визуальных регистраций), а в июле лишь изредка (11 регистраций).

Для оценки многолетней динамики погодных условий в районе исследований мы использовали данные метеостанций «Мыс Шмидта» (290 км к северо-западу от косы Беляка) и «Уэлен» (240 км к юго-востоку), полученные из национального центра климатических данных США (<http://www.ncdc.noaa.gov/oa/climate/climatedata.html#daily>). Согласно этим

сведениям, в период 1973–2002 гг. значимое повышение среднемесячной температуры воздуха происходило в мае как на мысе Шмидта ( $P < 0,01$  для коэффициента корреляции Спирмена между годом и среднемесячной температурой), так и в районе Уэлена ( $P < 0,05$ ), а в июне – на мысе Шмидта ( $P < 0,02$ ). Таким образом, можно с уверенностью полагать, что весенняя и раннелетняя температура возрастала в рассматриваемый период также и в районе исследований на косе Беляка.

### Сроки и методы

А.Я. Кондратьев работал на косе Беляка в 1973 г. (с мая по июль) и в 1974 г. (с мая по август) (Кречмар и др., 1978). Его оценки численности разных видов птиц не всегда выражены в цифрах, поэтому об обилии того или иного вида порой приходится судить по косвенным данным. Более того, не вполне ясно как были получены имеющиеся конкретные цифры обилия, поскольку отсутствует описание методов учета. В некоторых случаях даны оценки только суммарной численности для косы Беляка и о. Южный, что не позволяет судить отдельно о цифрах обилия для косы Беляка.

В 1986–1988 гг. наши работы на косе Беляка длились с начала июня до второй половины августа, охватывая таким образом весь сезон гнездования птиц и большую часть выводкового периода. В 2002 г. учеты и наблюдения выполнены в основном в течение июня, но некоторые дополнительные сведения были собраны членами экспедиции позже, в июле.

Численность большинства видов получена в период размножения путем отображения на картосхемах масштаба 1:100 000 мест находки гнезд, выводков и пребывания пар. Птиц учитывали на почти ежедневных экскурсиях по косе, причем для ключевых видов (гагар и кулика-лопатня) предприняты попытки найти гнезда или птенцов у всех пар. Поиск гнезд или птенцов у других видов не был столь же интенсивным, но когда задавались целью, то находили гнезда у рассматриваемых видов куликов почти во всех случаях. Это свидетельствует о том, что птиц, регулярно обнаруживаемых на том или ином участке косы, можно уверенно отнести к местным размножившимся.

Учету территориальных куликов-лопатней в первой половине июня было уделено особое внимание: за три дня с разовыми учетами были обследованы все места обитания этого вида, как на косе Беляка, так и на о. Южный. При этом учитывали и других птиц, например, тулесов. Методам и результатам учета куликов-лопатней в 1986–1988 гг. посвящена специ-

альная публикация (Томкович, Соловьев, 2000б). В 2002 г. аналогичный учет был выполнен тремя учетчиками 9–11 июня. В ряде случаев для полноты учета некоторых видов куликов их метили индивидуальными наборами цветных колец.

Водоплавающих птиц, включая гагар, индивидуально не различали. Поэтому при отсутствии гнезд учитывали пары птиц, придерживавшихся какого-то района. У гагар в случае гибели первых гнезд были нередки повторные кладки на тех же или соседних озерах. Такие гнезда считали принадлежавшими одной паре, принимая во внимание обычно приписываемый этим птицам сильный территориальный консерватизм. Вместе с тем исключить в отдельных случаях принадлежность ранних и поздних кладок разным парам было нельзя. Это означает, что полученные оценки для наиболее обычных видов гагар отражают минимальную их численность.

Повторные кладки обычны также у камнешарок, но птицы этого вида проявляли сравнительно слабый территориальный консерватизм. После гибели первой кладки яиц они порой перемещались вдоль берега моря, по-видимому, на значительные расстояния. Эта особенность в сочетании с рядом факторов осложняла учеты данного вида. Во-первых, часть пар оставалась недоучтенной в удаленных (редко посещаемых) частях косы, если гибель их гнезд случалась в начале инкубации. Во-вторых, в годы с высокой гибелью кладок постоянно присутствовали кочевавшие пары, которые окрикивали наблюдателей столь же активно, как и гнездившиеся птицы, создавая впечатлительные местных. Наконец, закартированные ранние, впоследствии погибшие гнезда, и поздние гнезда с почти несомненно повторными кладками, будучи суммированными, создавали картину высокой численности камнешарок на косе. На самом же деле число одновременно размножавшихся пар было меньше. В связи с этим у нас нет четкого ответа на вопрос, как интерпретировать полученные для этого вида оценки численности.

### Результаты

**Краснозобая гагара** (*Gavia stellata*). Экология этого и других видов гагар на косе Беляка изложена в статье М.Ю. Соловьева (1992). В 1970–1980-е годы это был самый многочисленный вид гагар в районе работ. А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) писал: «Численность краснозобых гагар на косе Беляка в 1973 и 1974 гг. была довольно высока: на каждые 10 озер приходилось 2–3 пары». Поскольку число озер на северной лопасти косы превышает две сотни, то

и обилие вида в те годы следует оценивать первыми десятками пар.

Картированием гнезд и мест постоянного пребывания пар (рис. 1) установлено, что на северной лопасти косы Беляка в 1986 г. обитали 13 пар этих гагар (у 12 найдены гнезда), в 1987 г. – 14 пар (11 гнезд) и в 1988 г. – 13 пар (13 гнезд), т.е. численность птиц в те годы была стабильной. В 2002 г. обнаружены всего 3 пары (у двух найдены гнезда) вдоль северо-западного края косы, но четвертая пара обитала, возможно, на юго-западе косы (дважды отмечена в разных пунктах). Следовательно, за минувшие 14 лет произошло сокращение местной группировки в 3,0–4,5 раза.

От одной из нескольких краснозобых гагар, окольцованных на косе Беляка, получен возврат кольца. Птица, помеченная (будучи птенцом) 14. VIII 1986 кольцом С-726605, найдена мертвой 24. III 1997 в Японском море в 500 м от берега Японии (37°44' с.ш., 138°47' в.д.).

**Чернозобая гагара** (*Gavia arctica*). А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) не придавал видového статуса чернозобой и белошейной гагарам и определил всех наблюдавшихся им птиц как *G. a. pacifica*. В 1986 г. на северной лопасти косы Беляка учтены 3 пары чернозобых гагар (у всех найдены гнезда), в 1987 г. – 3 пары (3 гнезда), в 1988 г. – 4 пары (4 гнезда). В 2002 г. там же обитали 4 пары (возможно, 5), у одной из которых видели на островке озера кладку яиц. Таким образом, численность птиц этого вида оставалась стабильной или даже несколько возросла.

**Белошейная гагара** (*Gavia pacifica*). А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) указывал, что чернозобые гагары, будучи обычными, все же менее многочисленны, чем краснозобые. В 1973–1974 гг. их гнезда «встречались в среднем на одном из каждых 13 озер», и в общей сложности были осмотрены 16 кладок. Эти данные мы интерпретируем как обитание в те годы 8–10 пар чернозобых и белошейных гагар на косе Беляка.

В 1986 г. на северной половине косы Беляка обитали 7 пар белошейных гагар (у всех найдены гнезда), в 1987 г. – 7 пар (5 гнезд), в 1988 г. – 7 пар (6 гнезд), в 2002 г. – 7 пар (гнезда найдены у 2 пар). Как видим, численность этого вида оставалась все годы на удивление стабильной.

**Белоклювая гагара** (*Gavia adamsii*). А.Я. Кондратьев указывал на гнездование 6–8 пар белоклювых гагар на косе Беляка в 1973–1974 гг., хотя за два года нашел всего 5 гнезд. В 1986–1988 гг. там же обитали ежегодно по 5 пар, у всех были найдены гнезда с

кладками (15 гнезд). В 2002 г. там размножались 7–8 пар, при этом у семи пар найдены гнезда с кладками. Следовательно, по сравнению с 1980-ми годами произошло небольшое увеличение числа размножавшихся птиц (рис. 1).

**Белошей** (*Anser canagicus*). А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) сообщил, что на косе Беляка (по-видимому, на всем ее пространстве) в 1973 г. гнездились 6 пар белошеев. В другой работе (Кречмар, Кондратьев, 1982) сказано, что там же плотность гнездования достигала 3 пар на 10 км<sup>2</sup>. В 1986 г. на северной лопасти косы нам удалось найти 7 гнезд этого гуся. В 1987 г. в первой половине июня учтены 12 пар и в последствии найдены 4 гнезда. В 1988 г. там обитали как минимум 10 пар, у которых найдены 8 гнезд (Томкович, Соловьев, 2000а). В начале июня 2002 г. там же держались 20 пар, но впоследствии из-за сильного пресса хищничества песцов удалось найти всего 2 гнезда. На основании этих не очень подробных сведений все-таки сложилось впечатление о некотором росте численности белошеев на гнездовании с 1970-х годов XX в. до начала XXI в.

**Американский лебедь** (*Cygnus columbianus columbianus*). В 1970-е годы американский лебедь был встречен на косе Беляка А.Я. Кондратьевым только однажды. К 1980-м годам лебеди уже не представляли там большой редкости, и в основании южной лопасти косы, по-видимому, одна пара гнездилась (Томкович, Соловьев, 2000а). В 2002 г. лебедей встречали на косе Беляка почти ежедневно в июне и изредка в июле, наблюдали конфликты пары и одиночной птицы 2 июня. Одна пара размножалась на северной лопасти косы, где выводок встречен 14 июля и при авиаобследовании 26 июля (И.А. Талденков, А.В. Кондратьев, *устн. сообщ.*). Таким образом, прослежено слабое, но отчетливое увеличение численности в популяции и начало размножения вида на косе.

**Морянка** (*Clangula hyemalis*). К сожалению, птиц этого вида не учитывали, и поэтому об их численности приходится судить по общим впечатлениям и косвенным данным. А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) писал: «наряду с обыкновенной гагой морянка – наиболее многочисленная из гнездящихся в окрестностях Колючинской губы уток». В 1972–1974 гг. им были осмотрены 15 гнезд морянок.

В 1986–1988 гг. морянки оставались очень обычными птицами, и поэтому им не уделяли должного внимания. Только в 1986 г. удалось, не прибегая к специальным поискам, осмотреть не менее 10 гнезд морянок на северной лопасти косы Беляка, хотя из-за высокого пресса хищничества ни одно из тех гнезд не

сохранилось до вылупления птенцов. Ситуация оказалась иной в 2002 г., когда морянки встречались еще почти повсеместно, но их обилие уже нельзя было назвать высоким. За лето трем исследователям удалось найти только одно гнездо морянки и встретить один выводок. Изменившаяся ситуация вряд ли определяется межгодовыми флуктуациями, поскольку этот вид отличается территориальным консерватизмом (например: Рябицев, 1993). Наши данные также подтверждают это: в 1988 г. на приморском озере был добыт самец морянки, окольцованный нами там же в предыдущем году. Следовательно, резкое снижение обилия морянок на косе Беляка к 2002 г. – отражение негативной популяционной тенденции.

**Канадский журавль** (*Grus canadensis*). На косе Беляка, по справедливому замечанию А.Я. Кондратьева (Кречмар и др., 1978), плотность журавлей ниже, чем в других местах вокруг Колючинской губы. Он считает, что в тундровой части косы (вероятно, на северной и южной ее лопастях) в 1973 г. гнездились 4 пары журавлей, а в 1974 г. – 6 пар.

В 1986 г. на северной лопасти косы мы наблюдали 4 пары журавлей (одна из них, скорее всего, не размножалась) и двух одиночных птиц, при этом осмотрены 2 гнезда и отловлен птенец у третьей пары. В 1987 и 1988 гг. гнезда или птенцов находили у двух пар ежегодно. В 2002 г. на косе обитали 4 пары и как минимум одна одиночная птица, найдены два гнезда и выводок. Изменений в плотности популяции за минувшие 30 лет не произошло.

**Тулес** (*Pluvialis squatarola*). А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) в 1973 г. на косе Беляка и на о. Южный в общей сложности насчитал 16 пар тулесов и «примерно столько же в 1974 г.», причем в характерных местообитаниях их гнезда можно было встретить через 700–800 м. В 1986 г. на косе Беляка учтены 5 пар размножавшихся тулесов (осмотрено 1 гнездо), в 1987 г. – 7 пар (4 гнезда), в 1988 г. – 7 пар (2 гнезда). Во время учета лопатней на о. Южный по периферии острова учитывали по 5 пар самцов тулеса в 1986 и 1987 гг., 4 – в 1988 г., т.е. даже в год максимального учета (1987) суммарное число потенциальных пар ( $n = 12$ ) на косе Беляка и о. Южный было несколько меньше, чем в 1970-е годы.

В 2002 г. на косе Беляка определенно гнездились 3 пары (осмотрено 1 гнездо, а в других парах издали видели самок, садившихся на гнезда), но встречали еще 2–3 пары, которые, возможно, успели потерять яйца (рис. 2). На о. Южный на прежнем разовом весеннем маршруте по периферии острова учтены максимум 3 пары (в одной «паре» пол птиц не установлен). Сле-

довательно, в общей сложности на косе и острове в этот год обитали как минимум 6 и как максимум 8–9 пар; иными словами, за 30 лет численность тулесов в районе исследований сократилась в 2,0–2,5 раза. О сокращении численности вида в регионе говорит и тот факт, что на побережье к востоку от косы Беляка на пространстве до мыса Сердце-Камень тулес гнездилися в 1971–1973 гг., когда были найдены его кладки и выводки (Луцюк, Сычев, 1974), однако размножавшиеся тулесы не были обнаружены при масштабных обследованиях этого пространства в 2002 г. (В.А. Бузун, Е.Е. Сыроечковский-мл., личн. сообщ., наши данные).

По крайней мере для самцов тулеса характерен значительный территориальный консерватизм. Окольцованных нами в 1987 г. птиц мы наблюдали размножавшимися в том же районе и на следующий год, а одного самца – даже в 2002 г. (Томкович, 2003).

**Галстучник** (*Charadrius hiaticula*). А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) считал галстучника очень обычным видом на побережьях Колочинской губы и за 3 года работ нашел там 11 гнезд этого вида. Мы не исключаем небольшой недооценки численности этих птиц при учетах на северной лопасти косы Беляка (без галечникового отрезка основания косы) в 1980-е годы и в 2002 г., однако при этом применены одинаковые подход и интенсивность обследования. В 1986 г. мы закартировали на косе 10 пар галстучников (у 4 найдены гнезда или птенцы), в 1987 г. – 9 пар (4), в 1988 г. – 8 пар (6). В 2002 г. там же обитали 16 пар, у пяти из которых найдены гнезда. Эта численность отмечена на протяжении 18 км береговой линии моря с пригодными местами обитания. Следовательно, численность вида заметно возросла в конце анализируемого периода (рис. 2).

**Камнешарка** (*Arenaria interpres*). Это один из самых обычных и заметных куликов приморской полосы тундр, хотя общая численность в связи со спорадичностью распространения бывает невелика (Кречмар и др., 1978; Кондратьев, 1982). За 3 года на косе Беляка и южнее, у небольшого мыса Ямрыккай, А.Я. Кондратьевым найдено 30 гнезд этого вида.

В 1986–1988 гг. на косе Беляка нами так же найдены в общей сложности 30 гнезд и выводков камнешарки. В 1986 г. там обитали как минимум 15 пар (найден 7 гнезд и выводков), еще в 8 пунктах птицы беспокоились у выводков в июле. В 1987 г. найдены 18 гнезд и выводков (в июле обитали только 2 выводка, остальные кладки яиц погибли), но дополнительно отмечены еще 7 возможно гнездившихся территориальных пар. В 1988 г. на косе обнаружены 5 гнезд,

одна из помеченных на них птиц позже найдена при выводке из повторной кладки; в июле дополнительно встречены птицы при 4 выводках; зарегистрированы еще 4 территориальные пары. Следовательно, в эти 3 года (1986–1988) на косе размножались как минимум 15, 18–25 и 9–13 пар соответственно. Следует отметить, что из 7 взрослых камнешарок, помеченных в 1986 г. на косе Беляка на гнездах или с птенцами, на следующий год наблюдали двух (одна гнездилась примерно там же, где и прежде, а вторую встретили на о. Южный).

В 2002 г. на косе Беляка в общей сложности в разные периоды учтены 20 пар камнешарок, которых мы считали местными гнездящимися, а не кочующими птицами. Найдено 8 гнезд. Таким образом, изменений численности птиц за 30-летний период не прослеживается.

**Лопатень** (*Eurynorhynchus pygmaeus*). Коса Беляка считалась основным местом размножения этого кулика в пределах видовой ареала (например: Кондратьев, 1982; Томкович, Соловьев, 2000б). За период с 1974 по 2002 г. на этой косе и на о. Южный численность лопатней сократилась в 5 раз, с 1980-х годов – в 2,5 раз. Ситуация детально рассмотрена в отдельной статье (Сыроечковский и др., 2010). Тот факт, что на косе Беляка в 2002 г. находили птиц, окольцованных там еще в 1987–1988 гг., свидетельствует о сильном территориальном консерватизме лопатней (Томкович, 2003).

**Белохвостый песочник** (*Calidris temminckii*). В 1970-е годы это был «обычный, хотя и немногочисленный гнездящийся вид», и 17. VI 1973 А.Я. Кондратьев учел на косе Беляка 12 токовавших самцов (Кречмар и др., 1978).

Нам удалось получить сведения о численности этого вида благодаря его распространению, локализованному в приморских участках косы Беляка и преимущественно на ее северо-западе. В 1986 г. мы наблюдали там 11 гнезд белохвостого песочника, и, судя по поведению птиц, предполагалось наличие еще 6. Число гнезд в 1987 г. составило не менее 10 (найден 8), в 1988 г. – 10 (найден 5), в 2002 г. – 19 (найден 13). В последнем сезоне учитывали за один день максимум 8 токовавших самцов. Возвращаемость птиц к прежнему месту размножения на косе Беляка оказалась низкой: в 1988 г. встречена самка, помеченная на гнезде цветными метками за год до того, и это был единственный возврат для 17 взрослых белохвостых песочников, окольцованных там в 1986–1987 гг. Небольшое увеличение обилия вида в 2002 г., возможно, отражает популяционный рост. Однако с учетом

непростой выявляемости птиц при гнездах, а также на фоне значительных межгодовых флуктуаций численности и низкой степени гнездового консерватизма птиц, нужны дополнительные данные для подтверждения этого предварительного вывода.

**Чернозобик** (*Calidris alpina*). Надежных оценок его обилия для этого вида на косе Беляка нет. А.Я. Кондратьев считал чернозобика «одним из самых многочисленных куликов» в окрестностях Колочинской губы и в приморских тундрах Чукотки, за 3 года работ он осмотрел 21 гнездо (Кречмар и др., 1978; Кондратьев, 1982). В 1986–1988 гг. чернозобики были сравнительно многочисленны на косе Беляка. В 1986, 1987 и 1988 гг. нами осмотрены 5, 8 и 9 гнезд соответственно. На участке детальных наблюдений за лопатнями площадью 70 га на северо-западе косы гнездились в разные годы 2–3 пары чернозобиков. По глазомерной оценке, с несколько большей плотностью они населяли болота внутренних частей косы. Как и для других частей ареала вида (например: Рябицев, 1993) для косы Беляка было установлено возвращение меченых птиц к местам прежнего размножения: из 22 взрослых чернозобиков, окольцованных в 1986–1987 гг. на гнездах или с птенцами на следующий год (годы) без специального поиска были вновь встречены 9 птиц (41%).

В 2002 г. чернозобики встречались существенно реже. На том же участке в 70 га обитала всего одна пара, и, по общему впечатлению, плотность птиц на косе составляла около 1 пары/км<sup>2</sup>. Всего на косе Беляка тремя исследователями найдены 4 гнезда при специальном интересе, проявленном в 2002 г. к этому виду. Чернозобика все еще можно было считать обычным, но уже никак не многочисленным куликом.

**Берингийский песочник** (*Calidris ptilocnemis*). Считается, что в Колочинской губе находится западный предел распространения этого кулика. А.Я. Кондратьев писал, что этот вид «довольно обычен на гнездовье в приморских тундрах» Чукотки (Кречмар и др., 1978), а также, что «кое-где вблизи Колочинской губы эти кулики не представляли редкости» (Кондратьев, 1982), и отмечал спорадичность распространения вида. За 3 года исследований на косе Беляка и несколько южнее им были осмотрены 2 гнезда с яйцами или птенцами и найден еще один выводок.

В 1986–1988 гг. берингийский песочник оказался редким видом косы Беляка и о. Южный (там размножались единичные пары), но за пределами косы, в ее основании, вид был более обычен. В общей сложности за 3 сезона на косе удалось обнаружить лишь две

семьи с птенцами этого вида, хотя, несомненно, там размножалось несколько большее число пар.

В 2002 г. берингийские песочники оказались сравнительно обычными по подходящим местообитаниям на всей косе Беляка и о. Южный. Их плотность была сходна с таковой у чернозобика (1,0–1,5 пар/км<sup>2</sup>) и, несмотря на повышенную гибель гнезд всех птиц, удалось найти одно гнездо на о. Южный, 4 гнезда с кладками и дополнительно птенцов в 4 выводках на косе Беляка, а также встретить еще нескольких птиц, явно беспокоившихся возле птенцов. Эти данные свидетельствуют о происходивших изменениях обилия берингийского песочника за рассматриваемый 30-летний период с депрессией численности, пришедшейся на 1980-е годы. Возможно, что отмечены разные этапы циклических флуктуаций численности вида, особо заметные на периферии ареала.

**Серебристая чайка** (*Larus argentatus vegae*). В 1973 г. на косе Беляка было две колонии серебристых чаек (21 и 25 пар) на островках и берегах тундровых озер, по одной на каждой из двух лопастей косы. Помимо них там же гнездились еще 15 пар чаек, в основном группами по 2–3 птицы (Кречмар и др., 1978). В 1980-е годы сохранялось такое же распределение крупных чаек на гнездовании. В колониях постоянно держались неразмножавшиеся птицы, а кроме того, после разорения гнезд серебристые чайки откладывали новые яйца, причем нередко в другие гнезда, поэтому мы учитывали максимальное единовременное число гнезд с кладками (или насиживавшими птицами) в той или иной колонии или группировке. На северной лопасти косы в 1986 г. гнездились как минимум 33 пары серебристых чаек (20 в большой колонии), в 1987 г. – 38 пар (20), в 1988 г. – 38 пар (18). В 2002 г. высокий пресс хищничества песцов (даже после схода льда на озерах эти звери вплавь ежедневно добирались до островков колонии) не позволил с уверенностью оценить число размножавшихся чаек, но в любом случае оно было ниже, чем в прежние годы. Мы насчитали всего 11 пар (5 в прежней большой колонии).

**Бургомистр** (*Larus hyperboreus*). В 1970-е годы бургомистры были очень обычны в приморской части косы Беляка, но не гнездились (Кречмар и др., 1978). В 1980-е годы этот вид уже размножался на севере косы Беляка: по 3–6 пар мы ежегодно учитывали в большой колонии серебристых чаек, и еще одна пара гнездилась каждый год на островке другого озера. Численность вида возросла к 2002 г., когда помимо 5 пар в прежней колонии были обнаружены 4 одиночные размножавшиеся пары на разных озе-

рах северной лопасти косы, вдобавок две пары явно собирались гнездиться (10 июня) в колонии чаек на южной лопасти косы, где их не было в прежние годы наблюдений. Таким образом, за анализируемый промежуток времени произошла экспансия бургомистра на равнинные (по крайней мере, приморские) водоемы Колочинской губы.

**Полярная крачка** (*Sterna paradisaea*). А.Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978) считал полярную крачку обычной гнездящейся птицей и за три сезона в 1972–1974 гг. нашел 43 гнезда этого вида. В 1980-е годы крачки оставались обычными размножавшимися птицами на песчаных и галечниковых внешних грядах и пляжах севера и запада косы Беляка. Без специальных учетов (попутно с другими работами) мы ежегодно находили несколько гнезд. На этом фоне разительно отличалась ситуация 2002 г., когда на косе Беляка загнездилась всего одна пара полярных крачек и других пар там не было. Еще одна пара с гнездовым поведением отмечена на о. Южный 11 июня.

### Обсуждение

На основании представленных материалов 18 перечисленных видов птиц можно распределить по разным группам, анализируя те изменения, которые произошли с их численностью на гнездовании на косе Беляка за 30-летний период (1973–2002).

Не удалось выявить каких-либо изменений у 3 видов: белошейной гагары, канадского журавля и камнешарки. Возможно, к этой категории относятся и некоторые другие виды, чьи зафиксированные изменения численности требуют подтверждения новыми фактами (чернозобая гагара, белошей, галстучник, белохвостый песочник, серебристая чайка).

Рост численности разной степени, по крайней мере по результатам последнего обследования, установлен у 8 видов птиц: чернозобой и белоклювой гагар, белошея, американского лебедя, галстучника, белохвостого и берингийского песочников, бургомистра. Для некоторых из этих видов имеются дополнительные сведения, подтверждающие положительную тенденцию на популяционном уровне. Так, по ранневесенним учетам на Аляске, на конец 1980-х годов пришелся период депрессии численности белошея, за которым последовал медленный рост популяции (Petersen et al., 1994 и др.). Поступала информация об увеличении численности лебедей на севере Чукотского полуострова в последние десятилетия (Железнов, Наумкин, 2000; Томкович, Соловьев, 2000а).

Снижение численности зарегистрировано у 7 видов: чернозобой гагары, морянки, тулеса, кулика-

лопатня, чернозобика, серебристой чайки и полярной крачки. Низкий показатель численности серебристой чайки мог быть результатом особенностей 2002 г., хотя не исключено также, что численность этого вида медленно сокращалась в течение XX в., поскольку в 1970-е годы серебристая чайка уже не гнездилась на о. Колочин, где размножалась в начале века (Кречмар и др., 1978). Падение численности остальных видов вызывает тревогу за их судьбу. Информация о неблагополучии в состоянии популяции кулика-лопатня появилась лишь в начале XXI в. (Tomkovich et al., 2002), причем это явление распространено широко в ареале вида. О сокращении численности краснозобой гагары и чернозобика имеются сведения с Аляски (например: Warnock, Gill, 1996; Barr et al., 2000), так что это явление, скорее всего, не локальное.

Краснозобая гагара – единственный вид гагар, сокративший численность за годы мониторинга на севере Чукотки, причем резко. На Аляске численность этого вида сократилась на 53% с 1977 по 1993 гг. (Groves et al. 1996). Как и чукотские птицы, краснозобые гагары севера Аляски совершают миграции вдоль азиатских берегов на зимовку в Японском море (J. Schmutz, личн. сообщ.), поэтому можно предположить, что они составляют единую географическую популяцию. Это наводит на мысль о том, что сокращение численности краснозобых гагар Чукотки и Аляски определяет один и тот же фактор, действующий на путях пролета или местах зимовки. Однако такому предположению противоречит тот факт, что сокращение численности произошло также у краснозобых гагар, размножающихся на западе Аляски и улетающих зимовать вдоль берегов Американского континента (J. Schmutz, личн. сообщ.). J. Schmutz (личн. сообщ.) считает, что причиной повсеместного падения численности краснозобых гагар в регионе Берингии может быть документированное изменение в морских экосистемах, поскольку среди всех гагар краснозобая в сезон размножения в наибольшей степени зависит в питании от морских рыб. Несомненно, что данный вопрос заслуживает специального изучения.

Виды чукотских куликов, проявившие снижение численности (кулик-лопатень, чернозобик и тулес), улетают зимовать вдоль тихоокеанского берега Азии. В Азию улетают зимовать сокращающие численность чернозобики с севера Аляски. Обращает на себя внимание тот факт, что другие виды куликов, у которых не отмечено падения численности (галстучник, камнешарка, белохвостый и берингийский песочники), определено или предположительно имеют иные места зимовки (Tomkovich, 2003). Не ис-

ключено, что причины деградации популяций трех перечисленных видов следует искать на азиатских зимовках. Вместе с тем для всех куликов, численность локальных группировок которых значительно снизилась в период 1973–2002 гг., характерна такая общая черта гнездовой биологии, как значительный территориальный консерватизм. Это указывает на то, что снижение численности может быть связано с процессами, происходящими на местах гнездования. Достаточно очевидным изменением условий окружающей среды на севере Чукотки за рассмотренный период было весенне-раннелетнее потепление. Однако механизм возможного негативного воздействия этого фактора на гнездящихся куликов остается невыясненным.

У тулеса на материковой Чукотке предполагается наличие двух популяций: южной (берингово-морской) и северной (северное побережье Чукотки) (Томкович и др., 2002). Интересно, что численность южной популяции в противоположность северной в последние десятилетия была стабильной или даже возрастала. Это различие может служить еще одним доказательством реальности существования двух популяций данного вида на Чукотке, а также косвенным свидетельством их зимовки в разных районах (к сожалению, сами места зимовки пока не установлены). Ситуация с популяционными тенденциями численности сходна у этого вида и у серебристой чайки, поскольку численность последнего упомянутого вида также определенно возросла в Анадырской низменности (*наши неопубликованные данные*)

при предполагаемом снижении на севере региона. Наконец, результаты данной работы демонстрируют не только возможность, но и важность оценок изменения обилия в популяциях птиц. Получив сведения о положительных или отрицательных тенденциях можно целенаправленно искать их причины и планировать дальнейшие исследования. Это позволит также облегчить поиск финансирования на подобные исследования. Хочется верить, что выявление негативных тенденций поможет своевременно проводить нейтрализацию вызывающих их факторов, что будет способствовать действенной охране птиц.

Наши исследования в 1986–1988 гг. были начаты при активной помощи А.Я. Кондратьева и стали возможными благодаря доставке к месту работы и вывозу экспедиционной группы за счет средств заповедника Остров Врангеля. Возможность визита в район исследований и выполнения там работ в 2002 г. в составе Арктической экспедиции Института проблем экологии и эволюции РАН была обеспечена ее начальником – Е.Е. Сыроечковским-мл. за счет средств грантов, выделенных японскими фондами Тойота и Кейданрен (Toyota Foundation & Keidanren Foundation), при частичном софинансировании из грантов Службы рыбы и дичи Аляски и японского фонда «Global Environment». В сборе полевого материала принимали участие В.А. Бузун, М. Кашиваги (Minoru Kashiwagi, Japan), В. Лиу (Weiting Liu, Taiwan), Дж. Маккаллум (James McCallum, United Kingdom), В.Б. Мастеров, И.А. Талденков. Всем перечисленным людям и организациям мы приносим искреннюю благодарность.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В. Водно-болотные угодья России. Т. 4. Водно-болотные угодья Северо-Востока России. М., 2001. 296 с.
- Железнов Н.К., Наумкин Д.В. Редкие виды гусеобразных на территории природно-этнического парка Берингия (Восточная Чукотка) // Казарка. Т. 6. М., 2000. С. 347–358.
- Кондратьев А.Я. Биология куликов в тундрах Северо-Востока Азии. М., 1982. 192 с.
- Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР. М., 1978. 194 с.
- Кречмар А.В., Кондратьев А.Я. Экология гнездования гуся-белошея (*Philacte canadica*) на севере Чукотского полуострова // Зоол. журн. Т. 61, вып. 2. М., 1982. С. 254–264.
- Луцок О.Б., Сычев Е.В. Материалы к изучению орнитофауны Чукотского полуострова // Биол. проблемы Севера. VI симпоз. Вып. I. Териология, орнитология, физиология животных (тез. докл.). Якутск, 1974. С. 147–150.
- Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург, 1993. 297 с.
- Соловьев М.Ю. Сравнительная экология гнездования гагар в приморских тундрах Чукотского полуострова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 6. С. 18–28.
- Сыроечковский-младший Е.Е., Томкович П.С., Бузун В.А., Лаппо Е.Г., Карху Х., Цёклер К. Новости в фауне куликов Чукотского полуострова // Кулики Восточной Европы и Северной Азии: изучение и охрана. Екатеринбург, 2004. С. 190–194.
- Сыроечковский Е.Е., Томкович П.С., Кашиваги М., Талденков И.А., Бузун В.А., Лаппо Е.Г., Цоклер К. Сокращение численности кулика-лопатня (*Eurynorhynchus pygmeus*) на севере Чукотки по данным мониторинга гнездовых группировок // Зоол. журн. 2010. Т. 89. Вып. 6. С. 712–723.
- Томкович П.С. Продолжительность жизни некоторых куликов Чукотки // Инф. материалы Рабочей группы по куликам. № 16. М., 2003. С. 55–56.
- Томкович П.С., Соловьев М.Ю. Охраняемые виды гусей и лебедей на севере Колочинской губы, Чукотский полуостров, в 1986–1988 гг. // Казарка. Т. 6. М., 2000а. С. 329–346.

- Томкович П.С., Соловьев М.Ю. Численность лопатня *Eurynorhynchus pygmaeus* на севере Колючинской губы (Чукотка) и методы учета вида на гнездовании // Русский орнит. журн. 2000б. Т. 9. Экспр.-вып. № 99. С. 3–10.
- Томкович П.С., Лалло Е.Г., Сыроечковский-младший Е.Е. Южная гнездовая группировка тулеса (*Pluvialis squatarola*) на Чукотке. Бюл МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 5. С. 3–8.
- Barr J.F., Eberl C., McIntyre J.W. Red-throated Loon (*Gavia stellata*) // The Birds of North America. N 513. Philadelphia, 2000. 28 p.
- Groves D.J., Rodney J.K., Hodges J.I., King J.G. 1996. Status and trends of loons populations summering in Alaska, 1971–1993 // Condor. Vol. 98. P. 189–195.
- Petersen M.R., Schmutz J.A., Rockwell R.F. Emperor Goose (*Chen canagica*) // The Birds of North America. N 97. Philadelphia, 1994. 20 p.
- Tomkovich P.S. List of wader species of Chukotka, northern Far East of Russia: their banding and migratory links // Stilt. 2003. Vol. 44. P. 29–43
- Tomkovich P.S., Syroechkovski E.E., Jr., Lallo E.G., Zöckler C. First indications of a sharp population decline in the globally threatened Spoon-billed Sandpiper, *Eurynorhynchus pygmaeus* // Bird Conservation International. 2002. Vol. 12. P. 1–18.
- Warnock N.D., Gill R.E. Dunlin (*Calidris alpina*) // The Birds of North America. N 203. Philadelphia, 1996. 24 p.

Поступила в редакцию 20.03.12

## LONG-TERM CHANGES IN ABUNDANCE OF SOME BIRD SPECIES IN THE NORTH OF KOLYUCHINSKAYA BAY, CHUKOTSKY PENINSULA

*P.S. Tomkovich, M.Y. Soloviev*

Information about long-term trends in abundance of avian populations have not been available for the north of the Chukotsky Peninsula, although these data are critically important for environmental assessment and conservational planning. In this study we analyzed data collected by A. Kondratiev in 1973–1974 (Krechmar et al. 1978, Kondratiev 1982) and by the authors in 1986–1988 and 2002 on the Belyaka Spit in Kolyuchinskaya Bay area. In total it was possible to make conclusions about changes in abundance of 18 species of birds. Abundance did not change in 3 species, Pacific Diver (*Gavia pacifica*), Sandhill Crane (*Grus canadensis*) and Turnstone (*Arenaria interpres*). Populations increased to different extent in 8 species: Black-throated Diver (*Gavia arctica*), White-billed Diver (*G. adamsii*), Emperor Goose (*Anser canagicus*), Tundra Swan (*Cygnus columbianus columbianus*), Common Ringed Plover (*Charadrius hiaticula*), Temminck's Stint (*Calidris temminckii*), Rock Sandpiper (*Calidris ptilocnemis*), and Glaucous Gull (*Larus hyperboreus*), and decreased in 7 species: Red-throated Diver (*Gavia stellata*), Long-tailed Duck (*Clangula hyemalis*), Grey Plover (*Pluvialis squatarola*), Spoon-billed Sandpiper (*Eurynorhynchus pygmaeus*), Dunlin (*Calidris alpina*), Herring Gull (*Larus argentatus vegae*) and Arctic Tern (*Sterna paradisaea*). Changes were small in 5 of these species (Black-throated Diver, Emperor Goose, Common Ringed Plover, Temminck's Stint, Herring Gull) and more data are required to judge with certainty about trends in their populations. Unquestionable pronounced decline in numbers was shown by populations of the Red-throated Diver, Grey Plover, Spoon-billed Sandpiper and Dunlin. It is noteworthy that all populations of waders with pronounced declines belong to East Asian/Australasian Flyway and can suffer from adverse impacts on non-breeding grounds there. At the same time a significant warming trend that occurred in Northern Chukotka in 1973–2002 in early summer period could contribute to recorded changes in bird populations.

**Key words:** Chukotka Region, Birds, abundance changes.

**Сведения об авторах:** Томкович Павел Станиславович – вед. науч. сотр. Научно-исследовательского зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (pst@zmmu.msu.ru); Соловьев Михаил Юрьевич – вед. науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (mikhail-soloviev@yandex.ru).

УДК. 598.243.3: 591.526

## ГНЕЗДОВАНИЕ КУЛИКА-СОРОКИ В СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УГОДЬЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.В. Свиридова, О.С. Гринченко

В XX и начале XXI вв. материковый подвид кулика-сороки (*Haematopus ostralegus longipes* Buturlin, 1910) был редок в Московской обл. Наибольшее число встреч этого кулика и всего три известные за последние полвека гнездовые находки приходятся на юго-восток Московской обл. и относятся к краю ближайшей устойчиво размножающейся гнездовой популяции кулика-сороки в среднем течении р. Ока в пределах Рязанской обл. В 2011 г. гнездование кулика-сороки обнаружено на северо-востоке Подмосковья в долине р. Хотча – небольшого притока Волги. Гнездо располагалось на пашне, довольно нехарактерном для этого вида местообитании в пределах ареала его распространения. В 2000-е годы этих птиц на северо-востоке Подмосковья отмечали также в нескольких местах долины р. Дубна – более крупного притока Волги, впадающего в нее в районе Московского моря. Последнее является известным местом гнездования кулика-сороки, ближайшим к месту найденного нами в северном Подмосковье гнезда, однако достоверные сведения о гнездовании там вида имеются лишь для середины XX в. По данным ряда исследователей, с конца 1990-х – начала 2000-х годов в Костромской, Владимирской, Ивановской и Нижегородской областях возрастает численность гнездящихся куликов-сорок в долине р. Волга и ее притоков. Возможно, обнаруженное в 2011 г. гнездование кулика-сороки в долине р. Хотча – не случайность, а первый сигнал о начале расселения вида как в северном Подмосковье, так и в Верхневолжье в пределах Ярославской и Тверской областей. Дальнейшее расселение этого кулика по Верхневолжью может происходить как по отмелям, косам и островам Волги и ее притоков, так и по прилегающим к ним сельскохозяйственным угодьям.

**Ключевые слова:** кулик-сорока, Московская область, гнездование, сельскохозяйственные угодья.

Кулика-сороку, встречающегося в Московской обл., относят к материковому подвиду (*Haematopus ostralegus longipes* Buturlin, 1910), который занесен в областную (Зубакин, 2008) и федеральную (Сарычев, 2001) Красные книги. Еще в 1960-е годы Е.С. Птушенко и А.А. Иноземцев (1968) на основании анализа участвовавших встреч птиц этого вида в гнездовое и внегнездовое время сделали предположение о начале расселения материкового подвида кулика-сороки к западу по территории Московской обл. Тем не менее заселения области этим куликом во второй половине XX столетия не произошло, встречи птиц в регионе оставались не ежегодными как в пролетное, так и в гнездовое время (Зубакин и др., 1986; Свиридова и др., 1998). Это касается прежде всего долины р. Ока, на берегах которой куликов-сорок во все годы встречали наиболее часто в весенне-летнее время (Птушенко, Иноземцев, 1968; Зубакин и др., 1986; Емельянов, 1998). Кроме того, возросшая еще в середине 1940-х годов численность этого кулика в долине среднего течения р. Ока в соседней Рязанской

обл. (Птушенко, Иноземцев, 1968), оставалась там относительно высокой вплоть до конца XX столетия (Иванчев, Котюков, 1999), что позволяло ожидать активного расселения и гнездования вида вдоль русла Оки и в пределах Московской обл.

Однако за последние полвека получены сведения лишь о трех находках гнезд кулика-сороки в Московской обл., две из которых относятся к левобережью р. Ока в Луховицком р-не (Птушенко, Иноземцев, 1968; Свиридова, Кольцов, 2005) и одна – к пойме Москвы-реки, относительно недалеко от места ее впадения в Оку (Шитиков, 1998). В первом случае гнездо располагалось в левобережье р. Ока близ пристани Ловцы в оставшемся неизвестным местообитании (Птушенко, Иноземцев, 1968). Во втором случае гнездо найдено на лишенном растительности участке дамбы, возвышающейся среди залитых полыми водами сельскохозяйственных угодий (Шитиков, 1998), в третьем – на выжженном палом до песка возвышенном бугре среди залитых полыми водами сенокосных лугов (Свиридова, Кольцов, 2005). В двух последних

случаях гнезда находились далеко от основного русла рек. Все эти находки сделаны недалеко от ближайшей устойчивой гнездовой группировки кулика-сороки в среднем течении Оки в пределах Рязанской обл. (Иванчев, Котюков, 1999). В других частях Московской обл. в 1990–2000-е годы нерегулярные и не ежегодные встречи единичных куликов-сорок в гнездовое время также относились либо к долине р. Ока, либо к прудам и полям фильтрации (Свиридова и др., 1998; Зубакин, 2008; База данных программы «Птицы Москвы и Подмосковья»).

В 1940-е годы гнездование кулика-сороки отмечали и вблизи северо-западной границы Московской обл. – на небольших сухих островках Московского моря (Иваньковского водохранилища) Тверской обл. (Третьяков, 1947). Более поздних литературных данных о гнездовании в этом районе кулика-сороки мы не обнаружили. Имеются лишь упоминания о резком сокращении численности птиц этого вида во второй половине XX в. в Тверской и Ярославской областях (Зиновьев, Николаев, 1990; Голубев, 2011). Ретроспективные сведения о гнездовании кулика-сороки на Московском море представляют для нас интерес, так как район наших исследований на северо-востоке Подмосковья расположен в непосредственной близости от этого водоема.

Постоянные наблюдения на северо-востоке Подмосковья проводили в весенне-летний и осенний периоды 1995–2011 гг. в пределах южной части Верхневолжской низменности, на стыке Талдомской возвышенности и Дубненско-Яхромской низины (Талдомский, север Дмитровского и Сергиево-Посадского районов Московской обл.). Южная граница района исследований проходит примерно по линии, ограниченной координатами 56°20' с.ш., 37°04' в.д.; 56°18' с.ш., 37°30' в.д.; 56°29' с.ш., 37°47' в.д. и 56°32' с.ш., 38°17' в.д., а северная совпадает с границами области. В разные годы обследованиями были охвачены от 180–200 до 300–350 км<sup>2</sup> незалесенных местообитаний указанного региона работ.

До 2011 г. на северо-востоке Подмосковья отмечали (не каждый год) по 1–3 кулика-сороки в весеннее время и в период послегнездовых кочевок. Впервые вид отмечен нами в районе исследований 17.V 1997, когда одна птица взлетела с берега пруда среди пастбищ у дер. Айбутово (Талдомский р-н) и с криками тревоги кружила над лугами близ автобусной остановки, где находились люди. Характер поведения птицы позволял предположить возможное наличие в окрестностях второй птицы и гнезда, однако тогда детальные наблюдения провести не было возможности,

а через неделю куликов-сорок там уже не было. Трех и двух птиц наблюдали соответственно 17. IV 2005 и 07. V 2005 по краю разливов р. Дубна близ дер. Нушполы на границе Талдомского и Сергиево-Посадского районов, а 16. V 2005 три кулика-сороки встречены в долине р. Яхрома (Дмитровский р-н). По сообщению В.В. Садчикова 1–5. VIII 2010 три птицы держались на пруду в дер. Никольское, расположенной недалеко от русла р. Дубна (Талдомский р-н). Лишь в 2011 г., в период с 21 по 25 апреля, наблюдали не единичных птиц, а стаю куликов-сорок из 23 особей на сырых после схода полых вод лугах в Нушпольской пойме.

Пару куликов-сорок отметили 28. IV 2011 у лужи, оставшейся на пашне после снеготаяния, недалеко от небольших разливов р. Хотча близ дер. Павловское (Талдомский р-н). В течение следующей недели этих птиц наблюдали кормившимися или отдыхавшими как на этой пашне, так и на прилегающем к разливам р. Хотча поле с озимыми зерновыми, а вечером 06. V 2011 видели, как самка села на гнездо, содержавшее в тот момент (в 21.00) 2 яйца. Гнездо оказалось расположенным на участке зяби, планировавшейся под посадку картофеля, где птиц отметили впервые 28. IV 2011. Самец в этот день активно отгонял кормившихся в окрестности гнезда сизых чаек, чего не наблюдали в предыдущие дни. Третье, последнее, яйцо было отложено в промежутке между 16.30 ч 08. V 2011 и 19.30 ч 09. V 2011. Размеры яиц (мм) и их масса (г) : 56,55×40,7 ( $m = 49$ ), 57,0×40,1 ( $m = 47,5$ ) и 57,3×40,0 ( $m = 48$ ). Гнездо было расположено на сыроватом возвышенном отвале земли, образовавшемся после вспашки. Гнездовая ямка имела диаметр и глубину соответственно около 135 и 48,5 мм; 9. V 2011 в ней в качестве выстилки присутствовали лишь несколько сухих корневищ злаков, а при осмотре 12. V 2011 уже имелись в небольшом числе и мелкие камушки. Вплоть до 29. V 2011 птицы насиживали кладку и держались преимущественно вблизи гнезда, активно атакуя приближавшихся пернатых хищников. Время от времени ненасиживавшая птица кормилась также на соседнем поле озимых. Гнездо было уничтожено в процессе распашки 01. VI 2011, за 5–7 дней до расчетной даты вылупления птенцов, и уже 02. VI 2011 птицы покинули этот район. Сельхозработники уничтожили гнездо случайно: при нашем общении с ними в мае они дали согласие начать пахоту на этом поле после вылупления птенцов, однако перепутали дату. Наш опыт показал, что необходимо предоставлять сельскохозяйственным предприятиям письменные рекомендации по срокам работ на участке расположения гнезда редкого вида даже в случаях полного со-

гласия сторон. Существенно, что найденное в 2011 г. гнездо располагалось в том же массиве сельскохозяйственных полей, где волновавшуюся птицу заметили в 1997 г. Кроме того, еще одного кулика-сороку, перелетевшего с пашни на левом берегу Нушпольской поймы на ее правый берег, наблюдали 03. VI 2011. Нельзя исключить, что и там на сельхозугодьях могла обитать пара птиц.

С конца 1990-х – начала 2000-х годов отмечено заметное увеличение численности гнездящихся куликов-сорок в восточных и северо-восточных областях Нечерноземного центра России – Костромской, Владимирской, Ивановской и Нижегородской (Зайцев, 2006; Преображенская, 2009; Сергеев, 2009; Ключевые орнитологические..., 2009; Бакка, 2010). Повышение численности наблюдается прежде всего в долине р. Волга и ее притоков – рек Унжа, Ветлуга, Ока, Клязьма и др. Однако такого же возрастания численности не отмечено на территории Верхневолжья в Ярославской обл., граничащей с районом наших исследований (Голубев, 2011). Нет репрезентативных данных и по Тверской обл., где в 2005 г. на 50 км побережья р. Волга насчитывали 6 пар куликов-сорок (Логинов, 2007). Тем не менее, возможно, найденное нами в 2011 г. гнездо и встречи крупной стаи куликов-сорок – не случайность, а один из сигналов о начале расселения вида как в северном Подмосковье, так и в Верхневолжье в пределах Ярославской и Тверской областей.

Известно, что кулик-сорока – выраженный стенобионт, а представители его материкового подвида предпочитают гнездиться на слабо закрепленных

растительностью песчаных косах, островах и отмелях в долинах крупных и средних рек (Сарычев, 2001). Однако гнездование куликов-сорок неоднократно отмечали и в сельскохозяйственных угодьях. Почти исключительно на пашнях этот вид гнезвился до 1950-х годов в Ивановской обл. (Герасимов и др., 2000), известно его поселение на картофельных полях в Костромской низине в 1980-е годы (Баландин, 1990). В последнее десятилетие в Ивановской обл. также отмечают случаи поселения вида на пашнях (В.Н. Мельников – *личн. сообщ.*), а в долине р. Ветлуга на юго-востоке Костромской обл. значительная часть гнездовой группировки вида, оцениваемой в 150 пар (Ключевые орнитологические..., 2009), заселяет именно сельскохозяйственные поля (В.О. Авданин – *личн. сообщ.*). Есть сведения о поселении куликов-сорок в сельскохозяйственных угодьях Кировской обл. (Сотников, 2002). Таким образом, дальнейшее расселение этого кулика по Верхневолжью и по северо-восточному Подмосковью может происходить не только по отмелям, косам и островам Волги и ее притоков, в том числе по рекам Дубна и Хотча, но и по прилегающим к ним сельскохозяйственным угодьям.

Пользуясь случаем, авторы выражают искреннюю благодарность всем друзьям и коллегам, участвовавшим в полевых исследованиях на северо-востоке Подмосковья, а также предоставившим свои неопубликованные сведения по соседним регионам. Особенно мы признательны В.О. Авданину, В.Н. Мельникову, А.В. Макарову, Д.Б. Кольцову, С.С. Скородумовой, В.В. Конторщикову и С.В. Волкову.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакка С.В. Распространение и численность кулика-сороки (*Haematopus ostralegus*) в Нижегородской области // Редкие виды живых организмов Нижегородской области. Сб. раб. мат-лов. комисс. по Красной книге Нижегородской области, вып. 2. Нижний Новгород, 2010. С. 167–174.
- Баландин В.О. Краткое сообщение о кулике-сороке в Костромской области // Сб.: Итоги изучения редких животных (Материалы к Красной книге). М., 1990. С. 57.
- Герасимов Ю.Н., Сальников Г.М., Буслаев С.В. Птицы Ивановской области. М., 2000. С. 34–42.
- Голубев С.В. Птицы Ярославского Поволжья и сопредельных регионов: история, современное состояние. Т. I. Неворобьиные (Non-passeriformes). Ярославль, 2011. С. 360–364.
- Зайцев В.А. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России. М., 2006. С. 136–137.
- Зиновьев В.И., Николаев В.И. О распространении и ландшафтной приуроченности редких видов птиц Калининской области // Редкие виды птиц центра Нечерноземья. Мат-лы совещ. «Современное состояние популяций редких гнездящихся птиц Нечерноземного центра СССР» (Пушино, 27–28 ноября 1989 г.). М., 1990. С. 36–38.
- Зубакин В.А. Кулик-сорока // Красная книга Московской области. 2-е изд. Отв. ред. Т.И. Варлыгина, В.А. Зубакин, Н.А. Соболев. М., 2008. С. 73.
- Зубакин В.А., Мищенко А.Л., Абоносимова Е.В., Волошина О.Н., Ковальковский С.Ю., Краснова Е.Д., Мозильнер А.А., Николаева Н.Г., Соболев Н.А., Суханова О.В., Шварц Е.А. Современное состояние некоторых редких видов птиц Московской области. Неворобьиные // Орнитология. Вып. 21. М., 1986. С. 77–93.
- Емельянов В.М. Кулик-сорока и малая крачка на юго-востоке Московской области // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. Материалы совещания «Редкие птицы центра европейской части России» (Москва, 25–26 января 1995). М., 1998. С. 180–181.

- Иванчев В.П., Котоков Ю.В. Численность и распространение гнездящихся куликов в Рязанской области // Гнездящиеся кулики Восточной Европы—2000, Т. 2, М., 1999. С. 35–41.
- Ключевые орнитологические территории России..., 2009 // Ключевые орнитологические территории международного значения в Европейской России. Интернет-карта—2009. Под ред. Т.В. Свиридовой. Москва, Союз охраны птиц России, 2009: <http://www.rbcu.ru/programs/93>. Использованы очерки следующих авторов: 1) Авданин В.О., 2009. КС-003 / Пойма реки Ветлуги; 2) Горюнов Е.А., Межнев А.П., 2009. РЯ-009/ Шиловское расширение поймы р.Ока. 3) Иванчев В.П., Межнев А.П., 2009. РЯ-010 / Солотчинское расширение поймы р. Ока.
- Логинов С.Б. Новые материалы по редким видам птиц Тверской области // Вестн. Тв. гос. ун-та (сер. биол. и экол.). Вып. 5. Тверь, 2007. С. 107–112.
- Преображенская Е.С. Численность некоторых редких видов птиц Приунженской тайги и ее изменения в 1978–2009 гг. // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. Мат-лы IV совещ. «Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России» (Москва, 12–13 декабря 2009 г.). М., 2009. С. 43–49.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М., 1968. С. 130–131.
- Сарычев В.С. Кулик-сорока // Красная книга Российской Федерации (животные). М., 2001. С. 499–501.
- Свиридова Т.В., Зубакин В.А., Волков С.В., Конторицков В.В. Гнездящиеся кулики Московской области: современная оценка численности // Гнездящиеся кулики Восточной Европы—2000. Т. 1. М., 1998. С. 34–41.
- Свиридова Т.В., Кольцов Д.Б. История природопользования и современное состояние птиц сельскохозяйственного ландшафта Дединовско-Белоомутской поймы (КОТР «Дединовская пойма р.Ока») // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий. Вып. 5., М., Союз охраны птиц России, 2005. С. 134–166.
- Сергеев М.А. Кулик-сорока в долине реки Клязьмы // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. Мат-лы IV совещ. «Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России» (Москва, 12–13 декабря 2009 г.). М., 2009. С. 296–298.
- Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Неворобьиные. Часть 2, Киров, 2002. С. 40–53.
- Третьяков Н.Н. Материалы к формированию фауны водоплавающих и околоводных птиц Московского моря // Очерки природы Подмоскovie. М., 1947. С. 188–229.
- Шутиков Д.А. О гнездовании кулика-сороки *Haematopus ostralegus* в Виноградовской пойме р. Москва // Русский орнитологический журнал, экспресс-выпуск № 47, 1998. С. 17.

Поступила в редакцию 24.11.11

## BREEDING OF THE OYSTERCATCHER ON AGRICULTURAL LANDS IN THE NORTH-EAST OF THE MOSCOW REGION

*T.V. Sviridova, O.S. Grinchenko*

Oystercatchers of the continental subspecies (*Haematopus ostralegus longipes* Buturlin, 1910) were rare visitors and breeders in the Moscow Region in the 20<sup>th</sup> century and early 21<sup>st</sup> century. A majority of observations of this wader and all three nesting records were made in the south-east of the Moscow Region close to the area of its stable breeding site in the middle reaches of the Oka River in the Ryazan Region. In 2011 a case of breeding of the Oystercatcher was recorded in the north-eastern part of the Moscow Region, in the Khotcha River valley, a small tributary of the upper Volga River. A nest was found on a ploughed field. In the 2000s, Oystercatchers were recorded in the north-east of the Moscow Region at several sites of the Dubna River valley, a larger tributary of the Volga River merging it near the Moscovskoye More water reservoir. Moscovskoye More is the closest to our study area known breeding site of the Oystercatcher, although the most recent confirmed breeding record was made there in the middle of the 20<sup>th</sup> century. According to several publications breeding numbers of Oystercatcher increased in late 1990s – early 2000s along the Volga River and its tributaries within the Kostroma, Vladimir, Ivanovo and Nizhny Novgorod administrative regions. It is possible that the breeding record of 2011 in the Khotcha River valley indicated a start of the species range expansion in the north of the Moscow Region and in the upper reaches of the Volga River within the Yaroslavl and Tver regions. This expansion can continue in the upper reaches of the Volga River by means of settling on shoal stretches, spits and islands of Volga and its tributaries, as well as on adjacent agricultural lands.

**Key words:** Oystercatcher, Moscow Region, breeding waders, agricultural lands.

**Сведения об авторах:** Свиридова Татьяна Владимировна – мл. науч. сотр. лаборатории экологии и управления поведением птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, канд. биол. наук (t-sviridova@yandex.ru); Гринченко Ольга Сергеевна – науч. сотр. Института Водных Проблем РАН (olga\_grinchenko@mail.ru).

УДК 591. 54-578.7

**К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМЕ МАССОВЫХ РАЗМНОЖЕНИЙ  
ШЕЛКОПРЯДА-МОНАШЕНКИ *LYMANTRIA MONACHA*  
(LEPIDOPTERA, LYMANTRIIDAE)  
В ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ**

С.А. Максимов, В.Н. Марущак

Описан механизм массового размножения шелкопряда-монашенки *L. monacha* (Linnaeus, 1758) на Урале. Под действием погодных факторов, в которых ключевую роль играет зимняя засуха, у сосен может нарушаться развитие нового поколения сосущих корней. В результате в сосновых насаждениях на четыре года появляется дефицит нитевидных тонких корней. Гусеницы монашенки, питающиеся хвоей кормового растения с недостатком сосущих корней, имеют повышенную выживаемость, что служит причиной роста численности вредителя. Насаждения с дефицитом нитевидных сосущих корней в дистальных отделах корневой системы становятся очагами массового размножения монашенки. Образование очагов массового размножения связано с нарушением самых начальных стадий развития тонких корней. На Урале средняя дата возникновения очагов массового размножения вредителя – 1–2 мая. Вспышка заканчивается, когда у кормовых растений восстанавливается нормальное количество тонких корней. В Центральной России шелкопряд-монашенка имеет такой же механизм массового размножения, что и на Урале.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, шелкопряд-монашенка, сосущие корни, зимняя засуха, вспышка массового размножения.

Динамика численности хвое-листогрызущих вредителей – один из наиболее сложных, недостаточно разработанных, полных противоречий и нерешенных проблем разделов лесной экологии (Szujеcki, 1987). Известный энтомолог Н.К. Старк назвал шелкопряда-монашенку «краеугольным камнем всей лесной энтомологии». В первой половине XX в. причина массового размножения монашенки считалась неразрешимой загадкой (Старк, 1931; Плотников, 1951). Модели динамики популяций шелкопряда-монашенки в своем историческом развитии прошли, как и теория динамики численности грызущих филлофагов в целом, через стадии паразитарной, климатической, трофо-климатической, трофической и биоценотической (синтетической) концепций. Однако даже последние их варианты нельзя признать удовлетворительными (Воронцов, 1984).

Со вспышками численности грызущих филлофагов, в том числе и монашенки, связан ряд проблем, ставших для исследователей камнем преткновения на всем протяжении развития лесной энтомологии. Так, массовое размножение первичных вредителей леса бывает приурочено к определенным насаждениям – очагам массового размножения, имеющим четко очерченные границы. В разных циклах динамики

численности конфигурация и расположение очагов никогда не совпадают, чему не найдено объяснения. При дефолиации насаждений выделяется много энергии (при окислении листвы или хвои), которая, очевидно, должна предварительно поступить в экосистему извне. Такое количество энергии способны дать только погодные факторы, однако мнения разных авторов о природе этих факторов сильно различаются и нередко даже взаимоисключают друг друга. Некоторые исследователи вообще отрицают наличие связи между образованием очагов и погодными условиями. Например, в Германии не обнаружено корреляции между вспышками массового размножения монашенки и погодными факторами, хотя систематические наблюдения за динамикой численности вредителя ведутся уже около 200 лет (Klimetzek, 1979). Существует описание развития типичной вспышки во времени (Ильинский, 1965; Szujеcki, 1987), которое фактически вводится как аксиома. В то же время протекание реальных вспышек, как правило, отличается от декларируемой схемы, что делает их непредсказуемыми. Нет единого мнения и во взглядах на то, как заканчиваются вспышки. Неясно, почему в одних насаждениях массовые размножения вредителя протекают часто, а в других никогда не происходит по-

вышения его численности. Возникает ощущение, что нерешенных проблем для относительно узкой области науки слишком много, и за их нагромождением стоит лишь какое-то одно неизвестное явление. Возможно, все перечисленные проблемы – проявление специфических особенностей пока еще не описанного механизма массового размножения. Эта мысль была высказана Н.А. Воронцовым на одной из его лекций.

Ключ к решению всех вышеназванных проблем, связанных с динамикой численности монашенки и других видов вредителей был найден В.И. Бенкевичем. При изучении динамики численности шелкопряда-монашенки в Московской обл. он обнаружил, что за четыре года до дефолиации сосновых насаждений вредителем наблюдаются жесткие зимы (морозная погода и небольшое количество осадков) в сочетании с теплым апрелем (Бенкевич, 1960). Так, В.И. Бенкевич впервые ввел в теорию динамики популяций монашенки необычную константу – 4 года. Этот результат настолько не соответствовал господствовавшим в то время представлениям о вспышках массового размножения, что на него никто не обратил внимания. В дальнейшем и сам автор переключился на другие темы и, по-видимому, больше не занимался динамикой популяций монашенки. В то же время результаты В.И. Бенкевича являются основополагающими для совершенно новой модели вспышек массового размножения шелкопряда-монашенки и в конечном итоге для новой парадигмы в теории динамики популяций грызущих филлофагов.

В 1986–2011 гг. мы изучали факторы динамики численности хвое-листогрызущих вредителей Урала. В ходе работы, отталкиваясь от результатов В.И. Бенкевича (1960), мы описали механизм массового размножения шелкопряда-монашенки. Он до сих пор не был известен науке. Ниже мы рассматриваем те аспекты механизма массового размножения вредителя, которые имеют отношение к открытию, сделанному В.И. Бенкевичем свыше 50 лет назад.

### Материал и методика

Работу проводили в основном на юго-востоке Свердловской, в восточной половине Челябинской и в Курганской областях. Эти районы относятся к Зауралью. В Зауралье очаги монашенки возникают в сосновых насаждениях от окрестностей г. Алапаевск в Свердловской обл. до южных пределов распространения сосновых лесов в Оренбургской обл. В зоне южной тайги восточной части Свердловской обл. сосновые насаждения доминируют, но и южнее, в лесостепной Курганской и в северной половине Челя-

бинской и даже в степной зоне юга Челябинской обл. сосновые боры широко распространены.

Методика работы включала в себя несколько разделов:

ежегодный мониторинг динамики численности монашенки на большом числе постоянных пробных площадей (до 30–40);

составление таблиц выживания вредителя на искусственно заселенных его кладками модельных деревьев;

наблюдения за динамикой таяния снега и прогревания почвы весной в сосновых насаждениях юга Свердловской обл.;

наблюдения за динамикой распускания почек и роста побегов сосны в апреле–мае;

получение образцов интактных корней сосны на постоянных пробных площадях (где это возможно).

Таблицы выживания шелкопряда-монашенки составляли по методике, описанной ранее. Она основана на том, что гусеницы вредителя, поднявшись в 1-м возрасте в крону и приступив к питанию, остаются на том же дереве до конца развития (Максимов, 1999).

Ежегодные учеты филлофага на постоянных пробных площадях велись в основном по бабочкам, которые во время массового лёта в конце июля сидят на коре сосен в нижней части стволов. На пробных площадях, расположенных недалеко от г. Екатеринбург, проводили также учеты гусениц монашенки 1–5-го возрастов на подросте сосны. Сведения о погоде были получены в библиотеке Уральского территориального управления по гидрометеорологии и контролю окружающей среды. Напрямую их использовать нельзя, поскольку образование очагов монашенки зависит от того, как происходит таяние снега и прогревание почвы в лесу (Максимов, Марущак, 2009б). Поэтому в 1997–2011 гг. в сосновых насаждениях Сысертского, Белоярского, Каменск-Уральского районов Свердловской обл., в Шарташском лесопарке Екатеринбурга, Ботаническом саду УрО РАН проводились наблюдения за динамикой таяния снега и прогревания почвы весной. Изучали факторы, которые оказывают влияние на тепловые свойства почвы в апреле–мае. Цель этих исследований заключалась в том, чтобы по данным метеостанций научиться определять, с какой скоростью прогревается почва в апреле–мае в сосновых насаждениях тех районов, где возникают очаги монашенки. В 2000–2011 гг. в Ботаническом саду УрО РАН и Шарташском лесопарке Екатеринбурга изучали зависимость между ходом среднесуточных температур и динамикой распускания почек и ростом побегов у сосны. Для получения образцов

интактных корней сосны на постоянных пробных площадях в 1997–2011 гг. использовали комбинацию методов монолита и отмывки (Колесников, 1972; Таршис, 2003).

### Результаты и их обсуждение

Чем же объясняется существование связанной со вспышками массового размножения монашенки четырехлетней константы, впервые обнаруженной В.И. Бенкевичем? На рис. 1 представлены результаты учетов шелкопряда-монашенки на постоянной пробной площади № 2 около с. Прорыв на юге Курганской обл. в 2002–2007 гг. По счастливой случайности именно в том насаждении, где проводились учеты плотности популяции вредителя, в 2003 г. возник очаг, и в 2006 г. деревья здесь были дефолированы на 60–70%. Следует заметить, что в 2006 г. бо́льшая часть особей филлофага погибла на стадии гусениц последних возрастов и предкуколки. Поэтому наклон графика изменился, так как учеты проводились по бабочкам (рис. 1). Если бы учеты велись по гусеницам 3–4-го возрастов, то график роста численности вредителя в 2003–2006 гг. представлял бы собой почти прямую линию. Следовательно, коэффициент размножения монашенки в 2003–2006 гг. оставался постоянным, равным приблизительно 9. В 2005 г. дефолиация составляла 6–7% и была незаметной для неспециалиста. В конце июня 2006 г. кроны деревьев стали редкими, и причину этого мог видеть каждый, так как много гусениц вредителя ползали по стволам и доедали хвою на подросте сосны. Такие неожиданно проявляющиеся свидетельства массового размножения вредителя в виде дефолиации деревьев В.И. Бенкевич (1960), используя терминологию эн-

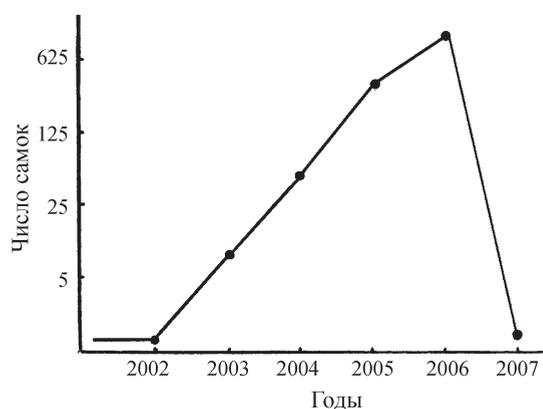


Рис. 1. Динамика численности шелкопряда-монашенки в сосновом насаждении около с. Прорыв на юге Курганской обл. в 2002–2007 гг. (по оси ординат указано число самок на 100 деревьев во время массового лёта)

томологов предыдущих поколений (Старк, 1931), назвал «массовыми появлениями». Этот термин следует признать крайне неудачным, способным легко ввести в заблуждение относительно сути явления. Тем не менее он используется и в самых последних работах (Бахвалов и др., 2010). На самом деле, в насаждении происходят какие-то важные изменения уже за четыре года до того, как оно заметно дефолируется вредителем, и они сохраняются в течение четырех лет (рис. 1). Дефолиация деревьев является лишь следствием этого события, произошедшего четыре года назад.

Представление о природе изменений в лесной экосистеме, обуславливающих возникновение очага массового размножения, могут дать таблицы выживания филлофага. В 1989 г. в центре Челябинской обл. возникли довольно интенсивные очаги монашенки. На модельных деревьях в тех насаждениях, где возникли очаги филлофага, в 1989 г. резко возросла выживаемость гусениц шелкопряда-монашенки (табл. 1). Очевидно, произошли изменения физиологического состояния кормовых растений, так что они стали благоприятными для питания гусениц вредителя. Кроме того, для очагов массового размножения монашенки характерно влияние апикального доминирования вершины на выживаемость гусениц (Максимов, 1999; Максимов, Марущак, 2009б). В интенсивных очагах и в неочаговых насаждениях гусеницы шелкопряда-монашенки распределены в кроне сосен равномерно, а когда интенсивность очага падает (уменьшается коэффициент размножения), они лучше выживают на нижних ветвях. В очагах невысокой интенсивности верхние молодые части кроны снабжаются водой за счет нижних ветвей, на которых происходит относительное повышение выживаемости гусениц вредителя (табл. 2). Это свидетельствует о том, что ведущим фактором «очагового» физиологического состояния кормовых растений в очагах монашенки служит недостаток водоснабжения.

В тот же период времени, когда работал В.И. Бенкевич, у сосны был обнаружен 4-летний биологический цикл. Средний срок жизни сосущих корней данной древесной породы оказался равным четырем годам (Орлов, Кошельков, 1971). Напрашивается вопрос, каким образом возникает дефицит тонких корней у кормового растения шелкопряда-монашенки. Вероятно, при образовании очагов массового размножения монашенки нарушается развитие нового поколения сосущих корней сосны, что и приводит к их недостатку в насаждении в течение последующих 4 лет. В 1996–2001 гг. мы провели наблюдения за состоянием активной части корневой системы кормовых расте-

Таблица 1

Таблица выживания шелкопряда-монашенки на модельном дереве № 7 в окрестностях дер. Борисовка в 1988–1989 гг. ( $P < 0,05$ )

Стадия развития шелкопряда-монашенки	Число гусениц на 100 побегов	
	1988 г.	1989 г.
1-го возраста	–	15,0±3,6
2-го возраста	7,8±3,1	15,8±3,3
3-го возраста	5,3±2,2	14,8±3,5
4-го возраста	1,2±0,4	15,0±3,5
5-го возраста	0,2±0,2	10,3±2,7
Число куколок и предкуколок на 100 побегов	0,0	8,4±2,2[3,0]*

\*В квадратных скобках указано число особей, погибших от паразитоидов и болезней.

Таблица 2

Распределение гусениц монашенки по высоте кроны на модельном дереве № 3 в окрестностях дер. Борисовка в 1989–1993 гг. ( $P < 0,05$ )

Год учета	Число гусениц 1–2-го возрастов на 100 побегов		
	нижняя часть кроны	средняя часть кроны	верхняя часть кроны
1989	29,5±5,5	33,8±6,1	31,3±7,0
1990	22,7±4,2	13,9±3,5	13,9±1,8
1991	7,3±2,5	2,6±0,7	–
1993	0,5±0,4	1,6±0,6	1,0±0,5

ний в очаге шелкопряда-монашенки севернее г. Реж (Свердловская обл.) в течение полного цикла динамики численности филофага. Как было установлено, в очагах монашенки у деревьев имеется дефицит нитевидных сосущих корней в слое почвы ниже 2–4 см от ее поверхности (Максимов, Марущак, 2011а). На рис. 2 показаны образцы интактных корней сосны, взятых в 2006 г. в очаге вредителя около с. Прорыв на глубине 5–10 см.

Какую роль при возникновении очагов монашенки играет антициклональный тип зимней погоды, который, по В.И. Бенкевичу (1960), предшествовал началу вспышек численности вредителя в Московской обл.? На юге Свердловской обл. мы провели прямые наблюдения за образованием очагов массового размножения шелкопряда-монашенки в 1996, 2000, 2004 гг. Жесткой была только зима 1996 г., а в 2000 и 2004 гг. зимы были мягкими. Однако во всех случаях в апреле довольно долго стояла солнечная погода с ночными заморозками, когда снег в лесу сошел, но почва еще не оттаяла. Такая погода вызывает обезвоживание древесных растений, называемое зимней засухой (Вальтер, 1982). Как это ни странно, возникновение очагов массового размножения мона-

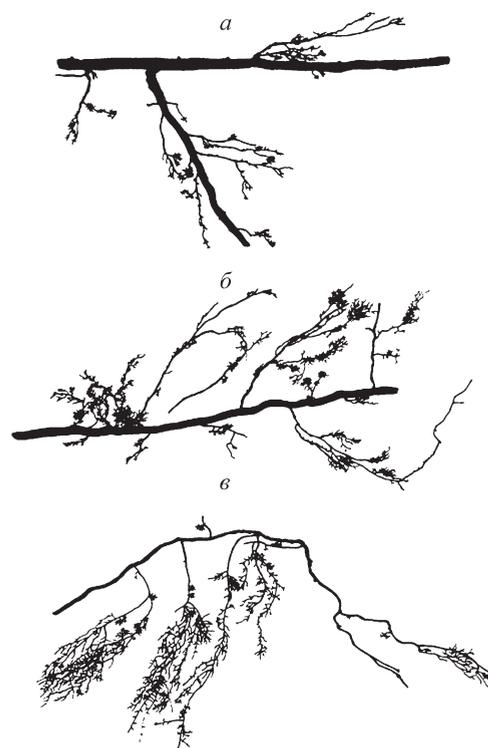


Рис. 2. Образцы корней сосны, взятые в 2006 г. около с. Прорыв на юге Курганской области в очаге монашенки на расстоянии 70 см от стволов (а), в неочаговом насаждении (б), около стволов (в)

шенки всегда связано с определенной датой. Существует не менее 8 методов, с помощью которых можно определить дату образования очагов шелкопряда-монашенки (Максимов, Марущак, 2009б).

К таким методам относится, например, наблюдение за динамикой прогревания почвы весной на большом числе постоянных пробных площадей в насаждениях с высокой вероятностью начала вспышек вредителя. Так, день 27 апреля 2000 г. был единственным жарким днем на Урале за всю весну. В этот день почва на постоянных пробных площадях в Сысертском р-не Свердловской обл. на ровных участках рельефа прогрелась до температуры выше +5,5°C (табл. 3), а по данным А.Я. Орлова и С.П. Кошелькова (1971) при температуре от +5 до +6°C начинается рост сосущих корней сосны. Затем произошло похолодание (табл. 3) с установлением снежного покрова, и весь май был необычайно влажным и холодным. Там, где почва 27 апреля 2000 г. прогрелась до критической температуры, началась вспышка массового размножения монашенки (рис. 3). На северных склонах холмов 27 апреля почва не успела прогреться до +5°C, а на южных она прогрелась до +5–6°C еще до 27 апреля. Здесь в 2000 г. и позднее не отмечалось роста численности вредителя. Отсюда можно сделать вывод, что очаги монашенки в 2000 г. на юге Свердловской обл. возникли 27 апреля, и их образование связано с самыми начальными фазами развития сосущих корней сосны. По нашим наблюдениям, 27 апреля 2000 г. на юге Свердловской обл. у древесных растений происходило интенсивное распускание почек. В дендрарии Ботанического сада УрО РАН голубые ели получили в этот день сильный солнечный ожог хвои, что считается проявлением зимней засухи (Вальтер, 1982). Очевидно, весной 2000 г. напряженность водного баланса у древесных растений на юге Свердловской обл. 27

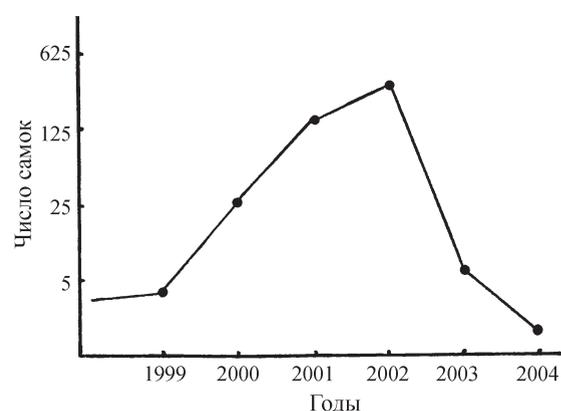


Рис. 3. Динамика численности шелкопряда-монашенки на постоянной пробной площади № 2 около пос. Двуреченск в Сысертском р-не Свердловской обл. в 1999–2004 гг. (по оси ординат указано число самок на 100 деревьев во время массового лёта)

апреля достигала точки максимума.

Очаг монашенки около с. Прорыв на юге Курганской обл. возник 9 мая 2003 г. К этому заключению приводит анализ погодных условий ноября–декабря 2002 г. и весны 2003 г., а также анализ проб корней сосны и особенностей очага. В 2002 г. первые две декады ноября на юге Курганской обл. были теплыми со среднесуточной температурой около 0°, а во 2-й декаде выпало довольно много осадков. В середине 3-й декады произошло резкое похолодание, выпал снег, глубина которого к концу ноября составила свыше 30 см. В конце ноября начались морозы до –20 и до –30°C, продолжавшиеся весь декабрь.

По нашим данным, при таких условиях почва в лесу замерзает, начиная от стволов деревьев, обладающих высокой теплопроводностью. Снег, являясь хорошим теплоизолятором, защищает почву от замерзания с поверхности. После превращения жидкой воды в лед давление водяного пара в почвенных капиллярах

Т а б л и ц а 3

Температура воздуха (метеостанция Сысерть) и почвы на постоянной пробной площади № 2 в окрестностях пос. Двуреченск на юге Свердловской обл. 25–30 апреля 2000 г.

Дата	Температура воздуха, °C			Температура почвы (°C) на глубине		
	средняя	максимальная	минимальная	10 см	20 см	30 см
25.04.2000	9,6	17,8	–0,1	0,2	0,0	0,0
26.04.2000	11,8	20,1	0,4	2,3	0,2	0,0
27.04.2000	16,1	25,3	5,6	5,9	5,0	3,5
28.04.2000	9,8	20,8	5,0	5,4	5,0	4,5
29.04.2000	2,3	7,0	–1,8	–	–	–
30.04.2000	2,7	8,3	–3,1	4,1	4,2	4,5

падает, и начинается движение воды по капиллярам к зоне замерзания, т.е. по горизонтали к стволам деревьев. Этот процесс приводит к формированию вокруг стволов сосен колец насыщенной льдом замерзшей почвы (до 1,0–1,5 м в диаметре и около ствола до 30–40 см в глубину), которые долго не оттаивают весной вследствие высокой теплоемкости льда.

Судя по данным метеостанции Звериноголовское, в 2003 г. снег в сосновом лесу на юге Курганской обл. мог растаять только в начале мая. А до 9 мая стояла прохладная погода с дневной температурой не выше +20°C. 9–10 мая произошло резкое потепление до +26 и +28°C, после чего стало снова прохладно. 9 мая 2003 г. верхний слой почвы в сосновом лесу мог прогреться до температуры выше +5–6°C, в то время как около стволов сосен на глубине около 30 см почва не должна была еще успеть оттаять. В приствольных кругах почва не должна была прогреться до +5–6°C и 10 мая. В результате в сосновом насаждении около с. Прорыв в 2003 г. возник недостаток нитевидных сосущих корней в дистальных частях корневой системы деревьев, в то время как в 2003–2006 гг. их дефицита в проксимальных отделах не появилось (рис. 2, а, б, в). По нашим наблюдениям, вспышки массового размножения сосновой совки *Panolis flammea* (Den. et Schiff., 1775) связаны с дефицитом сосущих корней у сосен в приствольных кругах (Максимов, Марущак, 2009а). Как и следовало ожидать, в очаге около с. Прорыв в 2003–2006 гг. росла численность только монашенки, а плотность популяции сосновой совки оставалась на межвспышечном уровне. В то же время на постоянных пробных площадях в Сысертском р-не, где 27 апреля 2000 г. почва прогрелась до температуры выше +5,5°C также и около стволов, в 2000 г. наряду с плотностью популяции монашенки начался рост численности сосновой совки, даже более быстрый, чем у первого вида. Приведенные выше соображения позволяют считать датой возникновения в 2003 г. очага шелкопряда-монашенки в окрестностях с. Прорыв 9 мая. Необходимо отметить, что май–июнь на юге Свердловской обл. в 2000 г. и на юге Курганской обл. в 2003 г. были влажными и нежаркими.

Мы определили даты начала вспышек численности монашенки, за которыми нам удалось пронаблюдать, а также вспышек, протекавших на Урале до начала наших исследований (об этом нам удалось получить достоверную информацию). Оказалось, что средняя дата образования очагов шелкопряда-монашенки на Урале – 1–2 мая (Максимов, Марущак, 2009б). Вероятно, в Московской обл. очаги

вредителя возникают приблизительно в середине апреля.

На Урале и в Западной Сибири возникновению очагов массового размножения шелкопряда-монашенки благоприятствуют 4 типа погодных сценариев (Максимов, Марущак, 2009б):

жесткая зима и очень быстрый переход от холодной к жаркой погоде в конце апреля или в начале мая;

очень влажная осень, сменяющаяся малоснежной или очень холодной зимой, что приводит к образованию долго не оттаивающего весной слоя почвы на глубине около 1 м, и быстрый переход к жаркой погоде в конце апреля или начале мая;

продолжительный период солнечной погоды с сильными ночными заморозками в апреле или первой половине мая и быстрый переход к жаркой погоде, при этом зима может быть мягкой;

влажный конец осени, выпадение толстого слоя снега в начале зимы с последующим периодом морозов, что приводит к образованию слоя льда вокруг оснований стволов, и быстрый переход к жаркой погоде в конце апреля или начале мая (зима в целом также может быть мягкой).

Судя по данным В.И. Бенкевича (1960), точно так же погодные сценарии благоприятствуют началу вспышек численности монашенки в европейской части России, в частности в Московской обл. Однако частота повторяемости ключевых для начала вспышек типов погодных ситуаций здесь наверняка заметно отличается от наблюдаемых на Урале. По-видимому, в европейской части России чаще реализуются сценарии 1-го и 2-го типов, которые с точки зрения методики, применявшейся В.И. Бенкевичем (1960), неразличимы. Роль солнечной и морозной зимней погоды заключается в том, что она вызывает зимнюю засуху у кормовых растений вредителя. Зимняя засуха повышает разность водных потенциалов между хвоей, побегами сосен и их корнями. Если при быстром переходе к жаркой погоде время начала массового роста сосущих корней и распускания почек кормового растения совпадает, то развитие корней ингибируется, что происходит за счет энергии разности водных потенциалов, созданной в течение предшествующего периода зимней засухи.

Приведенные в настоящей статье данные позволяют сделать следующие выводы. Под действием погодных факторов сосновые насаждения могут переходить в особое физиологическое состояние – «очаговое», причиной которого является появление у деревьев недостатка нитевидных сосущих корней в дистальных частях корневой системы (рис. 2). При питании хво-

ей растения-хозяина с дефицитом соответствующих сосущих корней у гусениц шелкопряда-монашенки повышается выживаемость в старших возрастах (табл. 1). Это служит причиной роста численности вредителя с постоянной скоростью в течение четырех лет (рис. 1). Насаждения с недостатком сосущих корней становятся очагами массового размножения. Образование очагов массового размножения связано с нарушением самых начальных стадий развития нового поколения сосущих корней (табл. 3, рис. 3). Для возникновения очагов достаточно одного дня жаркой погоды в апреле или начале мая (табл. 3). Все эти выводы могли быть сделаны В.И. Бенкевичем, если бы он продолжил свои исследования.

В.И. Бенкевич не рассматривал вопрос о том, что происходит на пятый год после начала вспышки. По нашим наблюдениям, на пятый год после возникновения очага у сосен восстанавливается нормальное количество тонких корней, и в конце 2-й декады июня происходит массовая гибель гусениц монашенки при питании (табл. 4).

Две особенности механизма массового размножения имеют ключевое значение для объяснения загадочных аспектов вспышек численности монашенки, перечисленных во введении к данной статье: ограниченность отрезка времени, в течение которого происходит образование очага, и 4-летний срок существования каждого отдельного «очагового состояния» насаждений. Как видно из представленных выше результатов, мнение исследователей о том, что возникновение очагов массового размножения шелкопряда-монашенки причинно связано с засухами в мае–июне (Обухов, 1894; Распопов, 1961; Ильинский, 1965; Марков, 1995; Бахвалов и др., 2010) ошибочно. Ошибались также авторы, приписывающие стимулирую-

щее воздействие на популяции монашенки влажной и прохладной погоды во время питания гусениц (Ханисламов и др., 1962). Если же рассматривать только наиболее крупные и интенсивные вспышки, такие как протекавшие на Урале в конце XIX или в середине XX вв. (Обухов, 1894; Распопов, 1961), то налицо определенная корреляция между образованием очагов вредителя и весенне-летними засухами. Однако эта корреляция не является следствием причинной связи. Она объясняется тем, что морозная и солнечная погода зимой и сухая погода в начале вегетационного периода определяется одними и теми же факторами атмосферной циркуляции (Сазонов, 1991).

Поскольку вспышки массового размножения монашенки в таких биотопах, как сосновые леса Зауралья, возникают часто, отдельные «очаговые состояния» сосновых насаждений нередко перекрываются. Мнение о 8-летней продолжительности вспышек численности вредителя (Ильинский, 1965) основано на наблюдениях за двумя-тремя наложившимися индивидуальными вспышками численности разной интенсивности, каждая из которых длилась 4 года. Кроме того, по нашим наблюдениям, на динамику численности филофага в его очагах и продолжительность вспышек оказывают влияние появления у кормовых растений дополнительных поколений сосущих корней со сроком жизни 1 год, «пересменка» поколений тонких корней у сосны, особенности смены поколений тонких корней в отдельных насаждениях и другие подобные факторы. Вспышки заканчиваются, когда у кормовых растений на смену дефектному приходит полноценное поколение сосущих корней, и у гусениц вредителя вследствие этого резко возрастает смертность при питании. «Пятнистость» при образовании очагов объясняется краткостью периода времени, в течение которого происходит их возникновение. По нашим данным, на тепловые свойства почвы весной в сосновых насаждениях наибольшее влияние оказывает капиллярное передвижение воды зимой, которое зависит от распределения осадков осенью и чутко реагирует даже на небольшие изменения толщины снежного покрова в ноябре–декабре. Поэтому пространственная картина динамики прогревания почвы каждый год другая, чем определяется уникальность картины расположения очагов массового размножения в случае их возникновения. Высокая вероятность начала вспышек массового размножения в некоторых насаждениях объясняется поверхностным расположением основной массы сосущих корней и более интенсивным ритмом смены поколений тонких корней у деревьев в таких насаждениях (Максимов,

Т а б л и ц а 4

**Выживание монашенки в 2008 г. на подросте сосны на постоянной пробной площади № 3 около г. Реж в очаге вредителя, возникшем в 2004 г. ( $P < 0,05$ )**

Стадия развития		Численность вредителя (число особей на 100 побегов)
Гусеницы	1-го возраста	14,3±3,5
	2-го возраста	12,6±3,1
	3-го возраста	9,4±2,8
	4-го возраста	2,4±0,7
	5-го возраста	0,6±0,1
Предкуколки и куколки		< 0,03

Марушак, 2011б). Таким образом, динамика численности шелкопряда-монашенки в очагах определяется множеством факторов, само существование которых невозможно даже себе представить до того, как установлен механизм массовых размножений вредителя.

Концепции динамики численности хвое-листогрызущих насекомых (трофическая, синтетическая и другие теории) различаются между собой в основном по тому, как они объясняют рост плотности популя-

ций вредителей при вспышках массового размножения. Описание механизма вспышек численности определенного вида филофагов само по себе не дает ответа на вопрос, почему его личинки имеют повышенную выживаемость в очагах массового размножения. Однако если рассмотреть механизмы массового размножения всех видов грызущих филофагов, то ответ становится очевидным (Максимов, Марушак, 2010).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахвалов С.А., Колтунов Е.В., Мартемьянов В.В. Факторы и экологические механизмы популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов. Новосибирск, 2010. С. 60–97.
- Бенкевич В.И. К вопросу о прогнозе массовых появлений *Ospesia monacha* L. (Lepidoptera, Liparidae) в Московской области // Энтومол. обозр. 1960. Т. 33. Вып. 4. С. 1321–1328.
- Вальтер Г. Геоботаника. М., 1982. С. 176–178.
- Воронцов А.И. Проблемы экологии лесных насекомых // Лесоведение. 1984. № 4. С. 3–11.
- Ильинский А.И. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое-листогрызущих вредителей в лесах СССР. М., 1965. С. 238–248.
- Колесников В.А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М., 1972. 152с.
- Максимов С.А. О причинах массовых размножений шелкопряда-монашенки // Экология. 1999. №1. С. 54–59.
- Максимов С.А., Марушак В.Н. Новый метод определения срока жизни сосущих корней у древесных пород // Ботанические сады в XXI в.: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения. Белгород, 2009а. С. 252–257.
- Максимов С.А., Марушак В.Н. Материалы к теории динамики популяций шелкопряда-монашенки // Аграрный вестник Урала. 2009б. № 11. С. 106–109.
- Максимов С.А., Марушак В.Н. Экологические ниши хвое-листогрызущих вредителей Урала // Наука, природа и общество. Мат-лы. Междунар. конф. Миасс–Екатеринбург, 2010. С. 137–140.
- Максимов С.А., Марушак В.Н. Вспышки массового размножения шелкопряда-монашенки и сосущие корни сосны // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI в. Мат-лы. Междунар. конф. СПб., 2011а. С. 98.
- Максимов С.А., Марушак В.Н. Мониторинг динамики численности грызущих филофагов как метод биоиндикации лесных экосистем (на примере непарного шелкопряда) // Биологический мониторинг природно-техногенных систем. Киров, 2011б. Ч. 1. С. 77–81.
- Марков В.А. Развитие шелкопряда-монашенки *Lymantria monacha* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) в период нарастания ее численности // Энтومол. обозр. 1995. Т. 74. Вып. 2. С. 323–341.
- Обухов А.Е. Монашенка, совка и пилильщики в дачах Кыштымского горного округа // Лесной журнал. 1894. № 5. С. 523–530.
- Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М., 1971. С. 28–71.
- Плотников В.И. Теоретические основы борьбы с вредными насекомыми // 2-я Экол. конф. по проблеме массовых размножений животных и их прогнозов. Киев, 1951. Ч. 3. С. 182–188.
- Распопов П.М. Динамика очагов массового размножения шелкопряда-монашенки и других вредителей леса в северо-западной части Челябинской области // Тр. Ильменского заповедника. Свердловск, 1961. Вып. 8. С. 169–182.
- Сазонов Б.И. Суровые зимы и засухи. Л., 1991. 240 с.
- Старк Н.К. Враги леса М.;Л., 1931. С. 141.
- Таршис Л.Г. Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург, 2003. С. 25–27.
- Ханисламов М.Г., Латышев Н.К., Яфаева З.Ш. Условия развития массовых размножений шелкопряда-монашенки в Башкирии // Исследования очагов вредителей леса Башкирии. Уфа, 1962. Т. 2. С. 5–31.
- Klimetzek D. Kieferninsekten in Süddeutschland: Eine historisch-entomologische Studie // Forstwissenschaftliches Centralblatt. 1979. В. 98. Н. 5. S. 277–280.
- Szujewski A. Ecology of forest insects. Warszawa, 1987. P. 162–218.

Поступила в редакцию 28.03.12

**ON THE OUTBREAK MECHANISM OF NUN MOTH *LYMANTRIA MONACHA*  
(L.) (LEPIDOPTERA, LYMANTRIIDAE) IN CENTRAL RUSSIA**

*S.A. Maximov, V.N. Marushchak*

Outbreak mechanism of nun moth *Lymantria monacha* (Linnaeus, 1758) in the Urals is described. Under the influence of weather factor combinations, in which key role play the winter drought, at the trees can be disturbed development of new generation of absorbing roots. This cause the appearance of filiform absorbing root deficiency in pine stands that continues 4 years. Nun moth caterpillars which feed on the host plant with deficiency of absorbing roots have increased survivorship that cause increase of pest abundance. Scots pine stands with deficiency of absorbing roots in distal parts of root system became outbreak foci of the pest. Formation of nun moth outbreak foci takes place in a very period short of time and connects with disturbance of the very initial development stages of absorbing roots. Average datum of nun moth outbreak foci formation in the Urals is 1–2 May. In Central Russia nun moth have the same outbreak mechanism, as such in the Urals.

**Key words:** Scots pine, nun moth, absorbing roots, winter drought, outbreaks.

**Сведения об авторах:** Максимов Сергей Алексеевич – науч. сотр. Ботанического сада Уральского отделения РАН, канд. биол. наук; Марущак Валерий Николаевич – науч. сотр. Ботанического сада Уральского отделения РАН, канд. с.-х. наук (valn-ma@yandex.ru).

УДК 595.773.1

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО СИСТЕМАТИКЕ И ФАУНЕ ВИДОВ РОДА *DOLICHOPUS* LATREILLE, 1797 (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE)

О.О. Маслова, О.П. Негрбов, О.В. Селиванова

Описан новый вид *Dolichopus spinuliformis* Maslova, Negrobov et Selivanova, sp.n. с Сахалина. Выделены лектотип и паралектотипы *Dolichopus basalis* Lw., у которого впервые изучена морфология гипопигия. *Dolichopus basalis* впервые указывается для Читинской и Иркутской областей, для Бурятии и Хабаровского края.

**Ключевые слова:** Diptera, Dolichopodidae, Сахалин, новый вид, новые данные по *Dolichopus basalis*.

Вид *Dolichopus basalis* Loew, 1859 описан Г. Левом (Loew, 1859) из Сибири, без точного обозначения места сбора – «Sibirische Exemplare».

Были исследованы типовые экземпляры *Dolichopus basalis*, хранящиеся в Берлинском университете (Humboldt-Universität zu Berlin). Изучены коллекции, относящиеся к этому виду Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ и кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского государственного университета.

Вид *Dolichopus basalis* Lw. в пределах рода отличается желтыми бедрами, светлыми постокулярными щетинками, простыми, не расширенными члениками ног, отсутствием апиковентральной щетинки на вершине передних голеней, наличием длинных вентральных щетинок на задних бедрах и почти полностью черными задними голеними (Negrobov et al., 2005). Лектотип и паралектотипы *Dolichopus basalis* выделяются в настоящей работе.

Lectotype: ♂, Этикетка: Chamar D. (Siberia) (pres. des.). Хребет Хамар-Дабан расположен вблизи оз. Байкал на территории Иркутской обл. и Бурятии. Paralectotypes: 2 ♂, 1 ♀, в том же месте.

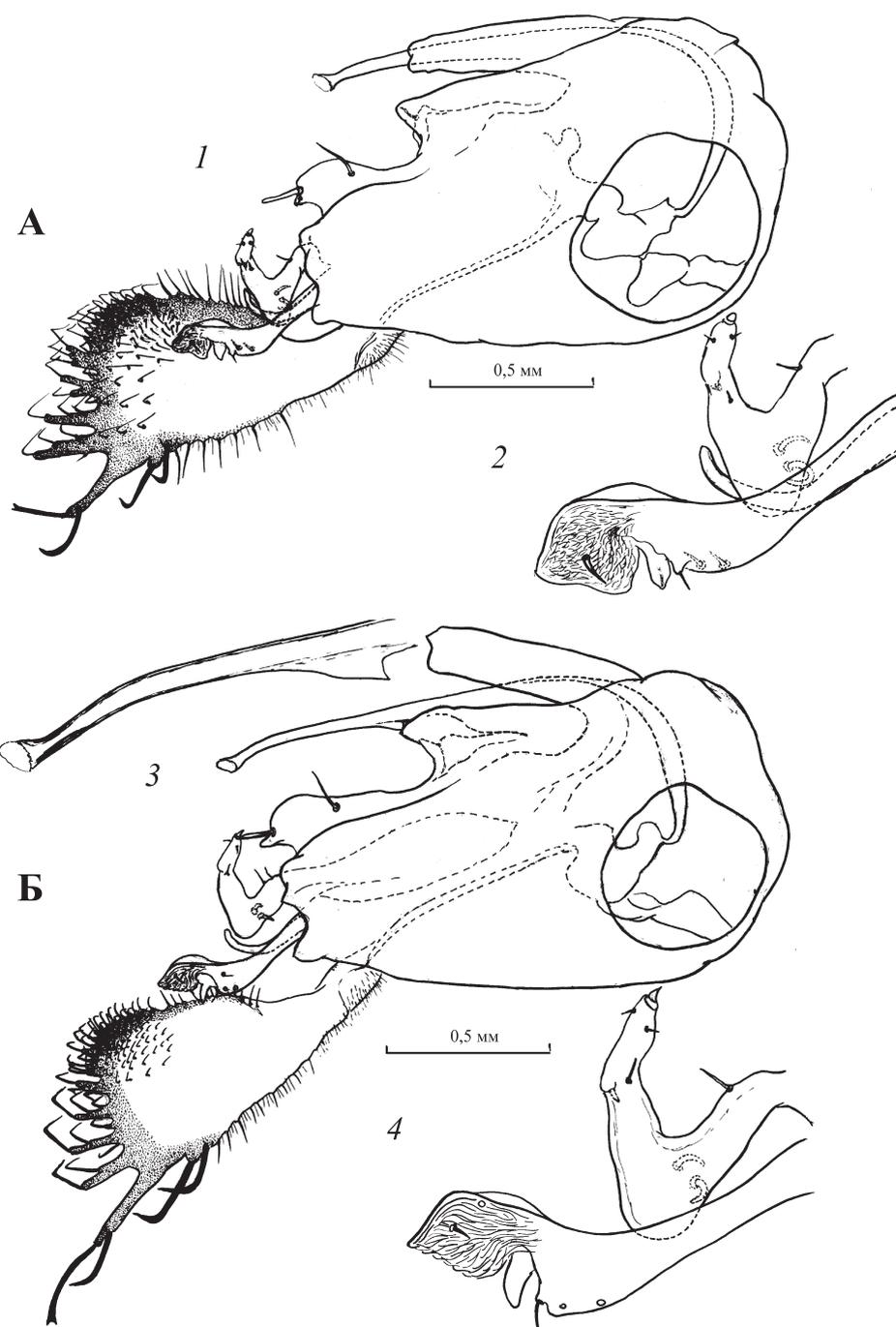
Впервые изучена морфология гипопигия *Dolichopus basalis* (рисунок, 1, 2). Гипандрий удлинённый, с широким угловидным выростом в средней части его вентральной стороны, длина более чем в 1,5 раза больше ширины. Сурстили широкие с 1 щетинкой у основания и 1 утолщенной щетинкой на вершине. Фаллус в средней части без зубца. Внутренняя лопасть гонопод коленообразно изогнутая, с мелкими щетинками и короткой утолщенной щетинкой на вершине. Внешняя лопасть гонопод расширена на вершине, с дорсальной стороны в вершинной поло-

вине с зубовидными отростками. Церки удлинённо-овальные, беловато-желтые, по краю с черной каймой и серповидными щетинками. Ниже приводится описание нового вида с о. Сахалин.

### *Dolichopus spinuliformis* Maslova, Negrobov et Selivanova, sp.n.

**Описание.** (рисунок, 3, 4). Самец. Лицо серебристо-белое с незначительным желтоватым оттенком, блестящее, без волосков, не доходит до нижнего края глаз, его ширина в средней части примерно равна ширине 3-го членика усиков. Хоботок темно-бурый. Пальпы желтые с черными волосками, в незначительной серебристой пыльце. Лоб темно-зеленый с бронзовым оттенком, блестящий, по краям в пыльце. Усики черные, 1-й членик снизу желтый. 3-й членик усиков почковидный, с заостренной вершиной, его длина больше ширины. Ариста расположена в середине дорсальной поверхности 3-го членика усиков, на вершине не расширенная. Соотношение длины 3-го членика усика и его ширины и длины аристы составляет 1,4:1,0:4,0. Постокулярные щетинки снизу светло-желтые.

Грудь зеленая с бронзовым оттенком. Среднеспинка металлически блестящая с бронзовым оттенком, плевры груди в серой пыльце. Проплевры внизу с одной крепкой черной щетинкой и двумя группами мелких светлых волосков. Передние тазики желтые с белыми волосками, на вершине с черными щетинками. Средние и задние тазики темные, на вершине желтые с черными щетинками и волосками, средние тазики с передней стороны с мелкими светлыми щетинками. Бедра, передние и средние голени, задние



А. *Dolichopus basalis*: 1 – гипопигий, 2 – гоноподы; Б. *Dolichopus spinuliformis*, sp.n.:  
3 – гипопигий, 4 – гоноподы

голены у самого основания, 1–3-е членики передних лапок, 1-й членик средних лапок желтые. Вершины передних лапок, большая часть средних лапок (вершина 1-го членика и 2–5-е членики средних лапок), задние голени и задние лапки темные, пульвиллы белые. Задние бедра у вершины с дорсальной стороны с темным пятном. Средние и задние бедра с одной

крепкой предвершинной щетинкой. Задние бедра с длинными желтыми щетинками с вентральной стороны, длина которых в средней части примерно равна ширине бедра. Передние голени без длинной апиковентральной щетинки, с тремя переднедорсальными, двумя заднедорсальными и двумя-тремя задневентральными щетинками; 5-й членик перед-

них лапок едва расширен. Соотношение длины передних голеней и длины члеников передних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 7,2:3,8:2,1:1,7:0,9:0,8. Средние голени с пятью переднедорсальными, двумя заднедорсальными, двумя передневентральными и одной задневентральной щетинками; 1-й членик средних лапок с одной крепкой щетинкой с дорсальной стороны и несколькими мелкими щетинками. Соотношение длины средних голеней и длины члеников средних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 10,0:5,7:2,8:2,2:1,7:0,9. Задние голени искривлены, утолщены, особенно сильно в основной трети голени, в основной трети с внутренней стороны с площадкой, лишенной волосков, на вершине с длинной белой дорсальной кривой щелью – тиббиальным органом, с пятью переднедорсальными и шестью заднедорсальными щетинками, с семью мелкими вентральными щетинками; 1-й членик задних лапок с четырьмя-пятью крепкими щетинками. Соотношение длины задних голеней и длины члеников задних лапок (с 1-го по 5-й) составляет 10,2:5,0:4,7:2,4:1,8:1,3.

Крылья затемнены особенно интенсивно в передней части и вдоль жилок. Костальная жилка у вершины субкостальной жилки с длинным овальным утолщением.  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  у вершины едва сходящиеся.  $M_{1+2}$  в вершинной части слабо изогнутая, без рудиментарной  $M_2$ . Соотношение длины отрезка костальной жилки между  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  и отрезка той же жилки между  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  составляет 1,8:0,9. Вершинный отрезок  $M_{3+4}$  длиннее задней поперечной жилки (соотношение составляет 3,2:1,8). Анальный угол тупой. Закрыловые чешуйки желтые с черными волосками. Жужжальца желтые.

Брюшко металлически-зеленое, блестящее с бронзовыми полосами в задней части сегментов, по бокам с серебристо-белой пылью. Сурстили темно-желтые, узкие, овальной формы, с заостренной вершиной, с крепкой щетинкой на вершине. Церки желтые, на вершине с широкой черной каймой, на вершине с зазубренными краями и с серповидными щетинками, их длина значительно меньше длины эпандрия.

Самка не известна.

Длина тела 5,5–6,0 мм, длина крыла 5,0–5,5 мм.

Голотип: ♂, Сахалин, 32 км восточнее Александровска, поселок Тымовский, 16.07.1982 (Шамшев). Паратипы: 2 ♂♂, Сахалин, 12 км западнее Долинска, 24.07.1982 (Шамшев), 1 ♂, Сахалин, 20 км южнее Южно-Сахалинска, поселок Дачное, 25.07.1982

(Шамшев), 3 ♂♂, Сахалин, Южно-Сахалинск, 22.07.1956 (Виолович).

Типы хранятся в коллекции Зоологического института РАН, 1 паратип в коллекции Воронежского университета

### Дифференциальный диагноз

***Dolichopus spinuliformis*, sp.n.** Третий членик усиков в длину больше своей ширины. Задние бедра снизу с желтыми щетинками. Задние голени у самого основания желтые. Фаллус в средней части с треугольным вентральным зубцом. Апикальная часть церок на вершине почти прямая.

***Dolichopus basalis* Lw.** Длина 3-го членика усиков меньше своей ширины. Задние бедра снизу с черными щетинками. Задние голени полностью черные. Фаллус без вентрального зубца. Апикальная часть церок на вершине округлая.

Вид *Dolichopus basalis* был указан в России для Амурской обл. и Камчатки (Stackelberg, 1930), а так же для Магаданской обл. (Негробов, Чалая, 1991). Имеется ряд публикаций, в которых данный вид отмечен для ряда территорий России без подтверждения коллекционными материалами. Указание этого вида для Сахалина относится к новому виду, который описывается в этой работе.

### Новые данные по фауне *Dolichopus basalis* России

***Dolichopus basalis* Lw.** 1 ♂, Иркутская обл., окрестности Иркутска, 24–26.06.1911 (Усова); 1 ♂, Забайкалье, 17.06.1928 (Михно); 6 ♂♂, Бурятия, Баргузинский государственный заповедник, Давше, 18–20.07.1965 (Негробов); 2 ♂♂, 8–12.07.1911, Пронино, окрестности Витима (возможно Бурятия) (Розенталь); 1 ♂, Chita area, Kyra distr., Sokhondo State reserve, upper Bukukun river, Verkhnij Bukukun mine, 1650–1750 m. (Gladca Vicu); 1 ♂, 1 ♀, 1–14.08.1911, Хабаровский край, порт Аян (Солдатов); 1 ♂, окрестности Хабаровска, разнотравье у ручья, 22.07.1971 (Негробов); 1 ♂, Хабаровский край, пос. Высокогорный, опушка леса, 5.08.1971 (Негробов); 6 ♂♂, Магаданская обл., 18 км севернее пос. Оротукан, луг, разнотравье, 10.07.1981 (Лебедев); 1 ♂, Амурская обл., Зея, 30.07.1981 (Горбунов); 1 ♂, 20.08.1932, Камчатка, Усть-Камчатск (Бордонос); 1 ♂, 2 ♀♀, Камчатка, 7–8.07.1909, 27.07.1909 (Верещагин). Данный вид впервые отмечается для Читинской и Иркутской областей, а так же для Бурятии и Хабаровского края.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Негробов О.П., Чалая О.Н.* Долихоподиды (Dolichopodidae, Diptera) Северо-Восточной части СССР // Энтомологические исследования на Северо-Востоке СССР. Магадан, 1991. С. 66–80.
- Negrobov O.P., Radionova S.Ju., Maslova O.O., Selivanova O.V.* Key to the males of the Palearctic species of the genus *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae) // Int. J. Dipterol. Res. 2005. Bd.16. N 2. P. 133–146.
- Loew H.* Nachtäge zu den Dolichopodidae // Neue Beiträge zur Kenntnis der Dipteren. Berlin, 1859. 50 S.
- Stackelberg A.A.* Dolichopodidae // E. Lindner. Fliegen der Palearktischen Region. Dolichopodidae. 1930. Lief. 51. 64 S.

Поступила в редакцию 15.07.11.

NEW DATA ON SYSTEMATIC AND FAUNA OF THE GENUS  
*DOLICHOPUS* LATREILLE, 1797 (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE)

*O.O. Maslova, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova*

A new species *Dolichopus spinuliformis* Maslova, Negrobov et Selivanova, sp.n. is described from Sakhalin. Lectotype and paralectotypes *Dolichopus basalis* Lw., are allocated at which the morphology hypopygium for the first time is studied. The species *Dolichopus basalis* is found for the first time for the Chita and Irkutsk areas, and as for Buryatiya and Khabarovsk territory.

**Key words:** Diptera, Dolichopodidae, Sakhalin, new species, *Dolichopus basalis* (new data).

**Сведения об авторах:** *Маслова Ольга Олеговна* – доцент Воронежского государственного университета, канд. биол. наук (negrobov@list.ru); *Негробов Олег Павлович* – профессор Воронежского государственного университета, докт. биол. наук (negrobov@list.ru); *Селиванова Ольга Владимировна* – зав. лабораторией биоразнообразия Воронежского государственного университета, канд. биол. наук (negrobov@list.ru).

От редакции:

В этом выпуске журнала помещен исправленный вариант статьи О.О. Масловой, О.П. Негробова, О.В. Селивановой «Новые данные по систематике и фауне видов рода *Dolichopus* Latreille, 1797 (Diptera, Dolichopodidae)». К сожалению, из-за недоразумения она была напечатана ранее (Бюл. МОИП, биол. 2012. Вып. 1. Т. 117. С. 81–84) в искаженном виде. Предлагаемая в настоящем выпуске статья полностью заменяет непригодную и имеет дату опубликования Бюл. МОИП, биол. 2012. Вып. 6. Приносим авторам свои извинения.  
Редакция.

УДК 581.4 575.2

## О РОЛИ ВНУТРИИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ РОДА *DRABA* L.

*О.В. Григорьева, В.Г. Черданцев*

Анализ природной внутривидовой изменчивости нормального морфогенеза побегов, а также внутри- и межпопуляционной изменчивости количественно-морфологических характеристик растения и отдельных побегов, эволюцию жизненных форм крупок (*Draba* L.) удалось представить в виде последовательности этапов реорганизации изменчивости на основе взаимодействия ее индивидуальной (between-individual) и внутрииндивидуальной (within-individual) компонент. Индивидуальную компоненту изменчивости оценивали, подсчитывая число генеративных и вегетативных модулей (modules) у растений данной выборки, понимая под генеративным модулем генеративный побег вместе с образуемыми им побегами возобновления (innovation shoots). Внутрииндивидуальную компоненту оценивали на основе изменчивости размерных характеристик соцветия и побегов возобновления в пределах каждого генеративного модуля, какому бы растению он ни принадлежал. Во всех случаях, когда с помощью факторного анализа между компонентами обнаруживалось взаимодействие, оно оказывалось конкурентным: между числом модулей растения (number of the plant modules) и размерными характеристиками генеративного модуля обнаруживалась отрицательная связь. В зависимости от жизненной формы (life form) такая связь могла наблюдаться во всем диапазоне нормальной изменчивости или на его краю при ухудшении условий произрастания, или, наконец, в случаях внутривидовой изменчивости полиморфизма. Взаимоотношения между индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивостью прослежены для двух направлений эволюции жизненных форм. На пути становления монокарпиков (monocarps) сокращается число модулей растения, а у большинства пазушных побегов процесс созревания флоральной меристемы смещается на более ранние этапы их морфогенеза, что ведет к преобразованию побегов возобновления в паракладию (paracladia). На пути становления многолетних форм (perennial forms) число модулей растения возрастает без отрицательного влияния на репродукцию, благодаря автономизации их развития за счет укоренения побегов. В обоих случаях основным фактором эволюции является инадаптивная конкуренция между одновременно присутствующими на растении материнскими и дочерними побегами. Она частично устраняется путем увеличения диаметра розетки материнских побегов, после чего пути эволюции расходятся. Сохранение крупных розеток делает неизбежными смещение морфогенеза верхних пазушных побегов в сторону образования паракладий и редукцию нижних побегов (путь к монокарпии), а при некотором уменьшении размера розеток паракладию редуцируются (или не образуются), и усиливается развитие побегов возобновления (путь к многолетникам). Благодаря взаимодействию индивидуальной и внутрииндивидуальной компонент изменчивости, внутрииндивидуальная изменчивость оказывается материалом обычного дарвиновского отбора.

**Ключевые слова:** внутрииндивидуальная изменчивость, морфологическая эволюция, крупки, модульная структура, факторный анализ, побеги, количественно-морфологические признаки.

В количественной генетике внутрииндивидуальную изменчивость повторяющихся структур, которые ботаники чаще называют модулями (Нотов, 1999; Жмылев и др., 2002), а зоологи – сериально-гомологичными структурами (Шмальгаузен, 1947; Van Valen, 1982), относят к средовой компоненте фенотипической изменчивости (Falconer, 1981). Исходя

из этого возможность естественного отбора по внутрииндивидуальным различиям никогда не рассматривалась всерьез и считалась противоречащей самим основам генетической теории эволюции, несмотря на то что идея внутрииндивидуального отбора («борьбы зачатков») была высказана одним из ее основателей (Weismann, 1892).

Между тем, учитывая взаимодействие генотипа со средой, между отбором особей на основе их индивидуальных различий и отбором частей организма на основе внутрииндивидуальной изменчивости нельзя провести отчетливую границу.

Современная количественная генетика допускает, что не только для искусственного, но и для естественного отбора может быть достаточно индивидуальных различий в широте нормы реакции фенотипических признаков, если аддитивная генетическая компонента этих различий хоть немного отличалась от нуля (Waddington, 1961; Grether, 2002). В этом случае отбор основан на взаимодействии генетической и средовой компонент индивидуальной изменчивости, и классические опыты с генетической ассимиляцией средовых модификаций фенотипа доказывают его эффективность (Waddington, 1961).

Аналогичное взаимодействие может возникать между индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивостью, если повторяющиеся единицы (модули) организма имеют разное соотношение генетической и средовой компонент изменчивости, различаясь широтой нормы реакции генов, контролирующих их развитие (van Valen, 1982). Исходя из этого абсолютная величина фенотипической изменчивости, характеризуемая обычно величиной коэффициентов вариации одних и тех же количественных признаков разных модулей, служит критерием, позволяющим судить, имеют ли внутрииндивидуальные различия модулей отличную от нуля генетическую компоненту изменчивости (Falconer, 1981; Cherdantsev, Scobeyeva, 2009). Если при прочих равных условиях эта изменчивость различна, то уже нельзя сказать, что одни и те же характеристики разных модулей одного и того же организма, или какой-либо из его структур, являются не более чем средовыми модификациями одной и той же генетической программы развития. В этом случае мы имеем право ожидать, что особи, отличающиеся друг от друга *только* на уровне внутрииндивидуальной изменчивости, генетически различны, а значит, существует связь между внутрииндивидуальными и межиндивидуальными различиями.

В морфогенезе животных характер изменчивости гомологичных элементов структуры зависит от пространственно-временного порядка их формирования, и потому различен как в разных частях формирующейся из них структуры, так и на разных этапах ее развития (Cherdantsev, Scobeyeva, 1994; 2009; Черданцева, Черданцев, 1998; Черданцев, 2003). Точно так же обстоит дело с развитием пазушных почек в пределах побега, образованного одной апикальной

меристемой, но формирующихся на последовательных этапах ее морфогенеза (Серебряков, 1952). В обоих случаях различия в масштабах и характере изменчивости повторяющихся элементов структуры являются прямым и неизбежным следствием того простого факта, что они формируются на разных этапах морфогенеза структуры как целого, т.е. в разных условиях.

Связь между индивидуальной и внутрииндивидуальной компонентами изменчивости не вызывает особых сомнений, и основная проблема заключается в том, как их разделить при изучении нормальной изменчивости количественных признаков на материале природных популяций. Удобной в этом отношении моделью представляется побеговая структура крупок – растений рода *Draba* L. (Brassicaceae). Большинство видов этого рода – травянистые симподиально нарастающие растения с розеточными или полурозеточными побегами и терминальным соцветием.

На одном и том же растении, за исключением монокарпических видов, одновременно присутствуют побеги последовательных генераций с зелеными листьями и живой апикальной меристемой. В этой работе мы будем различать две генерации побегов, одна из которых представлена ди- и полициклическими генеративными и вегетативными побегами, образовавшимися в предыдущие годы, другая – побегами возобновления, появившимися в текущем году. Как правило, у изученных видов побеги возобновления в первый год жизни являются вегетативными, и только единичные побеги зацветают в тот же сезон (Григорьева, 2008а, 2008б). В этом случае побеги возобновления являются моноциклическими. В популяциях крупок, изученных в этой работе, доля таких побегов очень мала (меньше 10%).

Такая пространственно-временная побеговая структура почти идеально подходит для применения факторного анализа к изучению индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивости растений одной популяции (Григорьева, 2008а). Зная число генеративных и вегетативных ди- и полициклических побегов на всех растениях имеющейся выборки, мы получаем оценку индивидуальной изменчивости размера генеративной (побеги, цветущие в данный год) и вегетативной (побеги, в данный год не образующие соцветий) частей растения. Далее, зная количественные характеристики отдельных ди- и полициклических генеративных побегов (число цветков на каждом из них и высоту цветоноса), мы получаем оценку внутрииндивидуальной изменчивости генеративных

побегов. Внутрииндивидуальную изменчивость побегов возобновления можно оценить, подсчитав их число на каждом генеративном побеге и измерив их диаметр. В результате мы получаем количественную оценку внутрииндивидуальной изменчивости генеративной и вегетативной частей побега независимо от его индивидуальной принадлежности.

Разделение индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивости возможно в том случае, если общая изменчивость целиком входит в состав первых двух главных компонент факторного анализа. Распределение всей изменчивости между двумя первыми главными компонентами означает, что для каждого признака она зависит прежде всего от его принадлежности или к отдельному побегу, или ко всему растению. Это (и только это) дает основание интерпретировать одну из главных компонент как индивидуальную, а другую как внутрииндивидуальную компоненту изменчивости. Наличие или отсутствие взаимодействия главных компонент интерпретируется как наличие или отсутствие взаимодействия между развитием всего растения и его отдельных побегов. Основная задача этой работы – воссоздать с помощью популяционного количественно-морфологического анализа побеговой структуры растений основные пути эволюции жизненных форм крупок и показать, что эта эволюция зависит от взаимодействия индивидуальной и внутрииндивидуальной морфологической изменчивости. Число жизненных форм, образуемых крупками, относительно невелико, по сравнению с числом видов этого рода. Например, во «Флоре СССР» (Толмачёв, 1939) указывается 86 видов крупок, которые по длине сезонных приростов, диаметру розетки и типу онтогенеза (монокарпические, поликарпические виды и олигокарпические виды с поливариантным развитием), т.е. по тем параметрам, по которым мы выделяли жизненные формы в данной работе, относятся к 9 жизненным формам. В эти же формы укладываются все виды Европы, Северной Африки, севера США и Канады. Помимо продолжительности онтогенеза (от однолетних и малолетних монокарпических до многолетних поликарпических растений), они различаются абсолютным и относительным числом генеративных и вегетативных побегов и их размерами, строением соцветия, а также наличием или отсутствием вторичной корневой системы.

Применение к анализу эволюции жизненных форм крупок традиционных филогенетических методов, основанных на выделении синплезиоморфных и синнапоморфных признаков (Расницын, 2005), наталкивается на принципиальное затруднение. Дело в том,

что как у самих крупок, так и у других крестоцветных (Al-Shehbaz et al., 2006), однолетние и многолетние жизненные формы возникали неоднократно и независимо друг от друга в различных филогенетических линиях.

С учетом этого обстоятельства можно утверждать, что единственным принципом, на котором может основываться эволюционная интерпретация сравнительно-морфологических данных, является дарвиновский принцип дивергенции, который, в идеале, предполагает установление непрерывного перехода от индивидуальных различий к межгрупповым, а впоследствии к таксономическим различиям. Полностью проследить такой переход практически невозможно, и особую ценность приобретают случаи, когда в популяции данного вида обнаруживаются особи с биоморфологическими характеристиками, предвещающими биоморфологию принципиально иного типа, которая реализуется другими группами видов.

Основываясь на идеях, впервые высказанных А.Г. Креславским (1978 – цит. по: Креславский, 1991), мы попытаемся представить путь эволюции не просто в виде серии сменяющих друг друга форм, а как процесс реорганизации изменчивости количественно-морфологических признаков. Как будет показано ниже, пластичность морфогенеза особей и отдельных побегов крупок, причиняющая столько хлопот систематикам (Schulz, 1936; Толмачев, 1939; 1975; Mulligan, 1970), позволяет проследить основные направления их эволюции в пределах внутривидовой изменчивости. Особое внимание будет уделено анализу взаимодействия внутрииндивидуальной и индивидуальной изменчивости – мы попытаемся показать, что это взаимодействие является основным фактором эволюции жизненных форм крупок, направленной на его устранение.

При этом мы должны подчеркнуть, что не ставим целью воссоздание филогении рода. Нас интересуют общие закономерности эволюции жизненных форм, которые мы исследуем на небольшом числе локальных популяций нескольких видов, удобных для изучения изменчивости и направлений ее преобразования.

### Материалы и методы

Изменчивость количественно-морфологических характеристик растений и отдельных побегов 6 видов крупок была изучена на материале 8 природных популяций в следующих местообитаниях.

Растения из популяций *D. nivalis* Liljebl., *D. lactea* Adams и *D. daurica* DC. были собраны на Южном

Ямале, в среднем течении р. Мордыяха, на склонах бугров пучения. Растения *D. daurica* представлены двумя популяциями, произрастающими на склонах, находящихся на разных стадиях зарастания.

Вид *D. cana* Rydb. представлен двумя географически изолированными популяциями. Растения одной популяции собраны на Камчатке, в Быстринском р-не, в окрестностях пос. Эссо, на осыпных склонах на левом берегу р. Быстрая (480 м над ур. моря). Растения другой популяции – в республике Хакасия, на Западном Саяне (Саянский перевал, склон около дороги на Ак-Довурак, высота над ур. моря 2200 м). Из-за того, что эти популяции расположены на разной высоте над уровнем моря, у них сильно различается продолжительность вегетационного сезона. В саянском высокогорье вегетационный сезон продолжается около 2,5 мес., а в окрестностях Эссо – около 4,5 мес.

Растения *D. borealis* DC. собраны в Камчатской обл., в окрестностях г. Петропавловск-Камчатский, на прибрежных склонах бухты Завойко.

Растения *D. nemorosa* L. собраны в Серебряно-Прудском р-не Московской обл., в пойме левого берега р. Осётр.

Сезонный цикл развития побегов исследованных видов (в том числе внутрипочечное развитие) изучали на протяжении всего года. Во время вегетационного сезона мы вели наблюдения над природными популяциями растений, а в осеннее и зимнее время – над растениями из этих популяций, пересаженными в Ботанический сад МГУ имени М.В. Ломоносова. Зимой и ранней весной растения выкапывали из-под снега для изучения морфогенеза генеративных побегов на внутрипочечных стадиях развития.

Для анализа изменчивости были использованы метрические и метрические количественные признаки, а также качественные различия, т.е. наличие или отсутствие тех или иных структур. Мы подсчитывали число генеративных и вегетативных ди- и полициклических побегов на растении, число цветков на главной оси соцветия, число боковых ветвей соцветия (при их наличии), число цветков на каждой боковой ветви, а также число побегов возобновления. Величины метрических признаков были измерены с точностью до 1 мм. В их число входил диаметр розеток генеративных и вегетативных побегов, высота цветоноса и диаметр розеток побегов возобновления.

Изученные выборки имели следующий объем: *D. nivalis* – 184 побега 20 растений, *D. lactea* – 207 побегов 20 растений, *D. daurica* – 92 побега 25 растений и 167 побегов 67 растений из двух локальных популяций, занимавших различные по степени сом-

кнутости растительного покрова местообитания, *D. cana* – 118 побегов 60 растений из Саянской и 98 побегов 43 растений из Камчатской популяции, *D. nemorosa* – 201 растение, *D. borealis* – 65 побегов 21 растения и 264 побега 24 растений из двух групп одной локальной популяции, росших по соседству, но занимавших различные по степени увлажнения участки.

### Выделение и анализ взаимодействия индивидуальной и внутрииндивидуальной компонент изменчивости

Компоненты изменчивости были выделены на основе количественно-морфологического анализа модульной организации растения и его отдельных побегов. В фазе цветения–начало плодоношения генеративный дициклический (или полициклический, см. Жмылев и др., 2002) побег вместе с образуемыми им побегами возобновления мы рассматриваем как единый *генеративный модуль растения*. Мы вынуждены ввести этот термин, поскольку на этом этапе развития побеги возобновления слишком тесно связаны с материнским побегом, чтобы считать их самостоятельными структурами, а в ботанической литературе нет общепринятого обозначения комплекса материнский побег–побег возобновления. Аналогично, вегетативный дициклический (или полициклический побег) рассматривается как *вегетативный модуль растения* (рис. 1). Изменчивость числа генеративных и вегетативных модулей растения будет служить основной

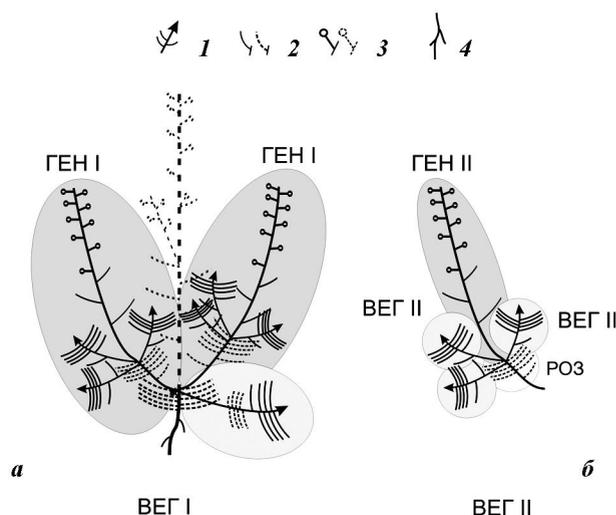


Рис. 1. Обобщенная схема модульной организации растения крупнок (а) и его побегов (б): ГЕН I – генеративный модуль растения, ВЕГ I – вегетативный модуль растения, ГЕН II – соцветие, ВЕГ II – побег возобновления, РОЗ – розетка, 1 – побег, 2 – лист, 3 – цветок или плод, 4 – корень; пунктир – отмершие прошлогодние структуры (листья, цветки, соцветие и др.)

характеристикой индивидуальной изменчивости его размера.

Для выделения внутрииндивидуальной компоненты изменчивости достаточно обозначить в пределах генеративного модуля растения всего два структурных элемента, одним из которых является соцветие, а другим – побег возобновления. Для оценки размера соцветия подсчитывали число цветков и измеряли высоту цветоноса, а для оценки размера побега возобновления измеряли диаметр его розетки, а также подсчитывали число побегов возобновления в составе генеративного модуля растения. Розетку материнского побега, образующего соцветие и побеги возобновления, мы рассматривали как отдельную структуру, размер которой (оцениваемый по максимальному диаметру розетки, см. рис. 1) влияет как на размер соцветия, так и на диаметр побегов возобновления (Григорьева, 2006; 2008а, 2008б). Взаимодействие между индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивостью было изучено с помощью факторного анализа четырех количественных признаков, разбитых на пары. Одна пара признаков – число генеративных и число вегетативных модулей растения – служила индивидуальной характеристикой каждого растения анализируемой выборки. Другая пара – число цветков на данном побеге и диаметр розетки первого (ближайшего к соцветию) побега возобновления – служила характеристикой элементов каждого генеративного модуля растения независимо от его индивидуальной принадлежности. Первый побег возобновления был выбран потому, что он развивается на всех без исключения генеративных побегах, а если развиваются нижние побеги, то их диаметр имеет близкую к единице корреляцию с диаметром верхнего побега возобновления.

Во всех исследованных выборках общая дисперсия полностью укладывалась в пределы первых двух главных компонент (ГК-1 и ГК-2), именно это обстоятельство позволяет использовать стандартную схему факторного анализа (Джеффрис, 1989) для оценки взаимодействия индивидуальной (первая пара признаков) и внутрииндивидуальной (вторая пара признаков) компонент изменчивости. Если одна из выделенных пар признаков целиком входит в состав ГК-1, а другая – в состав ГК-2, то это означает, что характеристики особи (число генеративных и вегетативных модулей растения) и количественно-морфологические характеристики отдельных побегов варьируют независимо друг от друга. Если же характеристики растения и побега входят в состав одной и той же главной компоненты, то между ин-

дивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивостью существует взаимодействие.

### *Анализ внутримодульных взаимодействий*

Поскольку генеративный модуль растения состоит из генеративных (соцветие и его параклади) и вегетативных (побеги возобновления) структурных элементов, мы изучали также внутрииндивидуальную изменчивость морфологических структур в пределах генеративного модуля и взаимодействие между его генеративными и вегетативными частями. Для факторного анализа этой изменчивости мы чаще всего использовали две пары признаков, где одна пара (число цветков и высота цветоноса) характеризовала размер генеративной, а другая пара (диаметр розетки первого побега возобновления и число этих побегов) – размер вегетативной части генеративного модуля растения. У видов, регулярно образующих боковые ветви соцветия, мы в дополнение к стандартной схеме анализа внутримодульных взаимодействий анализировали изменчивость числа цветков на главной оси соцветия и на его боковых ветвях.

Для обработки материала использовали пакет статистических программ STATISTICA 6.0.

### **Результаты и обсуждение**

#### *Формирование побеговой структуры на внутривидовых стадиях развития и гомология генеративных и вегетативных элементов генеративного модуля растения*

Все представители рода *Draba* имеют ди- или полициклические побеги и терминальное соцветие (о моноциклических побегах замещения см. выше). Почки открытые и новые листовые примордии, а также зачаток соцветия закрыты прежде образованными листьями.

Структура побега крупок примерно одинакова для всех видов этого рода и определяется особенностями сезонного ростового цикла. В ходе весеннего прироста вегетативный побег образует одно или несколько удлиненных междоузлий, затем их размер уменьшается до долей миллиметра, и в течение остального вегетационного сезона формируется розетка. Когда ее диаметр достигает пороговой величины (различной у разных видов), апикальная меристема становится флоральной и формирует зачаток соцветия, которое зацветает следующей весной. Таким образом формируется дициклический генеративный побег (Григорьева, 2005; 2006; 2008б). В случае, когда диаметр розетки не достигает величины, необходимой для образования флоральной

меристемы, побег остается вегетативным и на следующий год повторяет сезонный ростовой цикл. Так формируются три- и полициклические побеги. Параллельно с развитием соцветия происходит заложение и развитие пазушных побегов – побегов возобновления, повторяющих ростовой цикл материнского побега. Чередование участков с длинными и короткими междоузлиями позволяет определять возраст отдельных побегов крупок и всего растения (Schulz, 1927; Григорьева, 2005; 2008б).

Сроки заложения соцветия и побегов возобновления различаются у особей одной популяции, но в зимний период эти различия сглаживаются благодаря тому, что у растений под снегом меристема продолжает образование новых структур, а рост побега тормозится. Поэтому весной, когда температура воздуха повышается, начинается дружный рост и цветение всех особей популяции.

Зимой у крупок в почке генеративного побега находятся зачаток соцветия и листовые зачатки, входящие в состав весеннего прироста. Заложение боковых побегов – побегов возобновления и боковых ветвей соцветия – происходит немного позже заложения первых цветочных бугорков. Развитие бокового побега может опережать развитие кроющего листа, которое часто прекращается на ранних стадиях морфогенеза, и тогда на цветущем растении кроющего листа не видно. По нашим наблюдениям, судьба листовых зачатков весеннего прироста еще не предрешена – у разных побегов одного и того же растения ближайшие к соцветию листья могут либо стать листьями цветоноса, либо остаться в составе розетки.

Пазушные побеги формируются в базипетальном порядке, и развитие каждого из них всегда начинается с образования листовых зачатков независимо от дальнейшей судьбы меристемы пазушного побега – останется ли она вегетативной или станет флоральной. В последнем случае минимальное число листовых зачатков, предшествующих появлению цветочных бугорков, равно двум. Рост этих зачатков либо останавливается, и тогда их не видно на взрослом побеге, либо из них развиваются листья.

Чем выше расположена почка пазушного побега, тем меньше листовых зачатков она образует, поэтому вдоль главной оси соцветия возникает акропетальная серия пазушных побегов, соответствующая последовательности перехода боковых вегетативных побегов (побегов возобновления) в боковые ветви соцветия (паракладии, см., например, Bell, Bryan, 1991). Для зачатка пазушного побега выбор между формированием вегетативной или флоральной меристемы, легко

узнаваемой по более выпуклой форме апекса, которую он принимает перед образованием цветочных бугорков, зависит от диаметра розетки, образованной за вегетационный сезон – чем он больше, тем вероятнее, что меристема верхних пазушных побегов станет флоральной (Григорьева, 2005; 2008б).

Среди всех изученных в этой работе видов наиболее мелкие розетки имеют *D. nivalis* и *D. lactea* (табл. 1). Для них в пределах одной популяции мы наблюдали следующие варианты развития соцветия в границах нормальной индивидуальной изменчивости диаметра розеток генеративных модулей растения.

1. Соцветие с безлистным цветоносом без боковых ветвей (паракладиев, см. Bell, Bryan, 1991).

2. Соцветие с одним листом на цветоносе, также не образующее паракладиев (в этом случае паракладий закладывается на внутривершинной стадии развития, но дальше не развивается).

3. Соцветие с одним или двумя листьями на цветоносе и паракладием, развивающимся из пазухи верхнего листа.

4. Соцветие с двумя паракладиями, развивающимися из пазух двух верхних листьев на цветоносе.

В последних двух вариантах развития диаметр розетки достоверно ( $p < 0,05$ ) выше, чем в двух первых вариантах. Очевидно, при увеличении размеров розетки соцветие пополняется элементами (паракладиями), которые при меньшем размере розетки материнского побега прекращают свой рост на вневершинной стадии развития побега или развиваются как побеги возобновления (первые два варианта).

*D. daurica* имеет гораздо более крупные розетки (табл. 1). У этого вида на цветоносе всегда есть хотя бы один лист (табл. 2), а их общее число в изученных выборках доходило до пяти (табл. 1). Из пазух одного или двух верхних листьев розетки, переходящих в состав цветоноса, развиваются не побеги замещения, а паракладии (рис. 2). При этом у побегов, имевших две цветущие боковые ветви соцветия, диаметр розетки был достоверно ( $p < 0,05$ ) выше, чем у побегов, имеющих всего одну такую ветвь. Глядя на базипетальную серию развивающихся паракладиев (рис. 2), легко заметить, что их образование связано с ускорением развития флоральной меристемы. Пазушные почки почти сразу начинают развиваться так же, как и главная ось соцветия на завершающих этапах своего внутривершинного развития.

В изученных выборках *D. cana* розетки имели примерно такой же диаметр, как у *D. daurica* (табл. 1). У этого вида число листьев на цветоносе варьирует от 2 до 25. Число боковых ветвей цветоноса так-

Т а б л и ц а 1

## Средние значения количественно-морфологических признаков исследованных видов и жизненных форм

Группа	Число генеративных модулей растения(ГЕН I)	Число вегетативных модулей растения (ВЕГ I)	Число цветков на центральном побеге (ГЕН II)	Диаметр розетки 1 побега возобновления (ВЕГ II), мм	Высота цветоноса (ГЕН II*), мм	Число побегов возобновления (ВЕГ II*)	Число цветков на 1 боковой ветви соцветия (ГЕН II^)	Диаметр
<i>D. nivalis</i>	6,3±1,3	2,9±0,66	3,8±0,16	3,1±0,15	14,8±0,67	1,8±0,08	–	6,0±0,13
<i>D. lactea</i>	4,4±0,65	2,5±0,5	3,2±0,16	2,8±0,18	19,5±0,7	1,9±0,08	–	7,3±0,14
<i>D. daurica 1</i>	1,8±0,16	0,8±0,26	8,8±0,5	12,5±1,2	85,8±3,6	2,0±0,1	–	24,3±1,1
<i>D. daurica 2</i>	2,1±0,3	1,7±0,5	5,5±0,4	5,2±0,6	74,6±4,4	1,9±0,1	–	20,3±0,9
<i>D. sana C1</i>	2,1±0,2	0,57±0,16*	10,7±0,66*	11,8±0,55*	151,1±5,3	1,96±0,13*	5,4±0,47*	22,1±0,7
<i>D. sana C2</i>	1±0,0	–	9,5±0,92*	–	139,2±8,1	–	3,8±0,9*	19,6±1,2
<i>D. sana K1</i>	1,7±0,3	–	31,9±14,8	26,6±2,0*	299,0±13,9	2,7±0,3*	7,9±1,6*	23,4±1,6
<i>D. sana K2</i>	1,6±0,4	–	31,4±1,5	–	268,9±13,8	–	5,8±1,2*	20,3±0,9
<i>D. nemorosa</i>	–	–	15,4±0,7	–	165±5,2	–	2,4±0,37	23,4±1,6
<i>D. borealis 1</i>	5,3±2,1	5,8±0,9	7,2±0,3	28,8±1,8	164,6±3,4	1,5±0,13	–	24,7±0,8
<i>D. borealis 2</i>	1,9±0,28	1,8±0,5	11,1±0,7	30,8±2,8	182,0±5,4	1,2±0,1	–	29,7±1,9

П р и м е ч а н и я. *D. daurica 1* – несомкнутое местообитание, *D. daurica 2* – сомкнутое местообитание; *D. sana C1, C2, K1 и K2* – поликарпическая (1) и монокарпическая (2) жизненные формы Саянской (С) и Камчатской (К) популяций; *D. borealis 1* – форма с большей продолжительностью жизни, *D. borealis 2* – с меньшей продолжительностью жизни. Средние значения признаков приведены только для групп, в которых данный признак присутствует не менее чем у 10% побегов или растений, подчеркивание – достоверность межпопуляционных различий, звездочки – достоверность различий между поликарпическими и монокарпическими растениями и побегами одной популяции ( $p < 0,05$ ).

Т а б л и ц а 2

Качественная изменчивость морфологических структур в исследованных популяциях

Группа	Доля побегов со структурами данного типа у исследованных растений, %				
	листья цветоноса	боковые ветви соцветия	цветки 1 боковой ветви	цветки 2 боковой ветви	придаточные корни
<i>D. nivalis</i>	3	–	–	–	–
<i>D. lactea</i>	8	–	–	–	–
<i>D. daurica</i> 1	100	14	11	3	–
<i>D. daurica</i> 2	100	15	9	2	–
<i>D. cana</i> C1	100	16	16	10	–
<i>D. cana</i> C2	100	25	21	10	–
<i>D. cana</i> K1	100	50	50	29	–
<i>D. cana</i> K2	100	40	42	18	–
<i>D. nemorosa</i>	100	37	37	16	–
<i>D. borealis</i> 1	98	–	–	–	67
<i>D. borealis</i> 2	100	–	–	–	40

П р и м е ч а н и е. Обозначения групп такие же, как в табл. 1.

же варьирует в очень широких пределах – цветонос может быть неразветвленным, а может нести до 25 боковых ветвей. В последнем случае в состав соцветия переходит почти весь весенний прирост побега. Побег возобновления в этом случае закладываются очень поздно (уже во время цветения растения) и, как правило, остаются недоразвитыми, а само растение после цветения отмирает. Наконец, у монокарпика

*D. nemorosa* побеги возобновления полностью редуцируются, а все образующиеся на растении боковые побеги цветут, даже если развиваются из пазушных почек листьев розетки.

Все большее отставание развития побегов возобновления от развития соцветия в ряду

*D. nivalis* → *D. daurica* → *D. cana*

является прямым следствием увеличения размера соцветия за счет заложения паракладиев на его внутрипочечной стадии развития (рис. 3, б–г). Из-за увеличения числа пазушных почек, меристема которых становится флоральной на стадии внутрипочечного развития, область заложения вегетативных почек, в том числе и тех, из которых будут развиваться побеги возобновления, ограничивается нижними листьями весеннего прироста, вплоть до полного замещения побегов возобновления паракладиями.

В описанной сравнительно-морфологической серии внутрииндивидуальные, индивидуальные и таксономические различия имеют единую организацию, где диаметр розетки является одним из главных контрольных параметров. При его увеличении развитие пазушных почек сдвигается в сторону образования ими флоральной меристемы независимо от того, разовьются ли в дальнейшем из этих почек взрослые паракладии. Для краткости это можно назвать «апи-

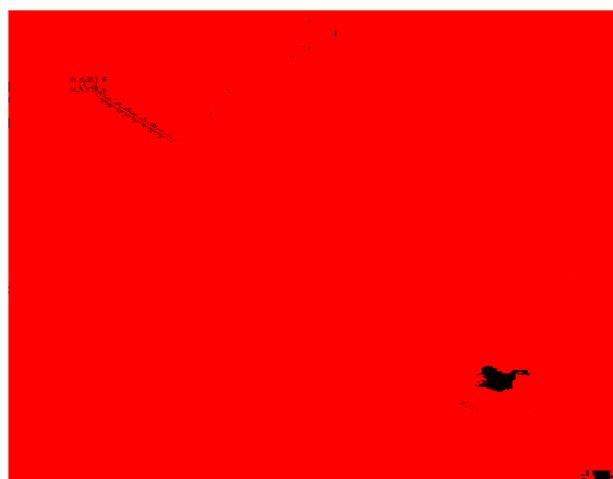


Рис. 2. Морфогенез соцветия *D. daurica* на внутрипочечной стадии развития побега: КЛ – кроющийся лист, ПАР – паракладии, ГОС – главная ось соцветия

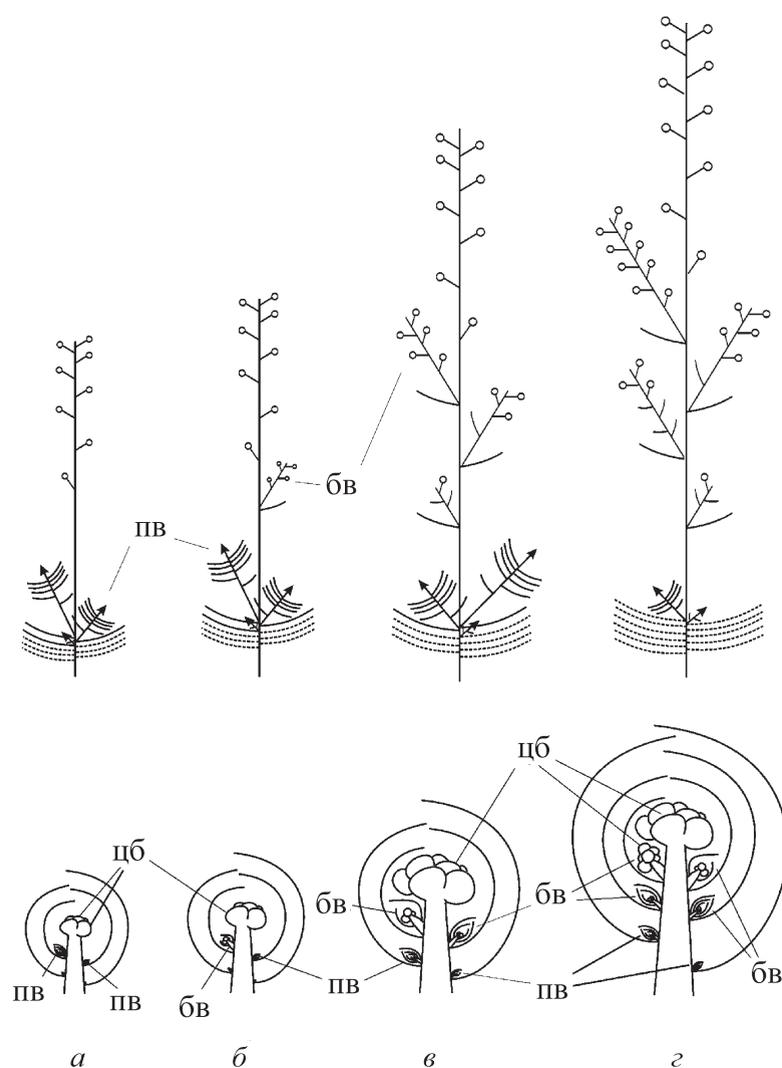


Рис. 3. Относительные темпы заложения и развития терминального соцветия и боковых побегов: верхний ряд – структура сформированного побега (те же обозначения, что на рис. 1), нижний ряд – ее формирование на внутривушечной стадии развития; бв – боковая ветвь соцветия, пв – побеги возобновления, пр – паракладий, цб – цветочные бугорки; а – *D. nivalis*, б – *D. lactea*, в – *D. daurica*, г – *D. cana*

кальным сдвигом» морфогенеза. На исходную зависимость типа морфогенеза боковых побегов от диаметра розетки накладываются дополнительные факторы, непосредственно связанные с генетическими видовыми особенностями.

Особняком среди изученных видов стоит морфогенез *D. borealis*. У этого вида число междоузлий в составе цветоноса крайне изменчиво и варьирует от одного до десяти листьев (Толмачев, 1939). В изученной популяции максимальное число листьев на цветоносе было равно четырем. У большинства растений этой популяции паракладии закладывались, но дальше не развивались. На внутривушечных стадиях развития мы наблюдали базипетальную серию пере-

ходов от паракладиев с малым числом листьев к паракладиям с большим числом листьев и, наконец, к вегетативным побегам. На цветущих побегах в состав цветоноса входили междоузлия с заложившимися, но не выросшими паракладиями, и иногда 1–3 междоузлия с заложившимися вегетативными побегами, которые имели вид бесплодных розеточных побегов, и в дальнейшем отмирали вместе с цветоносом. Побегами возобновления становились побеги, развившиеся из ниже расположенных пазушных почек. В отличие от остальных изученных видов, у *D. borealis* при хорошем увлажнении побеги возобновления заметно вырастали в длину (в изученной популяции – до 6,5 см) за счет увеличения длины междоуз-

лий в их основании. Длинные побеги возобновления *D. borealis* впоследствии могут укореняться.

### **Продолжительность жизни крупок**

Большинство изученных в этой работе видов мы называем малолетними растениями, несмотря на то, что продолжительность их онтогенеза варьирует от 4–5 до 8 лет. Растения с такой продолжительностью жизни принято рассматривать как многолетние, однако онтогенез крупок имеет особенности, не характерные для настоящих многолетников. Прежде всего, все перечисленные виды имеют очень короткую прегенеративную фазу онтогенеза (чаще всего 1–2 года), а постгенеративная фаза у многих особей вообще отсутствует. Растения крайне пластичны, и их важные для приспособленности признаки – такие как размер побегов, число цветков на цветоносе и диаметр розетки – очень быстро реагируют на изменения условий произрастания. Так, в опытах с пересадкой растений *D. daurica* с Ямала в Москву диаметр розеток увеличивался в полтора раза за период с конца июля по сентябрь (Григорьева, 2006).

Растения, попавшие в наиболее благоприятные условия, зацветают рано, как только сошел снег. На 2–3-й год цветения формируют хорошо развитую систему боковых побегов и на 5–7-й год жизни отмирают, как правило, без постгенеративной стадии онтогенеза. Коротким остается онтогенез и у растений, попавших в неблагоприятные условия. Растения получают мелкими, зацветают на 2–3-й год жизни, имея слабо развитую побеговую систему и цветут не каждый год. На 2–3-й год генеративной фазы цветение прекращается. Иногда такие растения вообще цветут всего один раз в жизни, а после этого или отмирают, или продолжают существовать еще 2–3 года в виде растений с очень мелкими, не способными зацвести побегами. Таким образом, наиболее продолжительным оказывается онтогенез растений среднего размера, у которых побеговая система развивается не так бурно, как у самых крупных растений, но генеративная фаза дольше (4–6 лет), и отмиранию обычно предшествует постгенеративная фаза онтогенеза.

В случае *D. sana* продолжительность жизни еще сильнее зависит от внешних условий. В более благоприятных условиях возрастает доля монокарпических особей в популяции, и соответственно уменьшается продолжительность жизни большинства особей. В менее благоприятных условиях возрастает доля поликарпических особей, а монокарпиками становятся в основном мелкие растения, развивавшиеся в не-

благоприятных условиях. Отдельные особи *D. sana* в этих условиях живут до 6–7 лет, столько же, сколько в среднем живет *D. daurica*, тогда как в благоприятных условиях их срок жизни составляет 2–3 года.

Продолжительность жизни *D. nemorosa* лимитируется сроками прорастания семян (с момента их осыпания у родительских особей до наступления холодов). Весной зацветают все растения независимо от их размера.

Таким образом, у всех видов (исключая *D. nemorosa*) продолжительность жизни каждой данной особи зависит прежде всего от условий произрастания. В благоприятных условиях особь быстрее зацветает, у нее более крупные цветоносы, и она раньше и активнее развивает симподиальную систему побегов. Напротив, в неблагоприятных условиях удлиняется прегенеративный период, а общая продолжительность жизни увеличивается за счет увеличения на растении доли трициклических и полициклических побегов.

### **Анализ модульных взаимодействий у разных видов и жизненных форм крупок**

Изложенные выше морфологические данные о нормальной изменчивости морфогенеза крупок говорят о том, что дифференциация модулей растения и дифференциация структур внутри генеративного модуля растения (образование соцветия и побегов возобновления) имеют общую зависимость от одного и того же фактора, которым является диаметр розетки. Это, собственно, и позволяет рассматривать взаимодействие индивидуальных (число генеративных и вегетативных побегов) и внутрииндивидуальных (размер соцветия и побега возобновления) характеристик как взаимодействие модулей побеговой структуры и оценивать его, исходя из их распределения между двумя первыми главными компонентами факторного анализа.

**Малолетние мелкоцветочные жизненные формы (*D. nivalis* и *D. lactea*).** Растения этих видов в изученных популяциях росли совместно. *D. nivalis* является диплоидом ( $2n = 16$ ), а *D. lactea* – гексаплоидом ( $2n = 48$ ). Оба вида имеют циркумполярный ареал.

Оба вида в условиях данного местообитания формировали относительно большое число генеративных и вегетативных побегов при небольшом размере соцветия и диаметра розеток (табл. 1), а листья на цветоносе (не более одного) встречались лишь у отдельных побегов (табл. 2).

Основное различие между видами в условиях данного местообитания состояло в том, что у *D. ni-*

*valis* было выше общее число побегов и доля вегетативных побегов, зато меньше размер розеток генеративных побегов. С размером соцветия дело обстоит сложнее, так как у *D. nivalis*, в среднем, высота цветоноса меньше, а число цветков немного больше, чем у *D. lactea* (табл. 1). В целом можно сказать, что оба мелкорозеточных вида в изученных популяциях образуют относительно большое число побегов с относительно маленьким диаметром розеток и небольшим размером соцветия (табл. 1), а сами побеги чаще развиваются не как дициклические, а как полициклические побеги.

У *D. nivalis* факторный анализ индивидуальных и внутрииндивидуальных характеристик выделяет всего одну главную компоненту, в которой между размерными характеристиками растения (число вегетативных и генеративных побегов) и побегов (число цветков на главной оси соцветия и диаметр розетки первого побега возобновления) существует сильная отрицательная связь (рис. 4, а). За слишком большое число модулей растения (независимо от их типа), образованных на предшествующем этапе онтогенеза, на последующем его этапе растению приходится платить уменьшением размера соцветия и побегов возобновления.

У *D. lactea* аналогичный факторный анализ выделяет две главные компоненты. Вся изменчивость

числа генеративных и вегетативных модулей растения входит в ГК-2, а вся изменчивость размерных характеристик генеративного модуля растения – в ГК-1 (рис. 4, б). Однако при выборочном анализе растений с избыточным числом вегетативных побегов (четыре и более), в ГК-1 возникает отрицательная связь между диаметром розетки первого побега возобновления и числом генеративных побегов на растении (рис. 4, в).

При факторном анализе внутримодульных взаимодействий у обоих видов вся изменчивость попадает в состав одной главной компоненты, в которую с высокими факторными нагрузками входят все анализируемые признаки (рис. 4, з, д). Это означает, что соцветие и побеги возобновления образуют единый блок, что исключает возможность независимой регуляции их размера. Именно по этой причине их независимость от числа модулей растения нарушается уже в пределах нормальной изменчивости – у *D. nivalis* во всем ее диапазоне, а у *D. lactea* – на его краю.

**Малолетняя крупнорозеточная жизненная форма (*D. daurica*).** *D. daurica* – широко распространенный полиплоидный вид субполярных областей с циркумполярным ареалом (Andersen et al, 1999). У этого вида генеративные побеги имеют более крупные розетки и соцветие с более высоким цветоносом и большим числом цветков на его главной оси, а сами

		1ГК			1ГК	2ГК			1ГК	2ГК
ГЕН I		<u>0.7</u>	ГЕН I		<u>-0.1</u>	<u>0.8</u>	ГЕН I		<u>-0.9</u>	0.0
ВЕГ I		<u>0.8</u>	ВЕГ I		<u>-0.3</u>	<u>0.7</u>	ВЕГ I		0.4	<u>0.7</u>
ГЕН II		<u>-0.8</u>	ГЕН II		<u>0.9</u>	<u>0.0</u>	ГЕН II		<u>0.0</u>	<u>0.9</u>
ВЕГ II		<u>-0.9</u>	ВЕГ II		<u>0.9</u>	0.0	ВЕГ II		<u>0.8</u>	0.3
		а			б			в		
ГЕН II		<u>0.9</u>	ГЕН II		<u>0.7</u>					
ГЕН II*		<u>0.9</u>	ГЕН II*		<u>0.7</u>					
ВЕГ II		<u>0.7</u>	ВЕГ II		<u>0.8</u>					
ВЕГ II*		<u>0.8</u>	ВЕГ II*		<u>0.8</u>					
		з			д					

Рис. 4. Факторные нагрузки модульных (а – в) и внутримодульных (з, д) взаимодействий у *D. nivalis* (а, з) и *D. lactea* (б, в, д): б, д – общая выборка, в – растения с числом вегетативных побегов выше популяционного среднего; ГЕН I и ВЕГ I – размер генеративного (число генеративных побегов) и вегетативного (число вегетативных побегов) модуля растения, ГЕН II – размер соцветия (число цветков), ГЕН II – размер (диаметр розетки) первого побега возобновления, ГЕН II\* – высота цветоноса, ВЕГ II\* – число побегов возобновления.

Подчеркнуты факторные нагрузки, статистически достоверные при  $p < 0,05$

растения образуют относительно небольшое число побегов (табл. 1). Исследованные растения взяты из двух локальных популяций, расположенных в 4 км друг от друга. Условия их произрастания различались только тем, что растения одной из них росли на слабо заросшем (местообитание с несомкнутым растительным покровом), а растения другой – на зарастающем участке (местообитание с относительно сомкнутым растительным покровом). Учитывая крайне низкую устойчивость крупок к межвидовой конкуренции (Григорьева, 2006; 2008б), местообитание второй популяции менее благоприятно.

У *D. daurica*, как и у описанных выше мелкорозеточных видов, розетки генеративных побегов достоверно крупнее розеток вегетативных побегов (данные не приведены). Все генеративные побеги имеют облиственный цветонос (табл. 2, число листьев варьирует от одного до четырех), а боковые побеги представлены побегами возобновления и боковыми ветвями соцветия (паракладиями), образующимися только у части генеративных побегов (табл. 2).

В неблагоприятных условиях (более сомкнутое растительное сообщество) диаметр розеток генеративных побегов уменьшается, а число генеративных и вегетативных побегов возрастает при уменьшении их размера (табл. 1).

В популяции, произраставшей в несомкнутом местообитании, факторный анализ показывает полную независимость размера соцветия и побегов возоб-

новления от числа модулей растения (рис. 5, а). Такой же результат (данные не приведены) получается при выборочном анализе растений, у которых число вегетативных побегов выше, а диаметр розеток ниже популяционного среднего. Однако при выборочном анализе генеративных побегов с крупными розетками (выше популяционного среднего), обнаруживается отрицательная связь между числом вегетативных и генеративных модулей растения (данные не приведены). Это означает, что у растений с крупными розетками большинство побегов возобновления цветет на следующий же год, что, естественно, ведет к резкому уменьшению доли вегетативных дициклических побегов на растении.

В популяции, произрастающей в менее благоприятных условиях (относительно сомкнутом сообществе), факторный анализ показывает очень сильную конкуренцию между числом модулей растения и размерными характеристиками генеративного модуля растения (рис. 5, б). При уменьшении среднего диаметра розеток генеративных побегов заметно уменьшается размер побегов возобновления (табл. 1), поэтому следующей весной многие из них остаются вегетативными. В итоге это ведет к таким же индаптивным последствиям, как и у мелкорозеточных жизненных форм – снижению доли цветущих побегов на данном растении.

При факторном анализе внутримодульных взаимодействий в популяции из несомкнутого место-

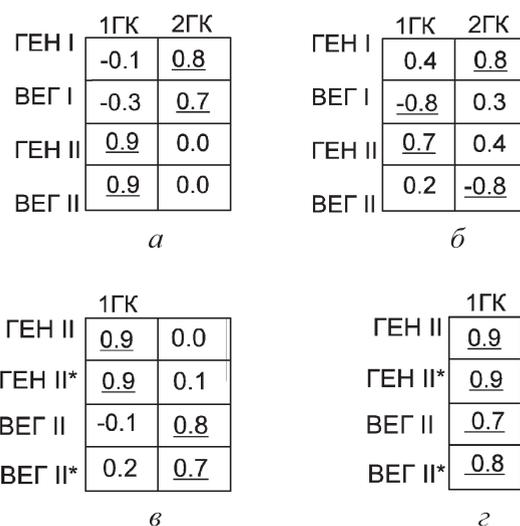


Рис. 5. Факторные нагрузки модульных (а, б) и внутримодульных взаимодействий (в, г) у *D. daurica* в несомкнутом (а, в) и относительно сомкнутом (б, г) местообитании. Обозначения те же, что на рис. 4

обитания изменчивость укладывается не в одну, как у мелкорозеточных крупок, а в две главные компоненты с полным разделением между ними размерных характеристик соцветия (числа цветков на главной оси и высоты цветоноса) и побегов возобновления (диаметра розетки первого побега возобновления и числа этих побегов) (рис. 5, в). В популяции из сомкнутого местообитания внутримодульные взаимодействия оказываются такими же, как у мелкорозеточных крупок (рис. 5, г).

Это доказывает, что конкуренция между числом модулей растения и размером соцветия и побегов возобновления у *D. daurica* уменьшается благодаря изменению внутримодульных взаимодействий, когда размер соцветия приобретает собственную компоненту изменчивости, не зависящую от размера побегов возобновления. Отчасти это результат модификации развития верхних пазушных почек, которые вместо побегов возобновления образуют параклади (рис. 2).

**Внутрипопуляционный полиморфизм жизненных форм у малолетнего (крупнорозеточного) поликарпического вида *D. sana*.** Вид *D. sana* является полиплоидным видом ( $2n = 32$ ) (Mulligan, 1976), распространённым в Сибири и Северной Америке. Местообитания двух изученных популяций – Саянской и Камчатской из-за разной высоты над уровнем моря различаются прежде всего продолжительностью вегетационного периода, который в Саянском высокогорье примерно на 2 месяца короче. Почти для всех количественных признаков их средние значения и ве-

личина изменчивости в Камчатской популяции гораздо выше (табл. 1). Даже на фоне столь существенных межпопуляционных различий, *D. sana* резко отличается от *D. daurica* организацией изменчивости жизненных форм. У *D. sana* значительно увеличиваются число цветков и высота цветоноса, а число вегетативных побегов на растении резко сокращается. При этом, что очень важно, при росте величины коэффициентов вариации этих признаков средняя величина диаметра розеток у *D. sana* остается практически такой же, как у *D. daurica* (табл. 1).

В обеих изученных популяциях *D. sana* встречались как поликарпические, так и монокарпические растения. Отдельные побеги поликарпических растений или были лишены побегов возобновления, или диаметр розеток этих побегов был слишком мал для их дальнейшего развития. Такие побеги соответствуют монокарпическим генеративным модулям растения. Их доля у растений Саянской популяции составляла 41%, а у растений Камчатской популяции – 63%, причем в каждой популяции мы наблюдали полный спектр переходов от растений с разным соотношением числа поликарпических и монокарпических генеративных модулей к растениям, имевшим только монокарпические генеративные модули. Таким образом, появление у *D. sana* монокарпических растений является пределом непрерывной внутрииндивидуальной изменчивости побегов в сторону редукции побегов возобновления. Продолжая сравнительно-морфологический ряд, наметившийся в предыдущих разделах, анализ изменчивости следует начать с Са-

		1ГК	2ГК			1ГК	2ГК			1ГК	2ГК
ГЕН I		0.9	0.1	ГЕН I		0.0	0.9	ГЕН I		0.7	-0.5
ВЕГ I		0.9	-0.2	ГЕН II		-0.8	-0.2	ГЕН II		-0.9	-0.1
ГЕН II		0.2	0.7	ВЕГ II		0.8	-0.2	ВЕГ II		0.0	0.9
ВЕГ II		0.0	-0.8								
		а				б				в	
ГЕН I	1ГК	-0.8	ГЕН I	1ГК	-0.7	ГЕН II^	1ГК	-0.7	ГЕН II^	1ГК	-0.3
ГЕН II^		0.7	ГЕН II^		-0.5	ГЕН II*		0.0	ГЕН II*		0.1
ВЕГ II		0.7	ВЕГ II		-0.7	ВЕГ II		0.9	ВЕГ II		0.1
						ВЕГ II*		0.9	ВЕГ II*		0.9
		г		д		е		ж			

Рис. 6. Факторные нагрузки модульных (а–д) и внутримодульных (е, ж) взаимодействий у *D. sana*: а, б, г, е – Саянская, в, д, ж – Камчатская популяция, ГЕН II^ – число цветков на первом боковой ветви соцветия. Остальные обозначения как на рис. 4 и 5

янской популяции, где доля поликарпических растений гораздо выше (92% по сравнению с 57% таких растений в Камчатской популяции).

Для поликарпических генеративных модулей растений Саянской популяции факторный анализ дает четкое разделение размерных характеристик растения и побегов, однако, в отличие от *D. daurica*, между числом цветков на главной оси соцветия и диаметром розетки первого побега возобновления появляется сильная отрицательная связь (рис. 6, а). Поскольку вегетативные дициклические побеги были обнаружены всего у 16% растений этой популяции, оценку модульного взаимодействия для всех растений можно получить, только исключив этот признак. Факторный анализ оставшихся признаков помещает число генеративных модулей растения в ГК-2, а в ГК-1 входят (с сильной отрицательной связью) соцветие и побег возобновления – получается такая же картина, как и для растений, имеющих дициклические вегетативные побеги (рис. 6, б). При факторном анализе такого же набора признаков в Камчатской популяции, где только 4% растений имеют вегетативные дициклические побеги, наиболее сильная отрицательная связь возникает между числом генеративных модулей растения и числом цветков на главной оси соцветия (рис. 6, в).

Таким образом, увеличение размера соцветия у *D. sana* ведет к возникновению либо внутримодульной конкуренции (Саянская популяция), либо конкуренции между числом генеративных модулей растения и их размером (Камчатская популяция), такой же, как у мелкорозеточных крупок.

Поскольку гипертрофированное развитие соцветия связано и с усиленным развитием его боковых ветвей, в качестве характеристики его размера можно взять не главную ось побега, а число цветков на паракладиях. В этом случае в обеих популяциях вся изменчивость укладывается в одну главную компоненту, где число генеративных модулей растения отрицательно связано с числом цветков и диаметром побега возобновления (рис. 6, г, д).

Это означает, что в пределах нормального диапазона изменчивости диаметра розеток образование паракладиев ведет к возникновению инадаптивной связи между индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивостью при образовании более чем одного генеративного побега. Налицо все условия для редукции побегов возобновления, т.е. перехода к монокарпии. Межпопуляционное сравнение показывает, что доля монокарпических растений и побегов возрастает в первую очередь при увеличении размера соце-

тия (Камчатская популяция), когда между размером соцветия и числом генеративных модулей растения возникает отрицательная связь (ср. рис. 6, б, в).

**Внутримодульные взаимодействия.** По данным факторного анализа, внутри поликарпических генеративных модулей растений Саянской популяции размерные характеристики соцветия и побега возобновления варьируют независимо друг от друга, точно так же, как у *D. daurica* в благоприятном местообитании. В Камчатской популяции такой результат получается только для побегов с розетками, диаметр которых выше популяционного среднего. Если вместо числа цветков на главной оси побега взять их число в составе первого (ближайшего к апексу) паракладия, то в обеих популяциях размер паракладия имеет отрицательную связь с числом побегов возобновления (см. ГК-2 на рис. 6, е, ж). Размерные характеристики побегов возобновления (размер и число) образуют общий блок изменчивости только при небольшом размере соцветия (Саянская популяция, см. ГК-1 на рис. 6, е), а при увеличении его размера (Камчатская популяция) этот блок распадается, и диаметр первого побега возобновления варьирует вместе с высотой цветоноса (см. ГК-1 на рис. 6, ж). Независимая регуляция размера соцветия и побегов возобновления растения отсутствует, поэтому в отличие от *D. daurica* увеличение размера розеток не устраняет внутримодульную конкуренцию.

Для монокарпических генеративных модулей *D. sana* взаимоотношения главной оси соцветия с паракладиями можно оценить с помощью факторного анализа двух пар признаков. Первая пара – высота цветоноса и число цветков на главной оси соцветия, вторая пара – число цветков первого и второго паракладиев. Оказывается, что в отсутствие побегов возобновления между высотой цветоноса и числом цветков на паракладиях в обеих популяциях сохраняется отрицательная связь (данные не приведены). Из этого следует, что внутримодульная конкуренция сохраняется даже при редукции побегов возобновления, и для полного ее устранения нужна перестройка внутримодульных взаимодействий.

**Монокарпическая жизненная форма (*D. nemorosa*).** *D. nemorosa* – широко распространенный вид, исходно обитавший в лесостепных равнинных и горных сообществах, в настоящее время в качестве сорного вида широко распространился во всех областях северного полушария с умеренным климатом, включая Северную Америку, где является заносным. Этот вид встречается в Австралии и Африке, также

в качестве заносного ( $2n = 16$ , Mulligan, 1976). Это облигатный монокарпик, озимый однолетник, образующий единственный генеративный побег. На нем образуются только паракладии, в том числе из пазух верхних листьев розетки.

Средний диаметр розетки вдвое меньше, чем у исследованных крупнорозеточных видов крупок, но вдвое больше, чем у мелкорозеточных (табл. 1). Несмотря на меньший размер розетки по числу цветков на главной оси соцветия и по числу листьев на цветоносе *D. nemorosa* превосходит побеги *D. daurica* и уступает только побегам *D. cana* (табл. 1). Если число цветков нормировать по высоте цветоноса, то продуктивность у *D. nemorosa* оказывается даже немного выше, чем у среднего побега *D. cana*.

В среднем в исследованной популяции на растение приходится не более двух цветущих боковых побегов ( $1.5 \pm 0.7$ ), причем, как и у *D. cana*, цветут в основном первые две ветви (табл. 2).

Облигатная монокарпическая жизненная форма представлена единственным генеративным модулем растения. Интерес в данном случае представляет взаимодействие между главной осью соцветия и его боковыми ветвями.

Факторный анализ двух пар признаков – высоты цветоноса и числа цветков на главной оси соцветия, а также числа цветков на первой и второй боковых ветвях – помещает первую пару признаков в ГК-1, а вторую пару – в ГК-2 (рис. 7, а). Наличие двух не-

зависимых блоков изменчивости позволяет увеличивать размер соцветия двумя способами – и с помощью изменения высоты цветоноса, и с помощью образования паракладиев. Внутрииндивидуальная конкуренция при этом отсутствует, что позволяет *D. nemorosa* иметь более мелкие розетки, чем у *D. cana*. Морфологические варианты, которые у *D. cana* были альтернативными (преимущественное развитие либо главной оси соцветия, либо его боковых ветвей), дополняют друг друга, так как величина диаметра розетки, достаточная для полного завершения морфогенеза паракладиев, больше величины, достаточной для того, чтобы апикальная меристема побега стала флоральной.

**Внутрипопуляционный полиморфизм жизненных форм у *D. borealis*.** *Draba borealis* DC. – широко распространенный полиплоидный ( $2n = 80$ , Mulligan, 1976) вид побережья Тихого океана умеренной и субарктической зон. В исследованной локальной популяции выделяются две жизненные формы, связанные с разными условиями увлажнения. Одна из них, растущая на более сухих участках, имеет практически такие же количественно-морфологические характеристики, как у *D. daurica*. Растения этой жизненной формы имеют меньшую продолжительность жизни. Другая форма, растущая в условиях лучшего увлажнения, представлена более крупными растениями, имеющими более длинные вегетативные побеги, более мелкие розетки и образующие достоверно

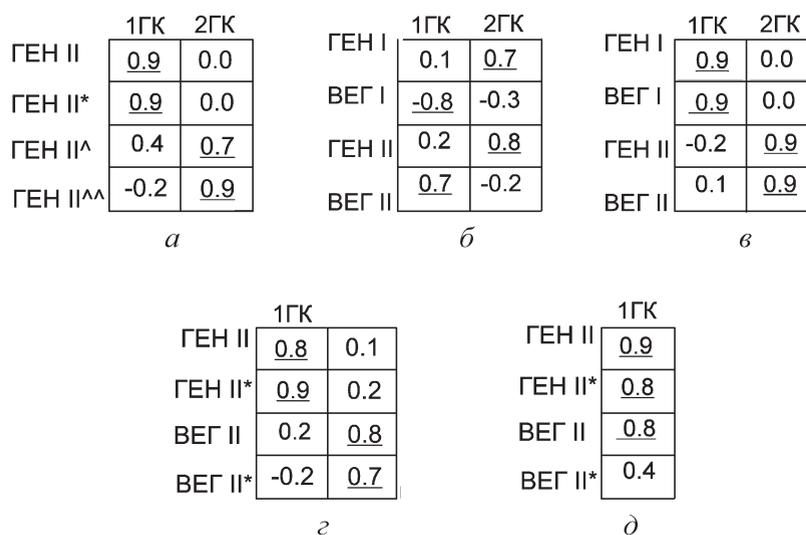


Рис. 7. Факторные нагрузки главной и боковой оси соцветия у *D. nemorosa* (а, ГЕН II^^ – число цветков на второй ветви соцветия), а также модульных (б, в) и внутримодульных (г, д) взаимодействий у жизненных форм *D. borealis* с меньшей (б, г) и большей (в, д) продолжительностью жизни. Остальные обозначения как на рис. 4

большее число как вегетативных, так и генеративных побегов, причем, в отличие от *D. daurica*, не в ущерб размеру соцветия (табл. 1). Продолжительность жизни растений этой жизненной формы больше. У обеих форм дициклические вегетативные побеги способны к образованию придаточных корней и укоренению, причем у растений второй жизненной формы укореняющиеся побеги встречаются гораздо чаще (табл. 2).

Для жизненной формы с меньшей продолжительностью жизни, представленной растениями с небольшим числом побегов с относительно крупными розетками, факторный анализ стандартного набора признаков показывает сильную отрицательную связь между числом вегетативных модулей растения и размером побега возобновления (рис. 7, б). Она отсутствует в группе растений, представляющих жизненную форму с большей продолжительностью жизни – в этой группе размерные характеристики растения и побегов варьируют независимо друг от друга (рис. 7, в).

Для формы с меньшей продолжительностью жизни факторный анализ внутримодульных взаимодействий показывает стандартное для крупнорозеточных крупнок разделенное соцветия и побегов возобновления между ГК-1 и ГК-2 (рис. 7, г). Для формы с большей продолжительностью жизни факторный анализ выделяет всего одну главную компоненту, где изменчивость числа побегов возобновления выпадает из общей изменчивости, т.е. не вносит в нее статистически достоверного вклада (рис. 7, д). Это означает, что у многолетней формы внутримодульные взаимодействия перестраиваются таким образом, что связь между развитием первого и последующих побегов возобновления утрачивается, и размер первого побега возобновления образует единый блок изменчивости с размером соцветия. В этот же блок изменчивости входит и диаметр второго побега возобновления (данные не приведены).

Поскольку между генеративными и вегетативными элементами генеративного модуля растения устанавливается положительная связь, конкуренция внутри генеративного модуля исключается. Точно так же исключается и конкуренция между генеративными и вегетативными модулями растения, так как увеличение размера соцветия ведет не к угнетению, а, напротив, к усилению развития верхних побегов возобновления.

В пределах внутривидовой изменчивости возникает новое направление, предвещающее возникновение настоящих многолетников, размер растения

(число его побегов) может увеличиваться без уменьшения размера соцветия. Основной причиной его возникновения является способность дициклических и полициклических вегетативных побегов к образованию придаточных корней. Именно это позволяет растению увеличивать число побегов без отрицательных последствий для репродукции.

### Морфологическая эволюция жизненных форм

Эволюционная интерпретация сравнительно-морфологических данных полностью соответствует дарвиновскому принципу дивергенции, так как исходными для крупнок оказываются не однолетние и не многолетние формы, а малолетние поликарпические жизненные формы. Из исследованных видов к таким формам ближе всего *D. nivalis*. Сравнение диплоидного вида *D. nivalis* с также мелко-розеточным, но полиплоидным видом *D. lactea* показывает, что полиплоидизация не ведет к принципиальному изменению жизненной формы, хотя, благодаря небольшому увеличению диаметра розеток, отрицательная связь между числом модулей растения и размерными характеристиками частей его генеративного модуля уменьшается, что существенно расширяет пределы нормы реакции. В опытах с выращиванием растений из семян данной популяции в условиях более продолжительного вегетационного сезона, диаметр розетки у *D. lactea* возрастает в несколько раз, и уже в течение первого сезона внутри почки формируется соцветие. У *D. nivalis* диаметр розетки возрастает в гораздо меньшей степени, и в первый сезон она не образует флоральной меристемы (О.В. Григорьева, *неопубликованные данные*).

Следующий шаг – возникновение поликарпических крупнорозеточных жизненных форм, подобных *D. daurica*, колеблющихся в зависимости от условий произрастания между образованием меньшего числа крупных или большего числа мелких побегов. От этих форм берут начало два разных направления эволюции.

I. Число вегетативных и генеративных модулей растения сокращается, а размер соцветия увеличивается за счет образования паракладиев на фоне редукции побегов возобновления. Это путь возникновения облигатных монокарпических растений.

II. Число модулей растения возрастает без отрицательного влияния на репродукцию, благодаря автономизации их развития за счет образования придаточных корней и укоренения побегов. Это путь возникновения многолетних поликарпических растений.

Эволюция в сторону монокарпии идет за счет вовлечения верхних междоузлий весеннего прироста в состав соцветия: верхние пазушные почки развиваются как паракладии, а нижележащие почки остаются в составе розетки и образуют побеги возобновления. Чем больше пазушных почек перешло в состав соцветия, тем дальше зачаток побега возобновления отодвигается от апекса, и тем сильнее его развитие отстает от развития соцветия.

У мелкорозеточных форм переход в состав соцветия хотя бы одного верхнего листа розетки в изученных популяциях является случайным и сравнительно редким для побега событием. У крупнорозеточного вида *D. daurica* наличие одного или двух листьев на цветоносе становится уже более или менее постоянным признаком, характерным для большинства побегов.

У *D. cana* образование боковых ветвей соцветия становится массовым явлением. Вид находится в состоянии неустойчивого равновесия между образованием поликарпических и монокарпических форм. На уровне внутрииндивидуальной изменчивости мы наблюдаем замещение побегов возобновления паракладиями одновременно с редукцией побегов возобновления на отдельных генеративных модулях растения.

Представителем монокарпической жизненной формы является *D. nemorosa*. Структура соцветия стабилизируется: если у побегов *D. cana* развитие мощного главного цветоноса происходит в ущерб образованию паракладиев и побегов возобновления, а образование множества паракладиев или побегов возобновления – в ущерб развитию главной оси соцветия, то у *D. nemorosa* боковые ветви соцветия формируются без ущерба для развития его главной оси.

Путь, ведущий к образованию многолетних поликарпических растений, прослеживается в пределах внутрипопуляционной изменчивости *D. borealis* – вида, который еще нельзя считать настоящим многолетником. В пределах одной популяции у растений с большей продолжительностью жизни, занимающих более увлажненные участки, резко возрастает доля укоряющихся вегетативных побегов и увеличивается число как вегетативных, так и генеративных модулей растения при уменьшении (по сравнению с *D. daurica* и *D. cana*) среднего диаметра розетки генеративных побегов.

Итак, морфологическая дивергенция паракладиев и побегов возобновления возникает на основе непрерывной серии переходных форм, возникающих при переходе междоузлий весеннего прироста в со-

став цветоноса. Чем ближе к апексу, тем на более ранней стадии развития пазушного побега его меристема становится флоральной, и боковой побег развивается как паракладий. Поскольку процесс замещения побегов возобновления паракладиями связан со сдвигом созревания флоральной меристемы на более ранние стадии развития пазушных почек, он может распространяться только в базипетальном направлении. Из этого следует, что в пределах одного генеративного модуля растения приходится выбирать между усилением развития либо паракладиев, либо побегов возобновления. В конечном счете, именно это является основной предпосылкой морфологической дивергенции однолетних и многолетних растений.

### Эволюция модульных взаимодействий

Характеристика основных направлений морфологической эволюции не решает вопроса о ее причинах, о которых следует судить по характеру реорганизации изменчивости (Креславский, 1991; Cherdantsev et al., 1996).

У мелкорозеточных форм инадаптивная конкуренция между числом модулей растения и размером его генеративного модуля наблюдается либо во всем диапазоне нормальной изменчивости (*D. nivalis*), либо на его краю (*D. lactea*). Это связано со структурой внутримодульных взаимодействий, когда при небольшом размере розетки генеративного побега соцветие и побег возобновления имеют только общую изменчивость.

Конкуренция между числом и размером генеративных модулей растения является, по сути дела, конкуренцией между материнскими и дочерними побегами одного и того же растения – дициклическими (полициклическими) побегами и побегами возобновления. Ее инадаптивность является основной причиной возникновения отбора, направленного на увеличение диаметра розеток. У таких форм, как *D. daurica*, увеличение диаметра розетки ведет к разделению изменчивости соцветия и побегов возобновления, что уменьшает конкуренцию между материнскими и дочерними побегами.

Такое разделение лежит в основе эволюционных преобразований, происходящих у крупнорозеточных форм, так как оно не является эволюционно устойчивым. У *D. daurica* растение оказывается заложником крупного размера розеток генеративных побегов – при ухудшении местообитания, когда розетки становятся мельче, внутримодульные взаимодействия становятся такими же, как у мелкорозеточных крупков, со

всеми вытекающими отсюда отрицательными последствиями.

Равновесие между диаметром розетки генеративного побега, размером соцветия и числом побегов на растении нарушается также при гипертрофии развития соцветия, что мы наблюдали на примере *D. cana*. Поскольку из одной и той же пазушной почки может получиться как побег возобновления, так и паракладий соцветия, а общее число активно развивающихся пазушных почек возрастает, растение оказывается в инадаптивной ловушке. Увеличение диаметра розетки ведет к увеличению числа и размера паракладиев, из-за чего уменьшается число побегов возобновления и их размер, а уменьшение диаметра розетки ведет к усилению конкуренции между развитием боковых ветвей цветоноса и его главной оси. При развитии большого числа пазушных побегов (при переходе большого числа междоузлий в состав цветоноса) возникает непрерывный ряд переходов между паракладиями и побегами возобновления, и это не позволяет регулировать их размер и число независимо друг от друга. Простейшим выходом из такого положения является переход к монокарпии.

У монокарпических растений (*D. nemorosa*) стабилизируется намеченная у монокарпических генеративных модулей *D. cana* структура модульных взаимодействий, основанная на разделении изменчивости размера главной оси соцветия и паракладиев. Внутримодульная конкуренция исключается благодаря тому, что паракладии полностью развиваются лишь при достаточно большом размере розетки, а у растений с мелкими розетками боковые ветви закладываются, но не развиваются.

Альтернативный путь эволюции модульной структуры, ведущий к возникновению многолетних поликарпических форм, также связан с устранением конкуренции между материнскими и дочерними побегами, но это достигается другим путем, который прослеживается, например, у *D. borealis* в пределах внутривидовой изменчивости. Число генеративных и вегетативных модулей растения увеличивается благодаря устранению связи между числом побегов возобновления и их размером.

#### **Взаимодействие индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивости**

Основной причиной эволюции жизненных форм крупнок является отрицательная (конкурентная) связь между индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивостью, и эволюция модульных взаимодей-

ствий направлена на ее устранение. Из этого следует, что оптимальной для растений с модульной организацией является полная независимость изменчивости внутренней структуры модулей растения от изменчивости их числа, что сводит к минимуму конкуренцию между последовательными генерациями побегов, развивающимися на одном растении. Благодаря этому уменьшается вероятность инадаптивного дрейфа морфологических характеристик под влиянием случайных (прежде всего, сезонных) флуктуаций внешних условий, такого, который мы наблюдали у мелкоцветочных крупнок, когда образование большого числа генеративных побегов в конечном счете ведет к обратному эффекту – увеличению доли полициклических вегетативных, а следовательно, к уменьшению и генеративных побегов на растении.

Биологический смысл устранения отрицательной связи между числом модулей растения и их собственной дифференциацией состоит именно в уменьшении влияния внешних флуктуаций на точность воспроизведения побеговой структуры. Здесь нельзя говорить о канализации (автономизации) развития, поскольку речь идет о поиске компромисса между развитием всего растения и его отдельных, относительно независимых друг от друга модулей, а отбор, направленный на канализацию развития особи, здесь отсутствует. Широко распространенное убеждение в том, что за сокращением и стабилизацией изменчивости всегда стоит механизм, аналогичный канализации, по Уоддингтону (автономизации, по Шмальгаузену), ошибочно (см. Cherdantsev et al, 1996).

Эволюция жизненных форм продолжается потому, что полностью устранить конкуренцию модулей растения и модулей побега не удастся, и она всплывает то на краю нормального диапазона изменчивости, то при ухудшении местообитания, то при изменении типа адаптивной стратегии, например, при резком увеличении размера соцветия в благоприятных условиях роста, как у *D. cana*. Поскольку эта конкуренция инадаптивна, она создает новое направление отбора, направленного на устранение инадаптации.

В утверждении, что отбор возникает при нарушении сложившегося равновесия и восстанавливает его, но уже при других значениях и сочетаниях признаков, нет ничего нового, так как оно является одной из основ концепции естественного отбора (Холдэн, 1935). Интерес представляет возникновение связи между индивидуальной и внутрииндивидуальной компонентами изменчивости, из-за чего материалом отбора оказываются внутрииндивидуальные раз-

личия, и направление, в котором будет изменяться биоморфологический тип растения, зависит от направления, в котором изменяется тип морфогенеза его побегов.

Работа поддержана РФФИ (проект № 04-08-00057).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Григорьева О.В. Некоторые вопросы морфогенеза и сезонного роста побегов *Draba sibirica* (Pall.) Thell. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 2. С. 58–64.
- Григорьева О.В. Изменчивость развития морфологических структур у *Draba hirta* L. (Brassicaceae) и определяющие её факторы // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 9. С. 1341–1353.
- Григорьева О.В. Новый метод анализа взаимодействия модулей растения на примере растений рода *Draba* // Вестн. ТвГУ. 2008а Вып. 9. № 25 (85), С. 50–54.
- Григорьева О.В. Крупка сибирская // Биологическая флора Московской области. Вып. 16. М., 2008б. С. 104–127.
- Джеффрис Дж. Введение в факторный анализ: применение в экологии. М., 1981. 260 с.
- Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 240 с.
- Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 60–79.
- Креславский А.Г. О происхождении морфологических инноваций // Современная эволюционная морфология. Киев, 1991. С. 176–189.
- Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. М., 2005. 347 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.
- Толмачев А.И. Род Крупка – *Draba* L. // Флора СССР. М.;Л., 1939. Т. 8. С. 371–454.
- Толмачев А.И. Род *Draba* L. – Крупка // Арктическая флора СССР. Л., 1975. Вып. 7. С. 106–155.
- Холдэн Дж. Б.С. Факторы эволюции. М.;Л., 1935. 303 с.
- Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М., 2003. 360 с.
- Черданцева Е.М., Черданцев В.Г. Организация изменчивости сериально-гомологичных структур и ее связь с темпами роста (на примере ротового поля бурых лягушек) // Зоол. журн. 1997. Т. 76. С. 94–107.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии. М., 1947. 540 с.
- Al-Shehbaz I.A., Beilstein M.A., Kellogg E.A.* Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae): an overview. *Plant Systematics and Evolution* 2006. Vol. 259. P. 89–120.
- Andersen B., Elven R., Nordal I., Spjelkavik S.* Species in the *Draba «hirta»* complex in the north atlantic area // *Det Norske Videnskaps-Akademi, I. Mat-Naturrv., Kl., Skr., Ny Serie.* 1999. Vol. 38. P. 173–182.
- Beilstein M.A., Al-Shehbaz I.A., Kellogg E.A.* Brassicaceae and trichome evolution // *Am. J. Bot.* 2006. Vol. 93. P. 607–619.
- Bell A.D., Bryan A.* *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology.* Oxford, 1991. Oxford. 360 p.
- Cherdantsev V.G., Kreslavsky A.G., Severtsov A.S.* Episelective evolution // *Evolutionary Theory.* 1996. Vol. 11. P. 69–87.
- Cherdantsev V.G., Scobeyeva V.* The morphological basis of self-organization // *Rivista Biol. Forum.* 1994. Vol. 87. P. 57–85.
- Cherdantsev V.G., Scobeyeva V.* The within-individual basis of between-individual variation // *Вестн. ВОГиС.* 2009. Т. 13. N 1. С. 144–149.
- Falconer D.S.* *Introduction to Quantitative Genetics.* L., 1981. 420 p.
- Grether G.F.* Environmental Change, Phenotypic Plasticity, and Genetic Compensation // *Am. Nat.,* 1995. Vol. 166. N 4. P. E115-E123.
- Mulligan G.A., Findlay J.N.* Sexual reproduction and agamospermy in the genus *Draba* // *Can. J. Bot.,* 1970. Vol. 48. N 2. P. 269–270.
- Koch M., Bishop J., Mitchell-Olds T.* Molecular systematics and evolution of *Arabidopsis* and *Arabis* // *Plant Biology.* 1999. Vol. 1. P. 529–537.
- Schulz O.E.* *Cruciferae. / Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Eds. A. Engler, H. Harms. 1936. P. 227–658.
- Valen van L.* Homology and causes // *J. Morphology.* 1982. Vol. 173. P. 101–107.
- Waddington C.H.* Genetic assimilation // *Advances in Genetics.* 1961. Vol. 10. P. 257–290.
- Weismann A.* *The Germ-Plasm: A Theory of Heredity.* L., 1893. 477 p.

Поступила в редакцию 01.11.11

## ON THE ROLE OF WITHIN-INDIVIDUAL VARIATION IN MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF PLANTS OF THE *DRABA* L. GENUS

*O.V. Grigorieva, V.G. Cherdantsev*

Basing on the analysis of normal morphogenesis and natural variation of quantitative morphological traits of the plants and their separate shoots, we consider the evolution of life forms in whitlow plants (*Draba* L.) as a series of changes in variation patterns guided by the interplay of between- and within-individual variation components. The between-individual component was evaluated by counting the number of generative and vegetal modules in plants of a given sample considering the generative module as a generative shoot together with its innovation shoots. The evaluation of within-individual component was based on the account of natural variation of sizes of the inflorescences and innovation shoots of each generative module with no respect to the plant to which it belongs. In all cases in which the factor analysis revealed interaction between these components, it has proved to be negative. Depending on the life form, this could be observed in the whole range of natural variation, at the edges of this range, or under environmental deterioration. Relationships of between- and within-individual variation were followed up for two evolutionary trends of the life forms. Making up of the monocarps is owing to a decrease in a number of the plant modules attended by turning of the innovation shoots into paracladia. With making up of the perennial forms the number of plant modules increases with no negative effect on the reproduction owing to the rooting of innovation shoots. In both trends of the evolution, its driving force is a trade-off between mother and daughter shoots of the same plant. It allows for an increase of the rosette diameter of mother shoots after which the evolutionary trends become subject to divergence. Preservation of the large rosettes transforms morphogenesis of upper axils into that of the paracladia, which inhibits morphogenesis of lower axils leading to origination of monocarps. Alternatively, if the rosette diameter is subject to a slight decrease, this preserves the development of innovation shoots from the lower axils leading to origination of perennials. Owing to interaction of within- and between-individual variation components, the within-individual variability becomes subject to common Darwinian selection.

**Key words:** within-individual variation, morphological evolution, whitlow grass, modular structure, factor analysis, shoots, quantitative morphological traits.

**Сведения об авторах:** *Григорьева Ольга Владимовна* – мл. науч. сотр. кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (agnosnew@mail.ru); *Черданцев Владимир Георгиевич* – профессор кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, докт. биол. наук (vgcherdantsev@yandex.ru).

УДК 581.93 (571.61)

## РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ РЕЧНЫХ ДОЛИН СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ (ХИНГАНСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

*Е.П. Рец*

Изучение ботанического разнообразия долинных комплексов – одна из актуальных задач современной географии биоразнообразия. Долинная часть Хинганского заповедника может быть использована в качестве модельной по отношению к Архаринской низменности (Среднее Приамурье). В силу слабой нарушенности растительного покрова она является очень ценным объектом для определения закономерностей дифференциации биоразнообразия. Для выявления таксономического разнообразия исследована флора Архаринской низменности. В целях определения ценотического разнообразия проведена систематизация растительности по принципу флористической классификации по Браун-Бланке, которая позволила выделить 12 ассоциаций, относящихся к четырем классам и четырем порядкам. Три экологических ряда растительности (болотный, луговой и лесной) построены на основе анализа связей выделенных синтаксонов с важнейшими экологическими факторами среды (увлажнение и богатство почвы). Выявлены важнейшие закономерности дифференциации показателей  $\alpha$ - и  $\beta$ -разнообразия, а также типологического разнообразия в поле ведущих факторов среды. Установлены закономерности варьирования видового богатства, видовой насыщенности, связи между отдельными типологическими элементами и генетическими частями долины, а также важнейшие экологические рубежи, на которые растительность реагирует кардинальной перестройкой видового состава.

**Ключевые слова:** биоразнообразие, классификация по Браун-Бланке,  $\alpha$ - и  $\beta$ -разнообразии, ценотический анализ флоры.

Объект нашего исследования – растительный покров речных долин Среднего Приамурья. Исследованию разных аспектов флоры и растительности долин посвящены многочисленные публикации. Охарактеризованы разные типы пойменных болот, долинных лугов, лесов (Шенников, 1941; Барышников, 1961; Номоконов, 1959, 1971; Бойнов, Кузьмин, 1975; Добровольский и др., 1979; Дымина, 1985; Прокопьев, 1990), разработаны классификации долинной растительности, в том числе по методу Браун-Бланке (Дымина, 1972, 1985; Миркин, Наумова, 1986; Ахтямов, 1994, 1998, 2001; Миркин и др., 1991; Таран, 1993, 2005, 2008; Ермаков, Крестов, 2009), рассмотрено влияние экологических факторов на растительные комплексы долин (Горяинова, Родман, 1974; Ильина и др., 1977). Показано, что растительный покров речных долин формируется в динамичных условиях и отличается большой пестротой, сложностью и крайней неустойчивостью, как в пространстве, так и во времени.

Предмет настоящего исследования – закономерности дифференциации ботанического разнообразия (сосудистые растения) на локальном уровне и факторы его определяющие. В качестве модельной нами выбрана территория Хинганского заповедника (Ар-

харинская низменность, юго-восточная часть Зейско-Буреинской равнины), которая никогда не подвергалась значительному антропогенному воздействию, а с 1960 г. полностью исключена из любого вида хозяйственного использования.

### Материалы и методы

Работа основана на материалах (766 описаний растительных сообществ), полученных автором в ходе вегетационных сезонов 2006–2009 гг. Геоботанические описания выполнены в соответствии с рекомендациями Muller-Dombois, Ellenberg (1974) и отражают разнообразие долинной растительности Хинганского заповедника, являющегося модельным по отношению к Архаринской низменности. При проведении анализа использованы результаты флористических (Кудрин, Якубов, 1991), геоботанических (Ступникова, Ахтямов, 2001; Кузнецова, 2002) и геоморфологических (Никольская и др., 1969; Никольская, 1972; Мискина, 1978; Ликутов, Гусев, 1992) исследований, космические снимки (Aster, Landsat, и др.), а также имеющийся картографический материал (геоморфологические, лесотаксационные схемы, карты пожаров за 20 лет и др.). В качестве методологической основы изучения таксо-

номического разнообразия использованы концепции  $\alpha$ -разнообразия (таксономическое и типологическое) и  $\beta$ -разнообразия (разнообразие видов по градиентам факторов среды). Растительность классифицирована по методу Браун-Бланке (1964) с использованием пакетов программ Turboveg и Juice.

Упорядочение материала на разных этапах его обработки проводили с помощью эколого-флористического анализа ценофлор, ординации по факторам среды, дешифрирования космических снимков в Erdas Imagine, создания ГИС в ArcGis.

Для экологической характеристики синтаксонов в пространстве ведущих факторов среды использованы экологические шкалы Л.Г. Раменского (1956) и Д.Н. Цыганова (1983), а также европейские шкалы Ellenberg (1974, 1996) и E. Landolt (1977). Пространственная координация синтаксонов проведена в условном экологическом поле по двум факторам (увлажнение и богатство почв). Показатели по каждому фактору для видов растений взяты из региональных таблиц, составленных И.А. Цаценкиным и др. (1978) и В.П. Селедцом (2000б) для Дальнего Востока РФ.

#### Обсуждение результатов

В результате исследований во флоре долинных комплексов растительности Хинганского заповедника отмечено 410 видов растений, относящихся к 91 семейству. Спектр семейств ценофлоры возглавляют Asteraceae, Poaceae, Sauraceae и Ranunculaceae; число видов в них составляет большую часть (>50%) видового состава растительности речных долин. Структура ведущих семейств сходна с таковой для флоры Приморского края и Приамурья (Сосудистые растения..., 1985–1996).

Растительность долин Хинганского заповедника классифицирована в 12 ассоциаций, относящихся к 5 классам и 7 порядкам (Дымина, 1972, 1980; Ахтямов, 1995, 2000; Ахтямов, Бабуринов 1998; Ermakov et al., 2000; Ступникова, Ахтямов, 2001; Ермаков, Крестов, 2009) (табл. 1).

#### Продромус растительности долинных комплексов Хинганского заповедника

1.0.0.0. Класс *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941.

1.1.0.0. Порядок *Phragmitetalia* W. Koch 1926.

1.1.1.0. Союз *Phragmition* W. Koch 1926.

1.1.1.1. Асс. *Glycerio spiculosae-Phragmitetum australis* Akht. 1987.

1.2.0.0. Порядок *Magnocaricetalia* Pignatti 1953.

1.2.1.0. Союз *Caricion appendiculatae* Akhtyamov et al. 1985.

1.2.1.1. Асс. *Caricetum vesicato-appendiculatae* Akhtyamov et al. 1985.

2.0.0.0. Класс *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R. Tx. 1937.

2.1.0.0. Порядок *Caricetalia meyerianae* Akhtyamov 1987.

2.1.1.0. Союз *Caricion meyerianae* Akht. et al. 1987.

2.1.1.1. Асс. *Menyantho trifoliatae-Caricetum meyerianae* com.

2.1.1.2. Асс. *Caricetum lasiocarpo-meyerianae* Akht. 1987.

3.0.0.0. Класс *Calamagrostieta langsdorffii* Mirkin in Akhtyamov et al. 1985.

3.1.0.0. Порядок *Calamagrostietalia langsdorffii* Akhtyamov et al. 1985.

3.1.1.0. Союз *Calamagrostion langsdorffii* Akhtyamov et al. 1985.

3.1.1.1. Асс. *Lathyro pilosi-Calamagrostietum pureae* com.

3.1.2.0. Союз *Caricion schmidtii* Akht. et al. 1985.

3.1.2.1. Асс. *Calthii-Caricetum schmidtii* Akhtyamov 1987.

4.0.0.0. Класс *Arundinello anomalae-Agrostietea trinii* Ermakov et Krestov 2009.

4.1.0.0. Порядок *Carici schmidtii-Agrostietalia trinii* Ermakov et Krestov 2009.

4.1.1.0. Союз *Agrostion trinii* Akhtyamov et al. 1985.

4.1.1.1. Асс. *Carici schmidtii-Hemerocallidetum minoris* com.

4.2.0.0. Порядок *Artemisietalia mandshuricae* Akhtyamov et al. 1985.

4.2.1.0. Союз *Arundinellion anomalae* Akht. et al. 1985.

4.2.1.1. Асс. *Cariceto schmidtii-Arundinellum anomalae* Akhtyamov et al. 1985.

5.0.0.0. Класс *Quercu mongolicae-Betuletea davuricae* Ermakov et Petelin 1997.

5.1.0.0. Порядок *Quercu mongolicae-Betuletalia davuricae* Ermakov 1997.

5.1.1.0. Союз *Ligulario fischeri - Betulion davuricae* Ermakov 1997.

5.1.1.1. Асс. *Carici schmidtii-Betuletum platyphyllae* com.

5.1.1.2. Асс. *Rubo saxatilis-Betuletum platyphyllae* com.

5.1.2.0. Союз *Kitagawio terebinthaceae-Betulion davuricae* Ermakov 1997.

Т а б л и ц а 1

## Ассоциации растительности (характеристика экотопа, диагностические и доминантные виды)

Название ассоциации в системе эколого-флористической классификации	Название ассоциации в системе доминантной классификации	Ген. часть речной долины	Форма рельефа	Диагностические виды	Доминантные виды
<i>Glucetio spiculosae-Phragmitetum australis</i> Akht. 1987	Заросли гигофитов ( <i>Zizania latifolia</i> , <i>Typha latifolia</i> и др.),	высокая пойма	берега старичных озер, русла мелких рек	<i>Spartanium stenophyllum</i> , <i>Eleocharis mamillata</i> , <i>E. ussuriensis</i> , <i>E. palustris</i> , <i>Zizania latifolia</i> , <i>Carex capricornis</i>	<i>Carex diandra</i> , <i>C. appendiculata</i> , <i>C. pseudocuraica</i> , <i>C. rostrata</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Naumburgia thyrsiflora</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Calamagrostis neglecta</i> , <i>Equisetum fluviatile</i> и <i>Triadenum japonicum</i>
<i>Carexum vesicatum-appendiculatae</i> Akhtyamov et al. 1985	Вахтово-крупноосоковые ( <i>C. rostrata</i> , <i>C. appendiculata</i> , <i>C. vesicata</i> ) болота	высокая пойма	глубокие мочажины, низкие поймы мелких рек	<i>Truellum hastatosagittatum</i> , <i>Carex appendiculata</i> , <i>C. rostrata</i> , <i>C. vesicata</i>	<i>Calamagrostis neglecta</i> , <i>Carex appendiculata</i> и <i>Carex lasiocarpa</i>
<i>Menyantho trifoliatae-Carexum meyerianaе</i> com.	Вахтово-осоковые ( <i>C. meyeriana</i> , <i>C. pseudocuraica</i> ) болота	высокая пойма	глубокие мочажины	<i>Carex diandra</i> , <i>C. limosa</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Equisetum fluviatile</i>	<i>Carex meyeriana</i> , <i>Comarum palustre</i> , <i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> , <i>Naumburgia thyrsiflora</i>
<i>Carexum lasiocarpomeyerianaе</i> Akht. 1987	Кровохлебово ( <i>Sanguisorba parviflora</i> )-осоковые ( <i>C. meyeriana</i> , <i>C. lasiocarpa</i> ) ивковые ( <i>Salix myrtilloides</i> ) болота	высокая пойма	средние части прарусловых понижений	<i>Eriophorum russeolum</i> , <i>Salix brachypoda</i> , <i>Caltha membranacea</i> , <i>Sanguisorba parviflora</i> (создает аспект в июле), <i>Salix myrtilloides</i> , <i>Eriophorum russeolum</i> .	<i>Salix myrtilloides</i> , <i>Carex meyeriana</i> , <i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Caltha membranacea</i> , <i>Iris laevigata</i> , <i>Sanguisorba parviflora</i> , <i>Naumburgia thyrsiflora</i>
<i>Lathyrus pilosi-Calamagrostietum purpureae</i> com.	Вейниковые ( <i>Calamagrostis purpurea</i> ) сырые луга	высокая пойма	верхние части склонов и неглубокие микропонижения	<i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Lathyrus pilosus</i> , <i>Naumburgia thyrsiflora</i>	<i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Lathyrus pilosus</i> , <i>Naumburgia thyrsiflora</i>
<i>Calthii-Carexum schmidtii</i> Akhtymov 1987	Разнотравно-шмидтоосоково-вейниковые кустарниковые ( <i>Spiraea salicifolia</i> , <i>Salix brachypoda</i> ) влажные луга	1-я надпойменная терраса	плоские и наклонные поверхности	<i>Salix pseudopentandra</i> , <i>Aconitum macrorhynchum</i> , <i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> , <i>Lepiandra tubiflora</i> , <i>Potentilla freyana</i> , <i>Salix brachypoda</i> , <i>Spiraea salicifolia</i>	<i>Carex schmidtii</i> , <i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Anemone dichotomum</i> , <i>Salix brachypoda</i> , <i>Saussurea amurensis</i> , <i>Artemisia integrifolia</i> , <i>Sanguisorba parviflora</i> , <i>Thelypteris palustris</i> , <i>Lathyrus pilosus</i> , <i>Lycopus maackianus</i> , <i>Geranium vlassowianum</i> , <i>Filipendula palmata</i>
<i>Carex schmidtii-Hemerocallidetum minoris</i> com.	Свежие разнотравные «лилейные» иволуга ( <i>S. pseudopentandra</i> , <i>S. carnea</i> )	2-я надпойменная терраса	плоские и наклонные поверхности	<i>Angelica maximowiczii</i> , <i>Salix carnea</i> , <i>Onoclea sensibilis</i> , <i>Geranium sieboldii</i> , <i>Cimicifuga simplex</i> , <i>Pedicularis spicata</i> , <i>Polemonium chinense</i>	<i>Artemisia integrifolia</i> , <i>Calamagrostis purpurea</i> , <i>Geranium vlassowianum</i> , <i>Saussurea amurensis</i> , <i>Carex schmidtii</i> , <i>Hemerocallis minor</i> , <i>Thalictrum simplex</i> , <i>Anemone dichotomum</i> , <i>Gallium boreale</i> , <i>Vicia amoena</i> , <i>Serratula manschurica</i> , <i>Filipendula palmata</i>

Продолжение табл. 1

Название ассоциации в системе эколого-флористической классификации	Название ассоциации в системе доминантной классификации	Ген. часть речной долины	Форма рельефа	Диагностические виды	Доминантные виды
Сarciceto schmidtii–Arundinellellum anomalaе Akhtyamov et al. 1985	Остепненные разнотравно-злаковые (Koeleria cristata, Arundinella anomala, Spodiopogon sibiricus и др.) луга	3-я надпойменная терраса	плоские и наклоненные поверхности	Thesium chinensis, Thesium rectractum, Dianthus versicolor, Artemisia tanacetifolia, Inula salicina, Lilium buschanum, Bupleurum scorzonerifolium, Tromsdorffia ciliata, Arundinella anomala, Spodiopogon sibiricus, Koeleria cristata.	Artemisia integrifolia, Geranium vlassowianum, Vicia amoena, Saussurea amurensis, Vicia unijuga, Hemerocallis minor, Serratula coronata, Galium boreale, Lathyrus komarovii, Spodiopogon sibiricus
Сarcici schmidtii–Betuletum platyphyllae com.	Олужовельные березняки и осинники ивовые (S. cargea)	1-я надпойменная терраса	вершины низких грив и нижние части склонов высоких грив	Thalictrum simplex, Thelypteris palustris, Salix cargea	Angelica maximowiczii, Galium boreale, Carex schmidtii, Geranium vlassowianum, Filipendula palmata, Campanula punctata, Betula platyphylla, Salix caprea, Convallaria keiskei, Maianthemum bifolium, Saussurea amurensis, Thelypteris palustris
Rubo saxatilis–Betuletum platyphyllae com.	Белоберезовые с участием Betula davurica и Quercus mongolica лесополосы -лещиновые разнотравно-орляковые леса	2-я надпойменная терраса	вершины и склоны грив	Maackia amurensis, Athyrium filix-femina, Carex amellii, Pyrola rotundifolia, Orthilia secunda и Athyrium sinense	Galium davuricum, Convallaria keiskei, Artemisia stolonifera, Maianthemum bifolium, Moehringia lateriflora, Rubus saxatilis, Pteridium aquilinum, Lathyrus komarovii, Filipendula palmata, Geranium vlassowianum
Corylo heterophylae–Quercetum mongolicae Stupnikova 2002	Черноберезово (Betula davurica)-дубовые с липой (Tilia amurensis) и вязом (Ulmus japonica) лещиново-лесополосы разнотравно-осоково-орляковые леса	3-я надпойменная терраса	вершины грив	Fritillaria maximowiczii, Herminium monorchis, Carex subbracteata, Clinopodium chinense, Aegopodium alpestre, Phtheirospermum chinense, Paeonia lactiflora, Aconitum kirinense, Aconitum schukinii, Tulotis fuscescens, Tilia amurensis	Lespedeza bicolor, Betula davurica, Quercus mongolica, Corylus heterophylla, Artemisia stolonifera, Artemisia latifolia, Atractylodes ovata, Clematis manschurica, Dictamnus dasycarpus, Doellingeria scabra, Lathyrus humilis, Pteridium aquilinum, Vicia pseudorobus, Rubus saxatilis, Lathyrus komarovii, Iris uniflora, Convallaria keiskei
Artemisio gmelinii–Quercetum mongolicae com.	Остепненные разреженные черноберезово-дубовые лесополосы (A. gmelinii, A. latifolia) леса	3-я надпойменная терраса	крутые склоны грив южной экспозиции	Artemisia gmelinii, Calamagrostis brachytricha, Clematis hexapetala, Cleistogenes kitagawae, Platycodon grandiflorus, Symilexis aconitifolia, Saposhnikovia divaricata, Allium condensatum, Viola gmeliniana, Rhaponticum uniflorum, Polygala sibirica, Kitagawia terebinthacea, Hypericum attenuatum, Hieracium virosum, Filifolium sibiricum, Dracocephalum arguense, Ajuga multiflora, Lespedeza juncea	Quercus mongolica, Lespedeza bicolor, Artemisia gmelinii, Clematis hexapetala, Lathyrus humilis, Polygonatum odoratum, Saussurea odontolepis, Potentilla fragarioides, Vicia pseudorobus, Sedum aizoon, Carex lanceolata, Iris uniflora, Adenophora divaricata, Atractylodes ovata, Dictamnus dasycarpus, Tilia amurensis

5.1.2.1. Асс. *Corylo heterophylae–Quercetum mongolicae* Stupnikova 2002

5.1.2.2. Асс. *Artemisio gmelinii–Quercetum mongolicae* com.

Сообщества гигрофитов (*Zizania latifolia*, *Thypha latifolia* и др.) и крупносочники класса Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941 распространены на самых низких уровнях высокой поймы – в глубоких мочажинах прарусловых понижений и в околостаричных экотопах. Мезотрофные мейроосоковые (*C. meyeriana*) болота, входящие в состав класса Scheuchzerio-Caricetea Fuscae R.Тх. 1937, занимают основные части плоских прарусловых понижений на высокой пойме. Класс Calamagrostetea Langsdorffii Mirkin in Achtyamov et al. 1985 на территории исследования представлен сырыми и заболоченными вейниковыми и шмидтосоково-вейниковыми (*Carex schmidtii*, *Calamagrostis purpurea*) лугами, которые формируются на нижних частях склонов, а также в неглубоких понижениях на террасах. Свежие и сухие разнотравные «лилейные» и разнотравно-злаковые (*Koeleria cristata*, *Arundinella anomala*, *Spodiopogon sibiricus* и др.) луга класса Arundinello Anomalae – Agrostietea Trinii Achtyamov ex Ermakov et Krestov 2009 (Ермаков, Крестов, 2009) занимают основные пространства плоских террасовидных поверхностей

и определяют облик растительности всей долины. На относительно автоморфных частях долины – первой, второй и третьей надпойменных террасах (1 НТ, 2 НТ, 3 НТ), вышедших из-под непосредственного влияния аллювиального фактора, последовательно сменяют друг друга разные типы мелколиственных (*Betula plathyphylla*, *Populus tremula*) и смешанных (*Quercus mongolica*, *Ulmus laciniata*, *Tilia amurensis*, *Betula davurica*) лесов класса Quercu Mongolicae-Betuletea Davuricae Ermakov et Petelin 1997.

Все синтаксоны долины располагаются в условном экологическом поле, где условия увлажнения меняются от увлажнения сильнообводненных болот (105) до лугово-степного или влажностепного (48) увлажнения (горизонтальная ось на рис. 1), а условия богатства почв – от бедных почв (4) до богатых бурых, луговых, достаточно обеспеченных элементами минерального питания (16) почв (вертикальная ось на рис. 1).

В результате проведенного анализа получено 3 экологических ряда ассоциаций: болотный ряд от ассоциации околоводных зарослей (*Glycerio spiculosae–Phragmitetum australis* Akht. 1987) до мейроосоковых болот (*Caricetum lasiocarpo–meyerianae* Akht. 1987) на высокой пойме, ряд луговых ассоциаций от сыролуговых шмидтосоково-вейниковых лугов

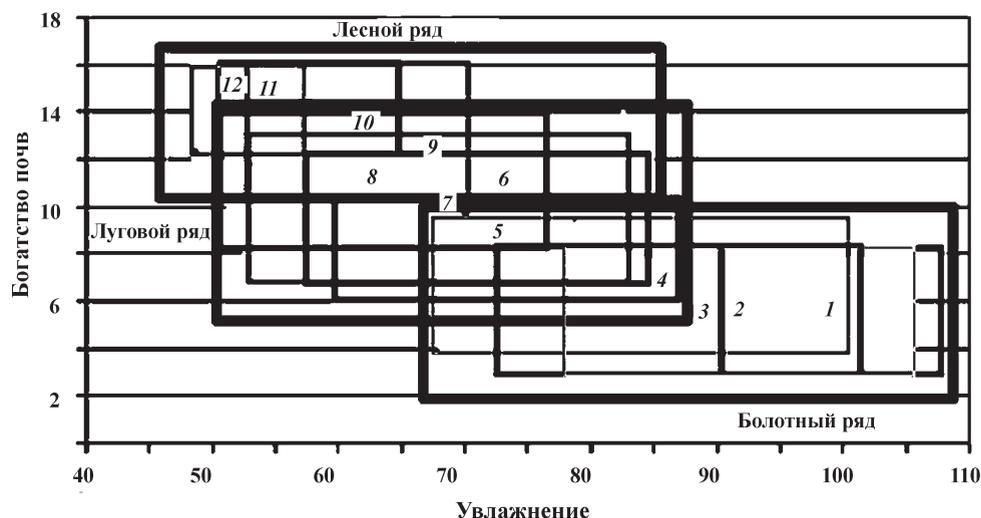


Рис. 1. Экологическая ординация синтаксонов по методу шкал Раменского (ассоциации растительности: 1 – *Glycerio spiculosae–Phragmitetum australis* Akht. 1987; 2 – *Caricetum vesicato- appendiculatae* Akhtyamov et al. 1985; 3 – *Menyantho trifoliatae–Caricetum meyerianae* com.; 4 – *Caricetum lasiocarpo–meyerianae* Akht. 1987; 5 – *Lathyro pilosi–Calamagrostietum purpureae* com.; 6 – *Calthii–Caricetum schmidtii* Akhtyamov 1987; 7 – *Carici schmidtii–Hemerocallidetum minoris* com.; 8 – *Cariceto schmidtii–Arundinellum anomalae* Akhtyamov et al. 1985; 9 – *Carici schmidtii–Betuletum platyphyllae* com.; 10 – *Rubo saxatilis–Betuletum platyphyllae* com.; 11 – *Corylo heterophylae–Quercetum mongolicae* Stupnikova 2002; 12 – *Artemisio gmelinii–Quercetum mongolicae* com.)

(*Lathyro pilosi–Calamagrostietum purpureae* com.) до остепненных разнотравно-злаковых лугов (*Cariceto schmidtii–Arundinellum anomalae* Akhtyamov et al. 1985) на относительно выположенных поверхностях надпойменных террас и ряд лесных ассоциаций от белоберезовых олуговелых (*Carici schmidtii–Betuletum platyphyllae* com.) до остепненных дубрав (*Artemisio gmelinii–Quercetum mongolicae* com.) на древних прирусловых гривах на террасах.

### Видовое богатство

Видовое богатство (ВБ) ассоциаций растительности долинных комплексов варьирует от 20 до 169 (рис. 2). Анализ изменений ВБ ассоциаций в поле ведущих факторов среды показал, что оно связано с изменением условий увлажнения и богатства почв, достигая наибольших значений для растительных ассоциаций грив и террас (луговой и лесной ряды), а минимальных – для растительных ассоциаций обводненных прарусловых понижений на пойме (болотный ряд). На прарусловых понижениях поймы отмечено лишь 98 видов растений, но постепенно по профилю долины экологическая емкость среды увеличивается: общее ВБ луговых сообществ составляет 221 вид, а лесных сообществ на гривах – 258 видов.

**Болотный ряд.** Минимальные показатели видового богатства характерны для ассоциации прибрежно-водных сообществ (*Glycerio spiculosae–Phragmitetum australis* Akht. 1987.) Такой низкий показатель связан с крайне тяжелыми экологическими условиями экотопа по фактору увлажнения, в которых может про-

израстать лишь ограниченное число видов. В связи с уменьшением увлажнения от околородных сообществ к ассоциации мезотрофных болот (*Caricetum lasiocarpo–meyerianae* Akht. 1987) происходит постепенный рост ВБ, достигающего максимального для болотного ряда значения (54 вида) в ассоциации мейроосоковых кровохлебковых болот (*Caricetum lasiocarpo–meyerianae* Akht. 1987). Здесь выраженная мозаичность субстрата (кочки и микровалы), а также относительно благоприятные условия увлажнения обуславливают высокую видовую насыщенность сообществ.

**Луговой ряд.** В ряду луговых ассоциаций на террасах происходит быстрый рост ВБ по градиенту увлажнения и богатства почв: от 39 в сырых шмидтосоково-вейниковых лугах до 169 в свежих «лилейных» лугах (*Carici schmidtii–Hemerocallidetum minoris* com.). На первой ступени ряда увлажнение еще избыточно для луговых, но уже недостаточно для болотных видов. В связи с этим здесь формируется специфическая ассоциация *Lathyro pilosi–Calamagrostietum purpureae* ass. nov с низким видовым богатством (36).

На следующей ступени ряда (ассоциация влажных лугов *Calthii–Caricetum schmidtii* Akhtymov 1987) происходит резкое увеличение видового богатства. Максимальные показатели видового богатства в связи с относительно благоприятными условиями увлажнения и богатства почв, как для этого ряда, так и среди всех ассоциаций долинных комплексов, имеет ассоциация свежих лугов (*Carici schmidtii – Hemerocallidetum minoris* com.). В составе флоры ассоциации



Рис. 2. График изменения видового богатства и видовой насыщенности (1 – *Glycerio spiculosae – Phragmitetum australis* Akht. 1987; 2 – *Caricetum vesicato – appendiculatae* Akhtyamov et al. 1985; 3 – *Menyantho trifoliatae – Caricetum meyerianae* com.; 4 – *Caricetum lasiocarpo – meyerianae* Akht. 1987; 5 – *Lathyro pilosi – Calamagrostietum purpureae* com.; 6 – *Calthii – Caricetum schmidtii* Akhtymov 1987; 7 – *Carici schmidtii – Hemerocallidetum minoris* com.; 8 – *Cariceto schmidtii – Arundinellum anomalae* Akhtyamov et al. 1985; 9 – *Carici schmidtii – Betuletum platyphyllae* com.; 10 – *Rubo saxatilis – Betuletum platyphyllae* com.; 11 – *Corylo heterophylae – Quercetum mongolicae* Stupnikova 2002; 12 – *Artemisio gmelinii – Quercetum mongolicae* com.)

следующей ступени экологического ряда (*Cariceto schmidtii* – *Arundinellatum anomalae* Akhtyamov et al. 1985), сообщества которой формируются на плоских поверхностях наиболее высоких и древних террас. В условиях сухолугового режима увлажнения выпадает большинство мезогигрофитов и гигромезофитов, появляются немногочисленные ксерофиты, что сказывается на показателе ВБ: оно падает до 141.

**Лесной ряд.** Локальный максимум (160 видов) внутри ряда наблюдается в ассоциации мелколиственно-широколиственных лесов (*Rubus saxatilis* – *Betuletum platyphyllae* com.), во флоре которой смешиваются комплексы видов субклимаксовых дубрав и лугово-лесных видов березняков и осинников. Локальный минимум соответствует остепненным дубравам на крутых южных склонах грив (*Artemisio gmelinii* – *Quercetum mongolicae* com.). В условиях эдафической сухости из состава фитоценозов выпадает большое число мезофитных видов и таким образом снижается видовое богатство ассоциации (130).

#### Видовая насыщенность

Видовая насыщенность (ВН) сообществ (число видов на единицу площади) варьирует по профилю долины и зависит от экологических условий экотопа. По градиенту увлажнения и богатства почв происходит постепенный рост ВН: от ассоциации околородных сообществ (8 видов на 100 м<sup>2</sup>) до луговых ассоциаций на террасах (40–53 вида на 100 м<sup>2</sup>) и лесных ассоциаций на гривах (55–59 видов). Локальный минимум для *Lathyro pilosi* – *Calamagrostietum purpureae* ass. пов связан со специфическими условиями экотопа ассоциации, в которых могут произрастать ограниченное число эвритопных видов (*Calamagrostis purpurea*, *Carex schmidtii* и др.). Локальный минимум для ассоциации *Artemisio gmelinii* – *Quercetum mongolicae* com. предопределен условиями эдафической сухости на крутых склонах грив южной экспозиции, лимитирующими произрастание многих мезофитных видов растений.

**Бета-разнообразие** характеризует степень различий или сходства ряда местообитаний или выборок с точки зрения их видового состава, а иногда и обилия видов. Один из общих подходов к установлению бета-разнообразия – оценка изменений видового разнообразия вдоль градиента факторов среды. В качестве меры бета-разнообразия использована **мера Уилсона и Шмиды** ( $\beta_T$ ), которая включает элементы утраты ( $l$ ) и добавления ( $g$ ) видов. Кроме того, она стандартизована на среднее видовое богатство выборок  $\alpha$ , входящее в меру Уиттекера (Whittaker, 1972):

$$\beta_T = [g(H) + l(H)]/2\alpha,$$

где  $g(H)$  – число видов, прибавившихся вдоль градиента местообитаний,  $l(H)$  – число видов, утраченное на том же трансекте,  $\alpha$  – среднее видовое богатство выборок.

Максимальные показатели бета-разнообразия и, соответственно, высокая степень различия между условиями местообитаний в долинах рек наблюдаются при переходе от сырых вейниковых лугов на подножиях террас к влажным разнотравно-шмидтоосоково-вейниковым лугам (табл. 2). Высокие значения меры Уилсона и Шмиды также характерны при переходе от сообществ околородных зарослей к обводненным осоковым болотам. При этом происходят кардинальные перестройки условий увлажнения, на которые растительность реагирует выпадением одних видов и появлением других. Третий значимый экологический рубеж – это переход от вахтово-мейроосоковых к кровохлебково-мейроосоковым болотам. В растительности он выражается выпадением значительного числа гидрогигрофитов и проникновением мезогигрофитов. Относительно низкие показатели бета-разнообразия отмечены для грив террас, на которых происходит последовательная и сопряженная с изменением условий увлажнения и богатства почв смена лесных сообществ. Таким образом, для лесных сообществ характерно большее взаимопроникновение видов, чем для лугов и болот.

#### Типологическое разнообразие

Каждый из видов характеризуется определенными экологическими, эколого-ценотическими связями и типом ареала. Наиболее часто для типологических характеристик в работах на ландшафтном уровне используют экологическую, эколого-ценотическую и географическую структуры ценофлор (Юрцев, 1987а).

По профилю речной долины на облесенных унаследованных пойменных гривах от поймы к 3 НТ происходит постепенное снижение уровня грунтовых вод, в связи с чем изменяется **экологическая структура** ценофлор ассоциаций. От околородных сообществ на пойме к лугам на террасах происходит мезофитизация, а от белоберезовых лесов на гривах к остепненным дубравам самого высокого уровня террас – ксерофитизация флоры.

Анализ распределения экологических элементов позволяет выделить три существенных экологических рубежа в структуре долинных комплексов. **Первый рубеж** – выпадение гидрогигрофитов из состава ценофлор, которое происходит в ложбинах при пере-

Т а б л и ц а 2

Показатели бета-разнообразия

Болотный ряд				
Название ассоциаций	<i>Glycerio spiculosae-Phragmitetum australis</i> Akht. 1987	<i>Caricetum vesicato-appendiculatae</i> Akhtyamov et al. 1985	<i>Menyantho trifoliatae-Caricetum meyerianae</i> ass. nov.	<i>Caricetum lasiocarpo-meyerianae</i> Akht. 1987
$\beta_T$	1,65	1,27	1,47	
Луговой ряд				
Название ассоциаций	<i>Lathyro pilosi-Calamagrostietum purpureae</i> ass. nov.	<i>Calthii-Caricetum schmidtii</i> Akhtyamov 1987	<i>Carici schmidtii-Hemerocallidetum minoris</i> ass. nov.	<i>Cariceto schmidtii-Arundinellietum anomalaе</i> Akhtyamov et al. 1985
$\beta_T$	2,12	1,05	0,67	
Лесной ряд				
Название ассоциаций	<i>Carici schmidtii-Betuletum platyphyllae</i> ass. nov.	<i>Rubo saxatilis-Betuletum platyphyllae</i> ass. nov.	<i>Corylo heterophylae-Quercetum mongolicae</i> Stupnikova 2002	<i>Artemisio gmelinii-Quercetum mongolicae</i> ass. nov.
$\beta_T$	0,53	0,72	0,86	

ходе от вахтово-осоковых болот (*Menyantho trifoliatae* – *Caricetum meyerianae* com.) к кровохлебковым ивковым болотам. **Второй рубезж**, индицирующий существенную смену условий увлажнения, – это исчезновение гигрофитов и резкое снижение доли мезогигрофитов при переходе от влажных лугов 1 НТ к ассоциации свежих «лилейных» лугов на плоских поверхностях 2 НТ. **Третий рубезж** маркирует переход к субклимаксовым сообществам – широколиственным лесам на высоких гривах, в которых начинают преобладать ксеромезофиты и снижается доля и ценотическая роль мезофитных видов. Примечательно, что ксерофитная группа видов проникает лишь на самые сухие местообитания ландшафта долины – они входят с незначительной численностью в состав ксероморфных дубрав на крутых склонах грив (*Artemisio gmelinii* – *Quercetum mongolicae* com.), а также сухих разнотравно-злаковых лугов (*Cariceto schmidtii* – *Arundinellietum anomalaе* Akhtyamov et al. 1985).

В **эколого-ценотической структуре** ценофлор также происходят закономерные перестройки вдоль градиента увлажнения и почвенного богатства. **Прибрежно-водные виды** встречаются только в ассоциации околородных приозерных и речных зарослей макрофи-

тов. **Водноболотный элемент**, объединяющий виды, связанные с обводненными местообитаниями, максимальные доли имеет в сообществах самых нижних уровней долины (*Caricetum vesicato* – *appendiculatae* Akhtyamov et al. 1985, *Menyantho trifoliatae* – *Caricetum meyerianae* com., *Glycerio spiculosae* – *Phragmitetum australis* Akht. 1987) и не проникает дальше вахтово-осоковых и ивковых кровохлебково-мейроосоковых болот.

**Лугово-болотные виды** встречаются во всех пойменных сообществах, а также в сырых и влажных лугах на террасах. Оптимумом данной группы видов являются вахтово-осоковые и мейроосоковые болота, здесь их доля в структуре флоры очень велика и составляет около 70%. Лугово-болотный элемент полностью исчезает на уровне свежих лугов и тем самым маркирует существенные с точки зрения растительности перестройки абиотических факторов. **Гигрофильнолуговые виды** – одна из наиболее широко распространенных групп в пространстве долинных комплексов: они проникают в болотные, околородные сообщества пойм, максимальные доли достигают в составе сырых и влажных и лугов и продолжают встречаться с невысоким обилием на лугах, а также

в лесных сообществах на гривах террас. Полное исчезновение гигрофильнолугового элемента на уровне черноберезово-дубовых лещиново-леспедцевых лесов соответствует переходу на автоморфные субклимаксовые позиции в ландшафте долины. **Луговой элемент** впервые появляется в сообществах мейроосоково-кровохлебковых болот, присутствует во всех типах лугов и лесов, причем его доля в значительной степени варьирует. В наибольшей степени он насыщает влажные разнотравно-шмидтосоково-вейниковые луга на 1 НТ и полностью выклинивается из структуры флоры лишь на крутых склонах высоких грив, занятых остепненными дубравами. **Лесолуговые виды** – типичные и многочисленные представители свежих лугов и лесов долинных комплексов Среднего Амура. Они отсутствуют в условиях повышенного увлажнения и низкого богатства почвы на пойме и впервые появляются в составе влажных разнотравно-шмидтосоково-вейниковых лугов на 1 НТ. По градиенту ведущих факторов среды их доля возрастает и достигает максимума в сообществах олуговелых белоберезняков. Затем по мере ксерофитизации среды и увеличения активного богатства почв они вытесняются более конкурентоспособными группами видов (неморально-лесными и степисто-лесными) и снижают свою численность и ценотическую активность. Так, в составе субклимаксовых черноберезовых лесов их доля не превышает 25%, а в остепненных дубравах на крутых склонах грив она уже снижается до 14%. **Неморально-лесной элемент**, свойственный зональным экосистемам, впервые появляется на относительно автоморфных уровнях долины (2 НТ) и затем по профилю долины и экологическому градиенту наращивает свою встречаемость вплоть до достижения максимума (45%) на уровне субклимаксовых черноберезово-дубовых лесов. **Неморально-таежнолесные и таежнолесные виды** встречаются с небольшим обилием на сухих и свежих лугах 2 НТ и 3 НТ, а также в составе лесных сообществ грив террас. Сухие разнотравно-злаковые луга 3 НТ, а также остепненные дубравы на крутых склонах высоких грив – оптимум произрастания **степисто-луговых видов**. **Степисто-лесной элемент** в наибольшей степени свойствен сухим разнотравно-попынным дубравам, здесь его доля превышает 20%.

Установлены закономерности распределения **геоэлементов** по градиенту увлажнения и богатства почв в пределах изучаемых пойменных комплексов (рис. 3). Так, гигроморфные, существующие в условиях повышенного увлажнения сообщества

прарусловых ложбин поймы в большей мере насыщены широкоареальными видами, которые в структуре их ценофлор имеют более 50%. Свой оптимум восточносибирско-дальневосточные виды находят в ассоциациях мезотрофных мейроосоковых болот и вейниковых лугов, где их доля превышает 20%. Берингийские виды встречаются в болотных сообществах на пойме и также проникают в состав сырых лугов, формирующихся на границе поймы и террас. По мере улучшения условий увлажнения и богатства почв на террасах восточносибирские и широкоареальные виды теряют свой ценотический вес и вытесняются видами с дауро-маньчжурским и маньчжуро-южносибирским типами ареала. Маньчжурские виды заполняют всю ткань растительного покрова и являются многочисленными и ценотически значимыми на всех уровнях долины с некоторыми локальными максимумами.

Таким образом, анализ бета-разнообразия позволил выявить важнейшие экологические рубежи, на которые растительность реагирует кардинальной перестройкой видового состава. Можно говорить о неравномерности и неравнозначности градиента среды внутри экологических рядов. Максимальные показатели бета-разнообразия и соответственно высокая степень различия между условиями местообитаний в долинных комплексах наблюдается при переходе от сырых вейниковых лугов на подножиях террас к влажным разнотравно-шмидтосоково-вейниковым лугам. Высокие значения меры Уилсона и Шмиды также характерны при переходе от сообществ околосерных зарослей к обводненным осоковым болотам, при этом видимо происходят кардинальные перестройки условий увлажнения, на которые растительность реагирует выпадением одних видов и появлением других. Относительно низкие показатели бета-разнообразия отмечены для грив террас, на которых происходит последовательная и сопряженная с изменением условий увлажнения и богатства почв смена лесных сообществ. Таким образом, для лесных сообществ характерно большее взаимопроникновение видов, чем для лугов и болот.

Анализ важнейших показателей разнообразия по градиенту увлажнения и богатства почв позволил установить закономерности распределения отдельных типологических категорий, выявить связи различных элементов с определенными генетическими частями долины. Согласно полученным результатам, ядро флоры околосерных и болотных сообществ прарусловых понижений на пойме составляют широкоареальные лугово-болотные и водно-болотные

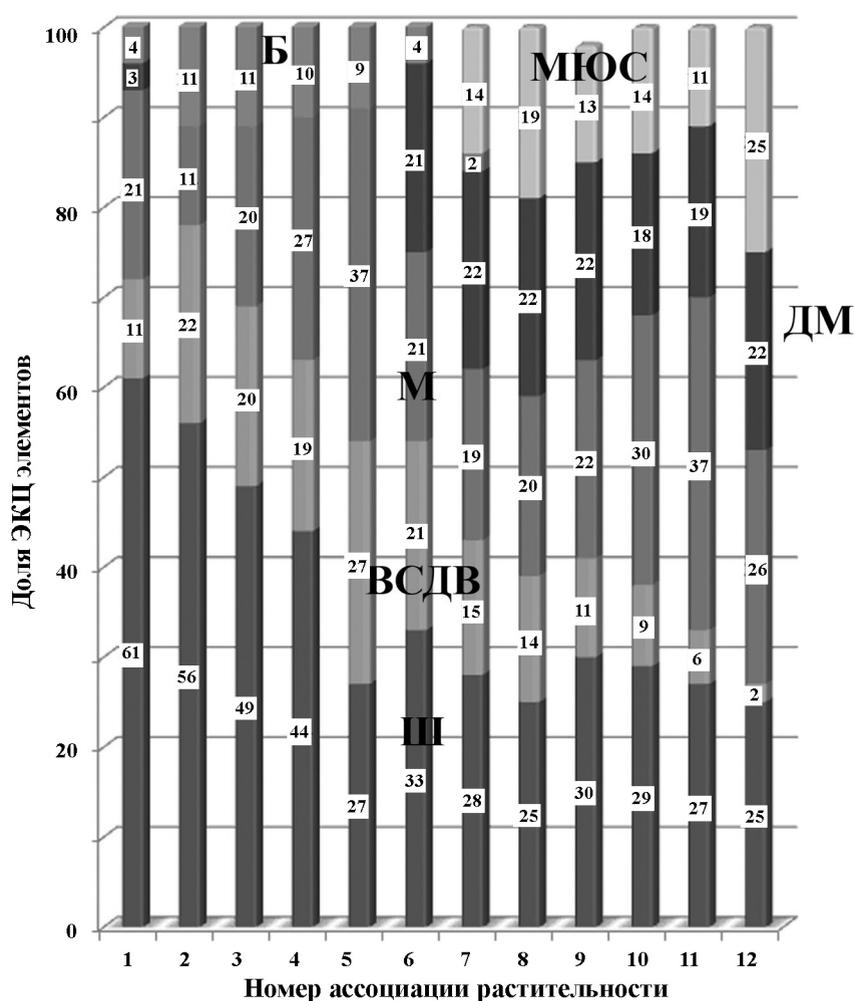


Рис. 3. Географическая структура ценофлор ассоциаций: 1 – *Glycerio spiculosae* – *Phragmitetum australis* Akht. 1987; 2 – *Caricetum vesicato* – *appendiculatae* Akhtyamov et al. 1985; 3 – *Menyantho trifoliatae*–*Caricetum meyerianae* com.; 4 – *Caricetum lasiocarpo* – *meyerianae* Akht. 1987; 5 – *Lathyro pilosi* – *Calamagrostietum purpureae* com.; 6 – *Calthii*–*Caricetum schmidtii* Akhtyamov 1987; 7 – *Carici schmidtii* – *Nemerocallidetum minoris* com.; 8 – *Cariceto schmidtii*–*Arundinetum anomalae* Akhtyamov et al. 1985; 9 – *Carici schmidtii* – *Betuletum platyphyllae* com.; 10 – *Rubo saxatilis*–*Betuletum platyphyllae* com.; 11 – *Corylo heterophylae* – *Quercetum mongolicae* Stupnikova 2002; 12 – *Artemisio gmelinii* – *Quercetum mongolicae* com.; географические элементы: М – маньчжурский, Ш – широкоареальный, ДМ – дауро-маньчжурский, Б – берингийский, ВСДВ – восточносибирско-дальневосточный; МЮС - маньчжуро-южносибирский)

виды, также довольно значимыми оказываются маньчжурские водно-болотные и лугово-болотные виды. В структуре влажных и сырых лугов на нижних уровнях террас доминируют маньчжурские гигрофильно-луговые виды. Маньчжурские луговые виды находят свой оптимум в различных типах лугов (от влажных до сухих) на плоских поверхностях террас. Виды, связанные с маньчжурскими неморальными экосистемами, начинают играть значимую роль в лесных ассоциациях на гривах террас, а максимальных показателей они достигают в субклимаксовых черноберезово-дубовых лесах на гривах 2-й надпойменной террасы. Дауро-маньчжурский степисто-

лесной элемент, объединяющий виды ценотически и в своем распространении связанные с континентальными дубравами Даурии и Среднего Амура, насыщает флоры субклимаксовых смешанных березово-дубовых лесов и остепненных дубрав на гривах. Южносибирские степисто-луговые виды проникают и доминируют в сухих лугах на высоких террасах, а также находят свой оптимум в структуре флоры остепненных дубрав (*Artemisio gmelinii* – *Quercetum mongolicae* com.). Широкоареальные лугово-лесные виды – одна из наиболее распространенных групп видов для флор свежих, сухих лугов, а также лесных фитоценозов на гривах террас.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амирханов А.М., Тишков А.А.* Национальная стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия в России // Сохранение биоразнообразия. Мат-лы конф. М., 1999. С. 28–27.
- Ахтямов М.Х.* Синтаксономия луговой растительности бассейна р. Амур. Владивосток, Хабаровск, 1995. 200 с.
- Ахтямов М.Х.* Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы р. Амур. Владивосток, 2001. 135 с.
- Ахтямов М.Х., Бабурин А.А.* Растительность // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская обл.). Владивосток, 1998. С. 154–204.
- Барышников М.К.* Луга низовий р. Обь, их характеристика и перспективы использования // Пойменные луга Крайнего Севера. Приемы их использования и улучшения. Норильск, 1961. Т. 10. С. 115–158.
- Бойнов А.И., Кузьмин А.И.* Пойма Иртыша. Омск, 1975. 110 с.
- Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М., 1966. 491 с.
- Воронов Г.А., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А., Мяло Е.Г.* Биогеография с основами экологии // М., 1999. 392 с.
- Горяинова И.Н., Родман Л.С.* Опыт ординации корреляционных плеяд видов для индикационной интерпретации динамики растительности пойменных лугов // Биогеографические основы индикации природных процессов, М., 1974. С. 6–11.
- Добровольский Г.В., Афанасьева Т.В., Ремезова Г.Л.* Типология поймы среднего течения р. Обь. Природные условия Западной Сибири. М., 1973. Вып. 3. С. 107–126.
- Дымина Г.Д.* Основные типы лугов Хинганского заповедника // Бот. сб. Благовещенск, 1972. С. 22–40.
- Дымина Г.Д.* Луга юга Дальнего Востока. Новосибирск, 1985. 192 с.
- Ермаков Н.Б., Крестов П.В.* Ревизия высших единиц луговой растительности юга Дальнего Востока // Растительность России. 2009. № 14. С.
- Ильина И.С., Петров И.Б., Соколова Л.П.* Закономерности пространственного распределения растительности поймы Нижнего Иртыша в связи с гидролого-геоморфологическими условиями // Региональные биогеографические исследования в Сибири. Иркутск, 1977. С. 19–40.
- Кузнецова Т.А.* Эколого-ценотическое разнообразие растительного покрова Хинганского заповедника. Владивосток, 2002. 327 с.
- Кудрин С.Г., Якубов В.В.* Сосудистые растения Хинганского заповедника. М., 1991. 66 с.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А.* Биологическое разнообразие и методы его оценки. М., 1999. 108 с.
- Ликутев Е.Ю., Гусев М.Н.* Промежуточный отчет по теме “Геоморфологическая карта территории Хинганского заповедника (масштаб 1:50000)” за период с сентября 1991 по сентябрь 1992 г. Благовещенск, 1992. 21 с.
- Миркин Б.М., Денисова А.В., Голуб В.Б., Григорьев И.Н., Онищенко Л.И., Соломещ А.И., Саитов М.С.* Синтаксономия травяной растительности поймы среднего Иртыша. М., 1991. 55 с (деп. ВИНТИ, № 258-В91).
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Овысших единицах синтаксономии равнинных гликофитных лугов европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 93–104.
- Мискина Л.В.* Процессы заболачивания Архаринской низменности в связи с геоморфологическим строением. 1978. С. 33–35.
- Морозова О.В.* Таксономическое богатство флоры Восточной Европы и факторы ее пространственной дифференциации. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 2004. 28 с.
- Никольская В.В., Григорьев Д.П., Насулич Л.Ф.* Зейско-Буреинская равнина. М., 1958. 158 с.
- Никольская В.В.* Основные черты геологического и геоморфологического строения Зейско-Буреинской равнины // Вопросы развития сельского хозяйства Приамурья. Благовещенск, 1955. С. 70–125. М., 1972
- Никольская В.В., Ярмолюк В.А.* Геологическое строение и рельеф // Южная часть Дальнего Востока. М., 1969. С. 34–76.
- Номоконов Л.И.* Пойменные луга Енисея. М., 1959. 456 с.
- Номоконов Л.И.* Пойменные луга Аргуни и Шилки // Сибирский геогр. сб. 1971. № 7. С. 5–62.
- Одум Ю.* Основы экологии / Пер. с англ. М., 1975. 740 с.
- Прокопьев Е.П.* Болотная и водная растительность поймы Иртыша. Томск, 1990. 42 с. (деп. ВИНТИ 27.11.1990, № 5960-В90).
- Прокопьев Е.П.* Луговая растительность поймы Иртыша. Томск, 1990. 109 с. (деп. ВИНТИ № 581-В91).
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.* Экология (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара, 1999. 396 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока.* СПб., Т. 1-8. 1985–1996. 3200 с.
- Селедец В.П.* Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток., 2000. 248 с.
- Ступникова Т.А., Ахтямов М.Х.* Синтаксономия лесной растительности по методу Браун–Бланке // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Владивосток, 2001. С. 50–52.
- Таран Г.С.* Синтаксономический обзор лесной растительности поймы средней Оби (Александровский отрезок) // Сиб. бот. журнал. 1993. Вып. 6. С. 79–91.
- Таран Г.С.* Водная растительность р. Обь (Lemnetea, Potametea) в пределах Александровского района // Растительность России. СПб., 2008, № 12. С. 68–75.
- Таран Г.С., Тюрин В.Н.* Редкие фитоценозы поймы Оби–асс. Lemno-Sagittarium natantis ass. nov (Potametea) // Биологические ресурсы и природопользование. Сб. научн. ст. Сургут, Вып. 8. С. 160–162.
- Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И.* Методические указания по экологической оценке кормовых угодий

- тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 301 с.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.
- Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Усп. совр. биол. 1991. Т. 11. Вып. 4. С. 499–504.
- Шенников. А.П. Луговедение. М., 1941. 350 с.
- Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержания понятия, подходы к изучению // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 3–28.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze. 1974. 97 s. Ermakov N., Dring J., Rodwell J. Classification of continental hemiboreal forests of North Asia // Braun–Blanquetia. 2000. Vol. 28. N 1. 132 pp.
- Huston M.A. Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge, 1994. 681 pp.
- Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. H. 64. S. 1–208.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. Toronto, 1974. 547 p.
- Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives / Eds R.E. Ricklefs, S D. Chluter. Chicago, 1993.
- Rosenzweig M.L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge, 1995.
- Whittaker R.H. Evolution and Measurement of Species Diversity // Taxon. 1972. Vol. 21. P. 213–251.

Поступила в редакцию 18.05.11

## THE VEGETATION OF THE MIDDLE AMUR FLOOD-LAND (HINGANSKII NATIONAL RESERVE)

*E.P. Rets*

Valley vegetation biodiversity investigation is one of the actual tasks in biogeography. Hinganskii Reserve can be used as a model territory for the whole Arharinskaya lowland (Middle Amur region) and due to being low affected by human it can become a good object for revealing the biodiversity patterns. To define taxonomical diversity flora of Arharinskaya lowland was examined. According to Braun-Blanquet classification results 12 associations that belong to 4 classes and 4 orders are revealed. 3 ecological rows of vegetation were created on the base of links between associations and the main ecological factors (humidity and soil richness). The regularities in variation of  $\alpha$  (species richness, species density) and  $\beta$  biodiversity, links between various ecological, cenotic and geographical groups of plants and different genetic parts of valley and also the main ecological boundaries on which vegetation reacts by the abrupt change of species composition are investigated.

**Key words:** biodiversity, Braun–Blanquet classification,  $\alpha$ - и  $\beta$ -biodiversity, flora analysis.

**Сведения об авторе:** Ретц Елизавета Петровна – науч. сотр. ФГУ Сихотэ-Алинский заповедник (rets7@yaol.ru).

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ FLORISTIC NOTES

В этом выпуске «Флористических заметок» содержится 11 сообщений о новых и редких видах сосудистых растений из разных регионов. Освещены находки в Белгородской, Пензенской, Рязанской, Самарской, Тамбовской, Ульяновской и Ярославской областях, Мордовии, Хабаровском и Приморском краях, а также на Курильских островах (Сахалинская обл.). Обсуждается распространение некоторых видов семейства *Chenopodiaceae* в Волгоградской, Липецкой, Московской, Самарской, Саратовской и Челябинской областях, республиках Башкирия, Коми и Удмуртия. Дополнения по роду *Eragrostis* касаются Иркутской, Калужской, Костромской, Московской, Ростовской, Саратовской, Воронежской и Тульской областей, Калмыкии, Мордовии, Хакасии, Забайкальского и Красноярского краев, г. Москвы.

11 reports of vascular plants are published in this issue of *Floristic Notes*. They include original data on distribution of new and rare species in Belgorod, Penza, Ryazan, Samara, Tambov, Ulyanovsk, and Yaroslavl provinces, Mordovia Republic, Khabarovsk and Primorsky krais, and the Kuril Islands (Sakhalin Province). Some *Chenopodiaceae* species are reported from Volgograd, Lipetsk, Moscow, Samara, Saratov, and Chelyabinsk provinces, Bashkiria, Komi, and Udmurtia Republics. Records of *Eragrostis* species from Irkutsk, Kaluga, Kostroma, Moscow, Rostov, Saratov, Voronezh and Tula provinces, Kalmyk, Mordovia and Khakass Republics, Zabaykalsky and Krasnoyarsk krais, and the City of Moscow are discussed.

### А.П. Сухоруков. ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ И ДОПОЛНЕНИЯ К РАСПРОСТРАНЕНИЮ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

#### A.P. Sukhorukov. TAXONOMIC NOTES AND ADDITIONAL DISTRIBUTION DATA FOR *CHENOPODIACEAE* SPECIES IN EUROPEAN RUSSIA

(Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова;  
e-mail: suchor@mail.ru)

За последнее десятилетие в связи с бурным развитием молекулярных исследований таксономический состав семейства (или клады) *Chenopodiaceae* претерпел существенные изменения. Традиционная систематика большинства крупных групп оказалась далекой от реальной филогении. Часть последних таксономических новаций кратко представлена в настоящей публикации, поскольку в русскоязычной литературе они не освещались. Это особенно актуально в связи с тем, что некоторые локальные флористические сводки до сих пор содержат многие названия, которые были в употреблении в середине XX столетия. Основной упор в данной работе сделан на уточнении распространения ряда критических таксонов в Европейской России (дополнения касаются Волгоградской, Липецкой, Московской, Самарской, Саратовской и Челябинской областей, республик Башкирия, Коми и Удмуртия).

#### *Atriplex* L.

В настоящее время результаты молекулярно-филогенетического анализа убедительно показали, что род *Atriplex* следует рассматривать в широком смысле, включая роды *Obione*, *Senniella* и др. Заслуживает признания только род *Halimione* Aellen с тремя видами: *H. pedunculata* (L.) Aellen, *H. verrucifera* (L.) Aellen и *H. portulacoides* (L.) Aellen (Kadereit et al., 2010). Состав секций с  $C_4$ -типом фотосинтеза представляется иным, чем принято считать, однако не вызывает сомнений самостоятельность всех видов в последней ревизии рода, основанной на морфологических данных (Sukhorukov, 2006).

#### Дополнения к распространению видов рода

*Atriplex laevis* С.А. Мей.: Коми, Северная железная дорога, ст. Песец, в бурьяне, 13.VIII 1962, Е. Дорогостайская (LE). – В условиях Приполярья этот вид, по всей вероятности, следует отнести к эфемерофитам, так как в середине августа растение находилось в виргинильном состоянии.

*A. micrantha* С.А. Мей.: copiose prope Samara, 29.IX 1841, ex herb. A. Bunge (P). – Новый (и вполне прогнозируемый) для флоры Самарской обл. вид. Распространение этого таксона в приволжских и некоторых других степных регионах Европейской России значительно шире, чем принято считать. В Саратовской обл. вид обычен во многих районах, расположенных на левобережье Волги, а также в окрестностях г. Саратова (наблюдения автора и соответствующие сборы в MW, LE, W). Также *A. micrantha* является обычным видом в Белгородском р-не Белгородской обл. (Сухоруков, Кушунина, в наст. журн.).

*A. sibirica* L.: Москва, Владыкино, Окружная железная дорога, по путям, 24.VIII 1981, В. Макаров, М. Игнатов (МНА). – Очень редкое заносное растение из Центральной Азии, отмечавшееся в Европейской России только в Астраханской (сбор XIX в., LE), Калужской областях и Удмуртии (Sukhorukov, 2006).

#### *Axyris* L.

Диагностика видов олиготипного рода *Axyris* претерпела кардинальные изменения. Признаки, ранее применявшиеся для определения видов рода, должны быть отвергнуты или существенно скорректированы. Наиболее

предпочтительными для диагностики являются следующие параметры: 1) морфологическое строение диморфных плодов, которое представляется *строго видоспецифичным* (Sukhorukov, 2005); 2) длина лучей звездчатых волосков на листьях (черешках и пластинках) и стебле (Sukhorukov, 2011). В последней цитируемой работе дан оригинальный ключ для определения всех признаваемых таксонов рода.

#### Дополнения к распространению видов рода

*Axyris amaranthoides* L. Этот азиатский вид известен во многих областях Европейской России. Относительно часто он встречается как рудеральное растение в Заволжье в пределах лесной и степной зон. Однако для Саратовской обл. *A. amaranthoides* приводился с сомнением (Еленевский и др., 2008). Следующий образец подтверждает нахождение вида: [Духовницкий р-н], окрестности дер. Корябовки, овраг. 05.VIII 1932, Мелавин, № 230 (LE). Сбор из бывшего Хвалынского уезда (ст. Ключики Сев.-Вост. железная дорога, ж.-д.насыпь, 28.IX 1919, А.И. Введенский, LE) сделан с территории современной Самарской обл. Единичная и ранее неучтенная находка вида известна также из Волгоградской обл.: [Красноармейский р-н г. Волгоград], Sagera, s.d., A. Becker (P).

*A. hybrida* L. Вид из Центральной Азии, приводившийся только для флоры Удмуртии как редкое заносное растение. Образец, хранящийся в LE (Каракулинский р-н, в 3 км северо-восточнее с. Быргында, берег р. Камы, на песчано-галечном бугре, 23.VIII 1989, О.Г. Баранова), собран при незрелых плодах и действительно имеет габитуальное сходство с *A. hybrida*. На этом основании этот таксон был приведен для флоры республики (Баранова и др., 1992) и позже включен во «Флору Восточной Европы» (Цвелев, 1996). В сентябре 2002 г. сбор был продублирован из того же местонахождения (MW). Анализ строения плодов убедительно показал, что последний образец принадлежит к *A. amaranthoides*. Таким образом, *A. hybrida* следует исключить из состава флоры Восточной Европы.

#### *Bassia* All.

Все виды рода *Kochia*, встречающиеся в пределах Центральной России, на основе молекулярно-филогенетических данных перенесены в состав рода *Bassia*. Вместе с тем из рода *Bassia* выделено несколько новых родов (Kadereit, Freitag, 2011), из которых на территории Европейской России встречаются *Sedobasia sedoides* (Pall.) Freitag et G. Kadereit (*Bassia sedoides* Pall.) и *Spirobassia hirsuta* (L.) Freitag et G. Kadereit (*Bassia hirsuta* (L.) Asch.).

Некоторые изменения касаются и конкретных видов, в частности, *B. scoparia* (L.) A.J. Scott (*Kochia scoparia* (L.) Schrad.). Этот таксон следует принимать в широком объеме, включая *B. sieversiana* (Pall.) W.A. Weber (*Kochia sieversiana* (Pall.) C.A. Mey., *K. densiflora* Turcz. ex Moq.) (Мосякин, 1996; Mavrodiev, Sukhorukov, 2002), что подтвердилось молекулярно-филогенетическими исследованиями (Kadereit, Freitag, 2011).

#### *Chenopodium* L.

Род *Chenopodium* в последнее время считается сборным (см., например, Мосякин, 1996; Сухоруков и др., 2011), что убедительно доказано молекулярной филогенией (Fuentes-Bazan et al., 2012). Таксономическую принадлежность ряда видов еще предстоит выяснить, однако вне сомнения признание родов *Dysphania* R. Br. и *Teloxys* Moq., образующих отдельную кладу ранга трибы (*Dysphanieae* Pax) в составе подсемейства *Chenopodioideae*. Из рода *Dysphania* в нашей флоре встречаются *D. botrys* (L.) Mosyakin et Clemants и *D. schraderiana* (Schult.) Mosyakin et Clemants. Еще один вид – *D. ambrosioides* (L.) Mosyakin et Clemants, несмотря на некоторые указания (Ильин, 1964), достоверно не отмечен в Европейской России. Род *Teloxys* включает только один вид – *T. aristata* (L.) Moq.

#### Дополнения к распространению видов рода

*Chenopodium acerifolium* Andr.: [Липецкая обл.], Усманский уезд, имение кн. Вяземского, сорное, 20.VIII 1916, С. Левицкий (MW). – Очевидно, вид будет найден и в других районах, особенно на песках по р. Дон.

*C. bryoniifolium* Bunge: 1) Челябинская обл., Златоуст, каменная степь, 29.VII 1892, Д. Литвинов (LE, sub nom. *Atriplex patula*); 2) сбор из Башкирии (Бурзянский р-н, VII.2004) с определением автора этой заметки должен находиться в гербарии Башкирского государственного заповедника. – Это один из немногочисленных таксонов в умеренной части Евразии с трехлопастными (с несколько вытянутой конечной лопастью), в очертании ромбическими листьями. Его можно спутать с *C. ficifolium* Sm. и (что более вероятно) с *C. acerifolium*, но он хорошо отличается почти невыдающейся средней жилкой на листочках околоцветника и характерной экологической приуроченностью к мшистым скалам и каменным осыпям. Основной ареал *C. bryoniifolium* расположен в пределах Восточной Сибири и умеренных районов Дальнего Востока (Ильин, 1936; Ломоносова, 1992). Степень встречаемости вида на Урале еще предстоит выяснить, но его нахождение в самом западном фрагменте ареала обусловлено не в последнюю очередь наличием подходящих местообитаний. Эта марь ранее приводилась для Европы только как редчайшее заносное растение (Копенгаген, сбор 1931 г. – Uotila, 2001).

#### *Salsola* L.

Этот род претерпел, пожалуй, самые кардинальные таксономические изменения. Вплоть до начала XXI в. в зарубежных флористических обработках этот род считали естественным (см., например, Freitag, 1997). Как и следовало ожидать, несомненную самостоятельность имеет род *Climacoptera* Botsch., из которого в свою очередь выделен род *Pyankovia* Akhani et Roalson (Akhani et al., 2007) с одним видом *P. brachiata* (Pall.) Akhani et Roalson (*Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch.).

Собственно род *Salsola* состоит из немногих видов. Во флоре Европейской России он представлен всего двумя таксонами: *S. soda* L. (лектотип рода) и *S. acutifolia* (Bunge)

Botsch. (последний вид до сих пор во многих сводках известен под более поздним названием *S. mutica* С.А. Мей.). Однолетние виды с жесткими остроконечными листьями (в частности, *S. collina*, *S. kali*, *S. paulsenii*, *S. pontica*, *S. tamariscina*, *S. tragus*), переведены в состав восстановленного рода *Kali* Mill. Большую группу видов содержит род *Caroxylon* Thunb. (incl. *Nitrosalsola* Tzvelev) – из восточно-европейских видов в него точно входят *C. laricinum* (Pall.) Tzvelev, *C. nitrarium* (Pall.) Akhani et Roalson. Род *Xylosalsola* Tzvelev теперь не является монотипным (тип рода – *X. arbuscula* (Pall.) Tzvelev) и, очевидно, будет пополняться средне- и центральноазиатскими представителями. Род *Neocaspia* Tzvelev до сих пор не включен в молекулярно-филогенетические исследования, однако оригинальность признаков *N. foliosa* (L.) Tzvelev свидетельствует в пользу обособления *Neocaspia* от *Salsola* s. str.

#### ***Suaeda* Forsk.**

В роде *Suaeda* продолжают интегрированные морфологические и молекулярные исследования, в частности, в группе *S. corniculata* (С.А. Мей.) Bunge (Lomonosova et al., 2008). Сведения о произрастании этого вида в Ростовской обл. (Цвелев, 1996; Вахненко и др., 2004) ошибочны и относятся к широко распространенному в южных степях виду *S. salsa* (L.) Pall. На западе своего ареала *S. corniculata* s. str. достигает долины р. Волга (от Ульяновской обл. на севере до Астраханской обл. на юге).

Кроме того, в ряде административных единиц восточной части Европейской России (Оренбургской, Самарской и Волгоградской областях) выявлен близкий вид *S. kulundensis* Lomon. et Freitag (Lomonosova et al., 2008). Данные о встречаемости *S. kulundensis* в Башкирии пока не подтверждаются, поскольку процитированный сбор «между Алабугой и Кирпичиками» (LE) (Lomonosova et al., 2008) сделан с территории Челябинской обл. Вместе с тем нахождение вида в Башкирии и Саратовской обл. представляется очень вероятным.

Работа выполнена при поддержке РФФИ  
(проект 11-04-00123-а).

Литература: Баранова О.Г., Ильминских Н.Г., Пузырев А.Н., Туганаев В.В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 140 с. – Вахненко Д.В., Сухоруков А.П., Федяева В.В., Шишлова Ж.Н., Шмараева А.Н. Конспект видов семейства маревых (*Chenopodiaceae*) Ростовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 4. С. 62–64. – Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов, 2008. 232 с. – Ильин М.М. Сем. *Chenopodiaceae* Vent. – Маревые // Флора СССР. Т. 6 / Под ред. В.Л. Комарова. М.:Л., 1936. С. 2–354. – Ильин М.М. Сем. *Chenopodiaceae* – Маревые // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской

части СССР. 9-е изд. М.:Л., 1964. С. 238–274. – Ломоносова М.Н. Семейство *Chenopodiaceae* – Маревые // Флора Сибири. Т. 5 / Под ред. И.М. Краснорова. Новосибирск, 1992. С. 135–183. – Мосякин С.Л. Род Марь – *Chenopodium* L.; Род Кохия – *Kochia* Roth // Флора Восточной Европы. Т. 9 / Под ред. Н.Н. Цвелева. СПб., 1996. С. 27–44, 60–62. – Сухоруков А.П., Нилова М.В., Кушунина М.А., Девятов А.Г. Карпология рода *Chenopodium* s. l. (*Chenopodiaceae*) и родственных таксонов: систематические и филогенетические заключения // Карпология и репродуктивная биология высших растений: Мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. памяти проф. А.П. Меликяна. М., 2011. С. 211–217. – Цвелев Н.Н. Род Аксирис – *Axyris* L.; Род Сведда – *Suaeda* Forssk. ex Scop. // Флора Восточной Европы. Т. 9 / Под ред. Н.Н. Цвелева. СПб., 1996. С. 55–56, 92–98. – Aellen P. Ergebnisse einer botanisch-zoologischen Sammelreise durch Iran. Botanische Ergebnisse IV: *Chenopodiaceae: Kochia* // Mitt. Basler Bot. Ges. 1954. Jahrg. 2, N 1. S. 4–16. – Akhani H., Edwards G., Roalson E.H. Diversification of the Old World *Salsola* s.l. (*Chenopodiaceae*): Molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. № 6. P. 931–956. – Freitag H. (with contribution from S. Rilke). *Salsola* // Flora Iranica / Ed. K.H. Rechinger. Vol. 172. Graz, 1997. P. 154–255. – Fuentes-Bazan S., Mansion G., Borsch T. Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) // Mol. Phylogenet. Evol. 2012. Vol. 62. N 1. P. 359–374. – Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis // Int. J. Pl. Sci. 2003. Vol. 164. P. 959–986. – Kadereit G., Freitag H. Molecular phylogeny of *Camphorosmeae* (*Camphorosmioideae*, *Chenopodiaceae*): Implications for biogeography, evolution of C<sub>4</sub>-photosynthesis and taxonomy // Taxon. 2011. Vol. 60. N 1. P. 51–78. – Kadereit G., Zacharias E., Mavrodiev E., Sukhorukov A.P. Molecular phylogeny of *Atripliceae* (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*): Implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C<sub>4</sub> photosynthesis // Am. J. Bot. 2010. Vol. 97. N 10. P. 1664–1687. – Lomonosova M.N., Brandt R., Freitag H. *Suaeda corniculata* (*Chenopodiaceae*) and related new taxa from Eurasia // Willdenowia. 2008. Vol. 38. N 1. P. 81–109. – Mavrodiev E.V., Sukhorukov (Suchorukow) A.P. Systematische Beiträge zur Flora von Kasachstan // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2002 (publ. 2003). Bd 104B. S. 699–703. – Sukhorukov A.P. Karpologische Untersuchung der *Axyris*-Arten (*Chenopodiaceae*) im Zusammenhang mit ihrer Diagnostik und Taxonomie // Feddes Repert. 2005. Bd 116, Ht. 3–4. S. 168–176. – Sukhorukov A.P. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen UdSSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (*Chenopodiaceae*) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2006 (publ. 2007). Bd 108B. S. 307–420. – Sukhorukov A.P. *Axyris* (*Chenopodiaceae* s.str. or *Amaranthaceae* s.l.) in the Himalayas and Tibet // Willdenowia. 2011. Vol. 41. N 1. P. 75–82. – Uotila P. *Chenopodium* // Flora Nordica / Ed. B. Jonsell. Vol. 2. Stockholm, 2001. P. 4–31.

**Е.А. Борисова\*, Н.А. Трemasова, Т.Б. Силаева, Н.Н. Панасенко.  
ИНТЕРЕСНЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В Г. МЫШКИН  
ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ**

**E.A. Borisova, N.A. Tremasova, T.B. Silaeva, N.N. Panasenکو.  
INTERESTING FLORISTIC RECORDS IN THE TOWN OF MYSHKIN,  
YAROSLAVL PROVINCE**

(\*Ивановский государственный университет; e-mail: floraea@mail.ru)

Полевые исследования, проведенные 8.X 2010 в г. Мышкин и его окрестностях на территории полигона ТБО (37VDE4), позволили обнаружить некоторые новые (\*) и редкие адвентивные виды растений для Ярославской обл. Гербарные образцы, подтверждающие находки, переданы в MW, коллекторы сборов – авторы статьи.

\**Sorghum sudanense* (Piper) Stapf – три высоких, хорошо развитых плодonoсящих экземпляра.

\**Festuca arundinacea* Schreb. – группы особей найдены вдоль шоссеной дороги у полигона отходов. – В регионе культивировался как ценное кормовое растение в 1970–1980-е годы. Долгое время удерживается в местах культуры, в последние годы быстро распространяется по железным и шоссеным дорогам, внедряется в естественные сообщества.

\**Amaranthus caudatus* L. – один крупный, ветвистый цветущий экземпляр. – Часто выращивается как декоративное растение.

\**Crataegus nigra* Waldst. et Kit. – 1) группа порослевых экземпляров найдена на обочине дороги по ул. Лесная; 2) окраина городского кладбища, молодые сеянцы около 5 м. – Декоративный вид западноевропейского происхождения, часто используется в озеленении городов и в лесозащитных посадках вдоль дорог, дает корневую поросль, самосев наблюдается редко. Как адвентивный вид приводится для Московской (Бочкин и др., 2000), Ивановской (Борисова, 2004) и Тверской (Нотов, 2009) областей.

*Malva verticillata* L. s. l. – группа высоких особей найдена на краю полигона у дороги. – В Ярославской обл. указывался в огородах Ярославского, Любимского и Переславского районов (Богачев и др., 1964; Определитель..., 1986), но достоверно известен только из Ярославля.

\**Lycopersicon galeni* Mill. – несколько плодonoсящих экземпляров в зарослях рудеральных растений на полигоне отходов. – Вид стал выращиваться населением в последние годы, самосев отмечен в Тверской (Нотов, 2009) и Ивановской (Борисова, Сеньюшкина, 2008) областях.

\**Solanum schultesii* Oriz – группа особей отмечена по краю полигона отходов. – Сорно-рудеральный вид, распространенный на Кавказе и юго-востоке России (Никитин, 1983). Как адвентивный вид указывался в Ивановской (Борисова, 2007) и Тверской (Нотов, 2009) областях.

\**Melo sativus* L. – один крупный экземпляр с цветками и плодами обнаружен среди зарослей *Cucurbita pepo*. – Плоды различных сортов дыни ежегодно в массе завозятся из южных регионов, семена часто прорастают на свалках и территориях очистных сооружений.

Литература: Богачев В.К., Горохова В.В., Дубровина А.В. Новые данные о местонахождениях редких для Ярославской области видов // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 709–712. – Борисова Е.А. Род боярышник (*Crataegus* L., *Rosaceae*) в г. Иваново // Вестн. Иван. гос. ун-та. Биология. Химия. Физика. Математика. 2004. Вып. 3. С. 18–24. – Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново, 2007. 188 с. – Борисова Е.А., Сеньюшкина И.В. Новые адвентивные виды в областях Верхневолжского региона // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 6. С. 54–55. – Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Беляева Ю.Е. Дикорастущие и культивируемые виды сем. *Rosaceae* Juss. в Москве // Бюл. ГБС. 2000. Вып. 181. С. 72–86. – Никитин В.В. Сорные растения СССР. Л., 1983. 454 с. – Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь, 2009. 473 с. – Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986. 182 с.

**А.П. Серегин. ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ ПО НЕКОТОРЫМ ВИДАМ  
*ERAGROSTIS* (*GRAMINEAE*) В РОССИИ**

**A.P. Seregin. FLORISTIC NOTES ON SOME *ERAGROSTIS* SPECIES  
(*GRAMINEAE*) IN RUSSIA**

(Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова; e-mail: allium@hotmail.ru)

Ревизия полевичек, предпринятая мною после описания *Eragrostis voronensis* Н. Scholz (Шольц, 2010), привела к синонимизации этого вида с ранее описанной с Дальнего Востока *E. amurensis* Prob. (Серегин, 2012; Seregin, 2012). Одновременно с этим удалось выявить некоторые неучтенные флористические данные по полевичкам разных регионов России и переопределить ряд опубликованных образцов. Ниже обсуждаются сборы из Иркутской,

Калужской, Костромской, Московской, Ростовской, Саратовской, Воронежской и Тульской областей, Калмыкии, Мордовии, Хакасии, Забайкальского и Красноярского краев, г. Москвы.

***Eragrostis pilosa* (L.) P. Beauv. s. str.**

Ростовская обл.: 1) дельта Дона, промоина среди песков близ хутора Абухова, 18.VIII 1919, Н.А. Иванова, № 863

(MW 23283); 2) берег р. Дон, станица Константиновская, 14.VIII 1927, Н. Духовицкий (MW 23288); там же, 14.VIII 1927, [П. Жудова?] (MW 23282); 3) Сальский округ, район Западных коннозаводств, целинная степь, 29.IX 1926, Н.Д. Бондарева, № 157 (LE); 4) 2-й Донской округ, лесничество Городищенское, сорное, среди посадок сосны, почва песчаная, 13.VIII 1913, И. Новопокровский (LE). – В Ростовской обл. на Дону произрастает как *E. pilosa*, так и *E. amurensis*.

Калмыкия: приблизительно 15 км к юго-западу от Элисты, верховья балок системы р. Наин-Шара, 6–8.VII 1987, А.К. Скворцов (МНА).

Может показаться странным, что я цитирую образцы *E. pilosa* из европейской части России, однако почти все предыдущие многочисленные указания вида относятся к *E. amurensis* с желёзками по киллю влагалища и листа (Seregin, 2012) и, частично, к *E. albensis* (см. ниже). Настоящая *E. pilosa* с типом из Средиземноморья распространена в России лишь на крайнем юге европейской части. Кроме того, к *E. pilosa* относятся все сборы с Кавказа, где аллювиальная *E. amurensis* начисто отсутствует.

#### *Eragrostis multicaulis* Steud.

Иркутская обл.: северо-западная оконечность оз. Байкал, близ ст. Маритуй, вдоль ж.-д. полотна, 10.IX 1963, Алянская, Кожевникова, Сулова (МНА). – Новый вид для флоры Сибири, занесенный в данный пункт из Приморья.

Расселение вида в Европе кратко изложено Ю.Е. Алексеевым и Е.В. Мавродиным (2000), также вид был найден в Воронежской обл. (Агафонов, 2006). Опубликованное указание для Саратовской обл. (Алексеев, 2008), основанное на образце «откосы железной дороги около г. Балашов, 21.VII 2007, Ю. Алексеев» (MW, МНА) – ошибочно. За *E. multicaulis* были приняты недоразвитые экземпляры *E. minor*.

#### *Eragrostis albensis* H. Scholz

Название *E. albensis* я принимаю условно, следуя сложившейся европейской традиции. Сразу оговорюсь, что просматривая материал из Приморского и Хабаровского краев, я пришел к выводу, что *E. albensis* неотличима от образцов с российского Дальнего Востока, которые обычно определяются как *E. imberbis* (Franchet) Prob. (= *E. pilosa* subsp. *imberbis* (Franchet) Tzvelev) (Цвелев, 1976; Пробатова, 1985). Меньший размах варьирования признаков *E. albensis* (особенно в сборах 2000-х годов) по сравнению с *E. imberbis* легко объясняется тем, что в Европе закрепилась и активно расселяется одна генетически однородная линия исходного предка.

Х. Шольцу *E. albensis* из первичного ареала не была известна – считается, что ее первые сборы были сделаны уже во вторичном ареале в Германии на Эльбе в 1992 г. (Scholz, 1995; Шольц и др., 2002).

*E. albensis* – стремительно расселяющийся на восток из Западной Европы вид, который известен в России из г. Волгоград (Шольц и др., 2002), Тамбовской (Шольц, 2010), Воронежской (Агафонов и др., 2011) и Белгородской (Сухо-

руков, Кушунина, в наст. журн.)<sup>1</sup> областей. Ниже привожу его впервые для Калужской, Тульской, Брянской областей и г. Москвы.

Первый этап инвазии вида в природные сообщества, которая началась в Калужской обл., хорошо документирована. Впервые *E. albensis* была собрана здесь в 2005 г. близ Козельска: 1) 54°01,2' с.ш., 35°49,3' в.д., Козельский р-н, пос. Механического завода, ж.-д. ст. Тупик, придорожный пустырь, 16.VIII 2005, А. Крылов, Н. Решетникова (MW); 2) 54°01,5' с.ш., 35°49' в.д., окрестности г. Козельск, пос. Механического завода, у платформы Тупик, ж.-д. насыпь, пустырь у ж.-д. путей (разобранные пути), 17.VIII 2005, Н. Решетникова, А. Крылов (MW) (Решетникова и др., 2010 sub nom. *E. pilosa*).

На следующий год эти же коллекторы собрали вид уже не на железной дороге, а на отмелях Оки, также полагая, что это *E. pilosa*: 1) 54°26,5' с.ш., 36°44' в.д., Ферзиковский р-н, в 3,5 км к юго-западу от дер. Бронцы, отмель левого берега Оки, в большом числе, 19.VIII 2005, Н. Решетникова, А. Крылов (MW); 2) 54°26,42' с.ш., 36°44,72' в.д., Ферзиковский р-н, правый берег Оки ниже дер. Кашурки, отмель, 19.VIII 2006, А. Крылов, Н. Решетникова (MW). Комментируя эти находки, авторы сообщили (Крылов, Решетникова, 2007): «Впервые найден [в Калужской обл.] в более или менее естественном местообитании, зарегистрирован и на других отмелях ниже г. Калуга. Наблюдалась на пустыре у восточного моста через р. Ока вблизи отмелей, возможно именно через этот пустырь полевичка расселилась ниже по Оке».

Поскольку *E. albensis* не отличали от *E. pilosa*, то у авторов оставались сомнения в отнесении окских популяций к адвентивным или природным (Решетникова и др., 2010). В свете новых данных калужские находки являются прекрасной иллюстрацией того, как *E. albensis* способна «спрыгнуть» с железной дороги на приречные отмели. В последние годы *E. albensis* продолжает расселение вниз по течению Оки (М.И. Попченко, Н.М. Решетникова личное сообщение).

В Брянской обл. устойчивая популяция была известна с середины 1970-х годов: сорное в окрестностях станции г. Брянск, 6.IX 1975, Ю. Алексеев (MW); [там же], на пустыре близ железнодорожного вокзала г. Брянск, 7.IX 1977, Ю. Алексеев (MW).

В Москву растение регулярно заносится с транспортом, преимущественно по железной дороге: 1) у полотна Павелецкой железной дороги около ст. Речной Вокзал (ныне пл. ЗИЛ), немало, 17.VIII 1981, М. Игнатов (МНА); 2) Малая Окружная железная дорога, по полотну сортировочной ст. Угрешская, на песке, в массе, 8.VIII 1989, В. Бочкин (МНА); 3) Курская железная дорога, в 600 м от пл. Москворечье (от Москвы), вдоль ж.-д. полотна, единично, 18.VIII 1989, В. Бочкин (МНА); 4) Люблинский р-н, близ Южного грузового порта, на залежи, 25.VIII 1996, А. Сухоруков (MW); 5) на юго-востоке Москвы, Угрешская ул., возле дома 31, на бетонном цветнике и газоне, колония, 15.VIII 2007, В. Бочкин (МНА); 6) 55°50,67' с.ш., 37°22,83' в.д., Митино, заправка

<sup>1</sup>В Белгородской обл. впервые собрана 12 лет назад: Новооскольский р-н, окрестности г. Новый Оскол, правый берег р. Беленькая, сырой луг, 31.VIII 2000, А.Н. Федотов (MW).

ТНК возле радиорынка, на газоне и вдоль ограды, много, 20.VIII 2011, В. Бочкин (МНА).

В Тульской обл. известна по сбору из одного пункта: г. Тула, Московский вокзал, ж.-д. пути ремонтного тупика, 5.VIII 1991, Л. Хорун (MW) (Шереметьева и др., 2008 sub nom. *E. pilosa* auct.). Сбор из г. Алексин, также процитированный И.С. Шереметьевой и др. (2008), относится к *E. amurensis* (Seregin, 2012).

В Воронежской обл. недавно найдена в г. Воронеж (Агафонов и др., 2011). В июне 2012 г. в массе встречена автором и Д.В. Суховой в окрестностях г. Бобров по обочинам шоссе, пересекающего Хреновский бор (MW).

Как видно, растение появилось у нас гораздо раньше, чем в Германии. В Москву оно заносилось, вероятно, с грузами с Дальнего Востока, что также свидетельствует об идентичности *E. albensis* и *E. imberbis*.

#### ***Eragrostis imberbis* (Franchet) Prob.**

Преимущественно дальневосточный вид. На западном пределе ареала в Сибири приводился только для Читинской обл. из двух пунктов – Абагайтуй и Кайластуй (Ломоносова, 1990). К *E. imberbis* я отношу нежелёзистые по киллю влагища (в отличие от *E. amurensis*) сибирские и дальневосточные аллювиальные полевицы. Настоящая *E. pilosa* с короткими нижними цветковыми чешуями (1,2–1,5 мм длиной у нижних цветков в колоске) в Сибири отсутствует – к ней сибирские авторы относили как образцы *E. imberbis*, так и некоторые образцы *E. amurensis* с менее выраженными желёзками. Имея сходную экологию с *E. amurensis*, *E. imberbis* часто растёт на речных отмелях вместе с ней (особенно в бассейне Амура).

В Сибири к западу от Байкала *E. imberbis* известна по немногим сборам: 1) Красноярский край, местами на островах р. Енисей и р. Туба, VII s.a., Клеменс, Писарев, № 816 (MW 112872); 2) Хакасия, Абаканская инородная управа, окрестности улуса Апкашева, под утесами над р. Енисей, 14–15.VIII 1909, В. Титов (LE).

В Забайкальском крае вид распространён гораздо шире по сравнению с данными М.Н. Ломоносовой (1990): 1) г. Чита, р. Ингода у перевоза, 18.VIII 1908, П. Михно (LE); 2) г. Нерчинск, по лугам, каменисто-песчаным местам по р. Нерчь, VI 1891, Стуков (LE); 3) distr. Nerczinskij Zavod, prope pag. Ischaga, ad ripam rivuli (Нерчинско-Заводский р-н, у с. Ишага, по берегу реки), 10.VIII 1986, О. Nikiforova, Е. Rybinskaja (MW); 4) 50°15' с.ш., 113°20' в.д., с. Акша, береговые осыпи Онона, 29.VIII 1931, М. Назаров, № 14464 (MW 112875); 5) Nerczynsk, Sand... ufer bei Nerczflussen (Нерчинск, песок по р. Нерча), 1890, F. Karo, № 111 (МНА).

#### ***Eragrostis suaveolens* A. Becker ex Claus**

Указание для Мордовии, основанное на сборе «с. Сабаво, по песчаному откосу р. Сура, 7.VII 1968, К. Малютин» (MW) (Алексеев, 2006; Силаева и др., 2010), относится к

*E. amurensis*, которая также имеет желёзки на влагищах. Впрочем, Ю.Е. Алексеев – автор определения – снабдил его вопросительным знаком. Указание для Вохомского р-на Костромской обл. в качестве заносного растения (Алексеев, 2006) также относится к *E. amurensis* – последний вид нередок на соседней Ветлуге.

Сборы *E. suaveolens* из Средней России имеются с Волги (Нижегородская обл. и ниже по течению) и из Воронежской обл. (LE, MW, МНА).

Литература: Агафонов В.А. Новые и редкие виды цветковых растений для флоры Центрального Черноземья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 1. С. 101–106. – Агафонов В.А., Сухоруков А.П., Зайцев М.Л., Негрбов В.В., Кузнецов Б.И., Разумова Е.В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Воронежской области // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 2. С. 274–279. – Алексеев Ю.Е. Сем. Gramineae Juss. (Poaceae Barnh.) – Злаки // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. С. 63–120. – Алексеев Ю.Е. Заметки по антропогенной флоре Средней России. 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 6. С. 59–60. – Алексеев Ю.Е., Мавродиев Е.В. О распространении *Eragrostis multicaulis* Steud. в России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 3. С. 68–69. – Крылов А.В., Решетникова Н.М. Дополнения 2006 г. к флоре Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 3. С. 68–72. – Ломоносова М.Н. *Eragrostis* Wolf – Полевичка // Флора Сибири / Под ред. Л.И. Мальшева и Г.А. Пешковой. Т. 2. Новосибирск, 1990. С. 233–234. – Пробатова Н.С. Мятликовые, или Злаки – Poaceae Bernh. (Gramineae Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–398. – Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмытов А.А. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М., 2010. 760 с. – Серегин А.П. Флора Владимирской области: конспект и атлас. Тула, 2012. 620 с. – Силаева Т.Б., Кирюхин И.В., Чугунов Г.Г., Левин В.К., Майоров С.Р., Письмаркина Е.В., Агеева А.М., Варгом Е.В. Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры) / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск, 2010. 352 с. – Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с. – Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области / Под ред. В.С. Новикова. М., Тула, 2008. 273 с. – Шольц Х. (данные по распространению предоставлены А.П. Сухоруковым). Род *Eragrostis* N.M. Wolf – Полевичка // Определитель сосудистых растений Тамбовской области / Под ред. А.П. Сухорукова. Тула, 2010. С. 84–85. – Шольц Х., Мавродиев Е.В., Алексеев Ю.Е. *Eragrostis albensis* H. Scholz (Poaceae) – новый адвентивный вид флоры России и диагностика европейских полевиц из родства *E. pilosa* (L.) Beauv. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 74–78. – Scholz H. *Eragrostis albensis* (Gramineae), das Elb-Liebesgras – ein neuer Neo-Endemit Mitteleuropas // Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg. 1995. Bd. 128. S. 73–82. – Seregin A.P. Taxonomic circumscription and distribution of a glandular Eurasian entity from the *Eragrostis pilosa* complex (Poaceae) // Phytotaxa. 2012. Vol. 52. P. 8–20.

**И.О. Бузунова\*, А.А. Хапугин, А.М. Агеева, Е.В. Варгот. НОВЫЕ НАХОДКИ ШИПОВНИКОВ (*ROSA* L., *ROSACEAE*) В СРЕДНЕЙ РОССИИ**

**I.O. Buzunova, A.A. Kharugin, A.M. Ageeva, E.V. Vargot. NEW RECORDS OF THE *ROSA* L. SPECIES (*ROSACEAE*) IN MIDDLE RUSSIA**

(\*Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН; e-mail: buzunova2004@mail.ru)

Приведены данные о редких и новых для территории некоторых регионов Средней России видах рода *Rosa* L. Три вида являются новыми для Тамбовской обл., один – для Мордовии, один – для Рязанской обл. и один – для Пензенской обл. Цитируемые образцы хранятся в GMU, часть дублетов передана в MW и LE.

**Тамбовская область**

*R. gorenkensis* Besser: 1) Сампурский р-н, опушка дубравы в верховьях р. Цна в окрестностях с. Марьевка, 5.VIII 2010, А. Агеева, Е. Варгот (LE) – 37UFU4. – Вид секции *Rosa* (= sect. *Cinnatomeae* DC.), иногда рассматриваемый в рамках *R. cinnatomea* L. s. l. Является межвидовым гибридом *R. villosa* L. и *R. cinnatomea* L. (Цвелёв, 1988). На территории Тамбовской обл. был известен по единственной находке в Инжавинском р-не. (Определитель..., 2010).

*R. lupulina* Dubovik: 1) Тамбовский р-н, «Осиновый овраг», 4.VIII 2010, А. Агеева, А. Соколов, Л. Соколова, Е. Варгот (LE) – 37UFU4. – Степной вид, находящийся в отрыве от основной части своего ареала, расположенного в южной и юго-восточной частях бассейна р. Дон. Для флоры Тамбовской обл. приводится впервые.

*R. subcanina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth.: 1) Бондарский р-н, олуговельный овраг у с. Пахотный Угол, 3.VIII 2010, А. Агеева, Е. Варгот (GMU, MW) – 37UFU3. – Вид, относящийся к комплексу видов гибридного происхождения *R. dumalis* s. l. Впервые приводится для Тамбовской обл.

*R. villosa* L.: Пичаевский р-н, окрестности с. Пичаево, у автозаправочной станции, 2.VIII 2010, А. Агеева, Е. Варгот (LE, GMU) – 38ULE2. – Впервые зарегистрирован в области (Определитель..., 2010).

**Пензенская область**

*R. subcanina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth.: 1) Башмаковский р-н, окрестности с. Соседка, по склону долины р. Шушля, 23.VII 2010, А. Агеева, Т. Горбушина (GMU, MW) – 38ULD3; 2) Башмаковский р-н, окрестности с. Подгорное, по склону долины р. Орьев, 23.VII 2010, А. Агеева, Т. Горбушина (GMU, MW) – 38ULD3. – Вид в Пензенской обл. ранее был известен по немногим находкам из Башмаковского и Белинского районов (Силаева и др., 2009).

*R. villosa* L.: 1) Вадинский р-н, окрестности с. Ртищево, по склону долины р. Латас, 24.VII 2010, А. Агеева (LE) – 38ULE3; 2) Мокшанский р-н, близ с. Отрада, по склону степного оврага в верховьях р. Азясь, 21.VII 2010, А. Агеева (GMU) – 38UME4. – Впервые приводится для Пензенской обл.

**Рязанская область**

*R. dumalis* Bechst.: 1) Сасовский р-н, обочина дороги в с. Юрино, 26.VII 2010, А. Хапугин, А. Агеева (GMU) – 37UFA4. – Впервые приводится для флоры региона.

**Республика Мордовия**

*R. caesia* Sm.: Ковылкинский р-н, в 2,3 км западнее с. Волгапино, по обочине шоссе, 9.VII 2011, А. Хапугин, О. Артаев, О. Гришуткин (LE, GMU) – 38UME1. – Новый вид для флоры Мордовии, преимущественно западноевропейский. Ближайшее местонахождение известно в Белинском р-не Пензенской обл. (MW).

*R. gorenkensis* Besser: 1) Краснослободский р-н, г. Краснослободск, на кладбище, 28.VI 2005, А. Агеева, Е. Письмаркина, И. Матвиенко (GMU) – 38UMF2. – На территории Республики Мордовия был известен из Темниковского и Большеберезниковского районов (Сосудистые растения..., 2010).

*R. lupulina* Dubovik: 1) Ромодановский р-н, окраина поля близ обочины дороги к с. Уришка в 2,4 км восточнее населенного пункта, 30.VIII 2010, А. Хапугин (GMU, MW) – 38UNF2. – Был известен из трех районов: Кадошкинского, Инсарского, Саранского (Редкие растения..., 2005; Сосудистые растения..., 2010).

*R. podolica* Tratt.: 1) Ромодановский р-н, посадки *Populus balsamifera* вдоль поля в 0,7 км южнее пос. Липки, 7.VII 2010, А. Хапугин (GMU, MW) – 38UNF2; 2) Торбеевский р-н, залежь по берегу р. Парца в 0,5 км восточнее с. Сургодь, 1.VII 2010, А. Хапугин, О. Артаев, О. Гришуткин (GMU) – 38ULE3. – В Мордовии был известен в восточной ее части – в Ичалковском р-не (Сосудистые растения..., 2010).

*R. rubiginosa* L.: 1) Ромодановский р-н, в 1,3 км западнее с. Константиновка, склон оврага северной экспозиции, 30.VIII 2010, А. Хапугин (LE) – 38UNF2; 2) Торбеевский р-н, 2 км юго-западнее пос. Красноармейский, в сосновых насаждениях с примесью *Sorbus aucuparia*, *Physocarpus opulifolius*, *Malus domestica*, 2.VII 2010, А. Хапугин (LE) – 38ULE3. – Местонахождения вида в регионе изолированы от основного ареала. *R. rubiginosa* ранее была известна из Атяшевского, Ичалковского и Ковылкинского районов республики (Красная книга..., 2003; Сосудистые растения..., 2010).

Литература: Красная книга Республики Мордовия. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск, 2003. 288 с. – Определитель сосудистых растений Тамбовской области / Под ред. А.П. Сухорукова. Тула, 2010. 350 с. – Редкие растения и грибы: материалы для ведения Красной книги Республики Мордовия за 2005 г. Саранск, 2005. 64 с. – Силаева Т.Б., Васюков В.М., Новикова Л.А., Агеева А.М. Дополнения к «Флоре...» П.Ф. Маевского (2006) по Пензенской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114. Вып. 3. С. 54–55. – Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск, 2010. 352 с. – Цвелёв Н.Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л., 1988. 190 с.

А.Н. Сенников\*, Т.Б. Силаева, А.А. Хапугин. КОНСПЕКТ  
РОДА *HIERACIUM* (ASTERACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ МОРДОВИЯ

A.N. Sennikov, T.B. Silaeva, A.A. Khapugin. A SYNOPSIS OF THE GENUS  
*HIERACIUM* (ASTERACEAE) IN THE REPUBLIC OF MORDOVIA

(\*Ботанический музей Университета Хельсинки и Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН; e-mail: alexander.sennikov@helsinki.fi)

Ранее опубликованные сводные работы по ястребинкам (*Hieracium* L. s. str.) Средней России (Сенников, 2006) и по флоре Республики Мордовия (Силаева, 2010) не приводят для этой среднерусской республики ни одного таксона из *Hieracium* sect. *Hieracium* и *H. sect. Vulgata* Dahlst. Инвентаризация фондов GMU и HMNR выявила два апомиктических вида ястребинок, новых для флоры Мордовии и представляющих эти секции, а также один гибридогенный вид. Эти виды в Мордовии (и на востоке Средней России в целом) являются очень редкими, и данные находки существенно расширяют представления об их ареале.

Ниже представлен конспект ястребинок флоры Мордовии, включающий пять видов, который составлен на основе всех имеющихся гербарных материалов и критически пересмотренных литературных источников.

1. *H. arcuatidens* (Zahn ex Retunn.) Üksip (сборный вид *H. vulgatum* Fr. s.l.): Темниковский р-н, Мордовский государственный заповедник, квартал 391, сосняк липняковый, 31.V 1983, Н. Бородин (HMNR). – Крайний восточный предел ареала вида. Ранее этот вид был обнаружен в более западных Рязанской и Тамбовской областях (Сенников, 2008). В новейшей сводке по флоре Мордовского заповедника *H. arcuatidens* приводился как сборный вид *H. vulgatum* (Бородин и др., 1987), который не был учтен в «Конспекте флоры Мордовии» (Силаева, 2010) из-за прежней недоступности соответствующего гербарного материала.

2. *H. robustum* Fr. (*H. umbellatum* × *H. viosum*): 1) Дубенский р-н, в 4 км южнее с. Николаевка, опушка нагорной дубравы на склоне карбонатных обнажений<sup>1</sup>, 27.VII 1997, Н. Бармин (GMU); 2) там же, степные склоны речной долины левобережья р. Лаша, 15.VII 1999, Т. Силаева, Н. Бармин, И. Кирюхин, Е. Макейчева (GMU); 3) Ромодановский р-н, близ с. Кочуново, остепненные луга по склонам холмов к северо-западу от дер. Курган, 16.VI 2007, Т. Силаева, И. Кирюхин, Е. Письмаркина (GMU). – Нередко встречается совместно с одним или обоими родительскими видами. Новый вид для флоры Мордовии. Морфологическая характеристика этих видов и гибрида обсуждалась ранее (Сенников, 2008).

3. *H. sylvularum* Jord. ex Boreau (сборный вид *H. murorum* L. s. l.): 1) Темниковский р-н, Мордовский государственный заповедник, квартал 342, Игишев бугор, в светлом сосново-березовом лесу близ опушки у пожарной вышки, 25.VIII 2010, Г. Чугунов, Е. Варгот, А. Хапугин (HMNR); 2) там же, сосняк липняковый широколиственный, квартал 317, 26.VI 1985, Л. Долматова, И. Терешкин (HMNR); 3) там же, сосняк-беломошник, квартал 396, 9.VI 1983, П. Бородин

(HMNR). – Новый вид для флоры Мордовии. В последней сводке по флоре заповедника *H. sylvularum* приводился по одному гербарному образцу (сбор 1983 г.) как сборный вид *H. murorum* и по другому гербарному образцу (сбор 1985 г.) как сборный вид *H. vulgatum* Fr. (Бородин и др., 1987), которые не были учтены в «Конспекте флоры Мордовии» (Силаева, 2010) из-за прежней недоступности соответствующего гербарного материала.

Все известные находки этого термофильного, преимущественно средневропейского вида в Средней России связаны с усадебными парками (Сенников, 2006). Восточная граница естественного ареала *H. sylvularum* проходит по Литве и центральной Белоруссии (Сенников, 2002, 2003), поэтому природные местонахождения этого вида в Мордовии совершенно невероятны. Местонахождение в Мордовии пока является восточным пределом распространения исторических парковых газонов, состав которых был первоначально описан из Скандинавии (Nylander, 1943).

Местом первоначальной интродукции *H. sylvularum* в Мордовском государственном заповеднике, несомненно, является холм «Игишев бугор», который на топографических картах 1930-х годов обозначен знаком «постоялый двор», соответствующим былой усадьбе или постройке хуторского типа. В настоящее время на этом месте сохраняется безлесная поляна, поддерживаемая благодаря функционированию пожарной вышки. Доминирующая высота холма (абс. 190 м) и дренирование подстилающим слоем моренного песка 2 м толщиной (Ремезов, 1960) предотвращают заболачивание, губительное для ястребинок. Отсутствие сборного вида *H. murorum* в старом списке флоры заповедника, составленном по материалам обследования 1936–1939 гг. (Кузнецов, 1960), скорее свидетельствует о пропуске из-за редкости этого вида (Бородин и др., 1987), чем о более поздних сроках интродукции. В 2010 г. на Игишевом бугре была зарегистрирована небольшая разреженная популяция *H. sylvularum* площадью около 20–30 м<sup>2</sup>. Два других местонахождения отстоят от первоначального на 2–3 км и свидетельствуют о расселении этого вида на территории заповедника.

4. *H. umbellatum* L. Повсеместно встречается на открытых местообитаниях (луга, остепненные склоны, залежи, обочины дорог) и лесных опушках, заходя под разреженный полог леса. Полиморфный вид, сохраняющий половое размножение. Сильно варьирует по ширине листьев и мощности растения. Легко гибридизирует с *H. viosum* с образованием фертильных гибридов, называемых *H. robustum*.

<sup>1</sup>Из этого же местонахождения в Дубенском р-не ранее (Силаева, Бармин, 1998; Бармин, 2001, 2003) был указан *H. viosum*; соответствующий материал оказался смешанным и представляющим *H. robustum* и *H. viosum*.

5. *H. viosum* Pall.: 1) Дубенский р-н, 4 км к востоку от с. Енгальчево, опушка нагорной дубравы по склону карбонатных возвышений левобережья р. Лаша, 27.VII 1997, Н. Бармин (MW); там же, степной склон на выходах карбонатов, 26.07.2004, Н. Бармин, И. Кирюхин, А. Демкин (GMU) (Силаева, Бармин, 1998; Бармин, 2001, 2003); 2) Большеберезниковский р-н, окрестности с. Николаевка, широколиственный лес (опушка), 15.VIII 2006, Г. Левина, В. Левин (GMU); 3) Ромодановский р-н, участок тырсовой степи со *Stipa capillata* на склоне к долине р. Инсар между пос. Заречный [с. Пушкино] и дер. Козловка, 5.VIII 2008, И. Кирюхин, Е. Письмаркина (GMU) (Редкие..., 2008); 4) Старошайговский р-н, в 4 км к юго-востоку от с. Говорово, на южном степном склоне, 28.V 2006, Т. Силаева, И. Кирюхин, М. Гущина (GMU) (Редкие..., 2006). Образует фертильные гибриды с *H. umbellatum*, называемые *H. robustum*. У с. Енгальчево *H. viosum* s. l. встречается на небольшой площади около 800 м<sup>2</sup> (Бармин, 2003) совместно с *H. robustum*. Указание на произрастание этого вида близ с. Кочуново (Редкие..., 2007) основано на неправильном определении гербарного образца *H. robustum*, но нахождение *H. viosum* в этом месте пока не проверено и поэтому также возможно.

Л и т е р а т у р а: Бармин Н.А. Редкие и исчезающие растения урочища Лашинский склон Мордовской Республики // Науч. тр. гос. природного зап. Присурский. Т. 4. Чебоксары, 2001. С. 100–104. – Бармин Н.А. Ястребинка ядовитая – *Hieracium viosum* Pall. // Красная книга Республики Мордовия / Под ред. В.С. Новикова и Т.Б. Силаевой. Т. 1. Саранск, 2003. С. 207. – Бородина Н.В., Долматова Л.В., Санаева Л.В.,

Терешкин И.С. Сосудистые растения Мордовского заповедника. М., 1987. 79 с. – Кузнецов Н.И. Флора грибов, лишайников и сосудистых растений Мордовского заповедника // Тр. Мордов. гос. зап. им. П.Г. Сидовича. Саранск, 1960. Вып. 1. С. 71–128. – Редкие растения и грибы: материалы для ведения Красной книги Республики Мордовия за 2006 год / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск, 2006. 68 с.; за 2007 г. / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск, 2007. 92 с.; за 2008 год / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск, 2008. 102 с. – Ремезов Н.П. Генезис и лесорастительные свойства почв Мордовского государственного заповедника // Тр. Мордов. гос. зап. им. П.Г. Сидовича. Саранск, 1960. Вып. 1. С. 25–70. – Сенников А.Н. Новые данные о видах рода *Hieracium* (*Asteraceae*) в Витебской области Белоруссии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 6. С. 61. – Сенников А.Н. *Hieracium* L. // Флора Балтийских республик. Сводка сосудистых растений / Под ред. В. Кууск и др. Тарту, 2003. Т. 3. С. 103–144. – Сенников А.Н. Род ястребинка (*Hieracium* s. str., *Asteraceae*) в Средней России // Флористические исследования в Средней России: Мат-лы VI науч. совещ. по флоре Средней России (Тверь, 15–16 апр. 2006 г.) / Под ред. В.С. Новикова и др. М., 2006. С. 138–141. – Сенников А.Н. Дополнения и исправления к видовому составу рода *Hieracium* L. (*Asteraceae*) в Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 3. С. 65–66. – Силаева Т.Б. Сем. *Compositae* (*Asteraceae*) // Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры) / Под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск, 2010. С. 219–242. – Силаева Т.Б., Бармин Н.А. Новые и редкие виды для флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 57. – Hylander N. Die Grassameneinkömmlinge schwedischer Parke mit besonderer Berücksichtigung der *Hieracia silvaticiformia* // Symb. Bot. Upsal. 1943. Bd. 7, N 1. S. I–XIII + 1–432, Taf. I–XXIV.

## А.П. Сухоруков\*, М.А. Кушунина. ДОПОЛНЕНИЯ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

### A.P. Sukhorukov, M.A. Kushunina. ADDITIONS TO THE ALIEN FLORA OF BELGOROD PROVINCE

(\*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова; e-mail: suchor@mail.ru)

В конце августа 2011 г. нами было проведено флористическое обследование ряда пунктов в Белгородском р-не и собран новый материал, который будет полезным для создания будущей критической сводки по флоре Белгородской обл. Сборы сделаны авторами (А.С. и М.К. соответственно).

*Atriplex micrantha* С.А. Меу. Одним из неожиданных итогов наших исследований флоры района является тот факт, что эта лебеда *обычна* на рудеральных местообитаниях. По всей вероятности, она ранее принималась за морфологически схожие таксоны (вместе с *A. micrantha* нередко растет, например, *A. sagittata*). Сборы имеются из следующих пунктов: 1) обочина эстакады у ж.-д. вокзала г. Белгород, 27.VIII 2011, А.С., М.К. (Е, LE, MW); 2) г. Белгород, окрестности ж.-д. пл. Салют, 28.VIII 2011, А.С., М.К. (В, W); 3) ж.-д. ст. Наумовка, рудеральное местообитание, 29.VIII 2011, А.С. (LE, MW). *A. micrantha* является одним из немногих видов секции *Teutliopsis* с широким вторичным ареалом.

В Средней России эта лебеда известна также из Саратовской и Воронежской областей (Sukhorukov, 2006), причем в Воронеже имеется тенденция к увеличению числа популяций (Агафонов, Сухоруков, 2005). Эти данные согласуются с общей экспансией вида в Европе и Восточном Средиземноморье (Schwarz, 2003; Sukhorukov, Danin, 2009). Отметим также то, что другой вид рода – *A. oblongifolia* Waldst. et Kit., считавшийся в Белгородской обл. очень редким растением (Еленевский и др., 2004), встречался нам всюду как элемент рудеральных группировок и обедненных лугово-степных сообществ.

*Barkhausia rhoeadifolia* (M. Bieb.) M. Bieb.: близ ж.-д. ст. «Наумовка» и по направлению к остановке пос. Дмитротарановский, полоса отчуждения, довольно обыкновенно, 29.VIII 2010, А.С. (Е, LE, MW). – До настоящего момента этот вид с более южным (преимущественно средиземноморским) ареалом указывался только для Московской обл. (Маевский, 2006). Принимая во внимание многочислен-

ность популяции в цитированном местонахождении, можно заключить, что вид может быть обнаружен и в других областях Средней России. Диагностика этого таксона по стандартным определителям, где *B. rhoeadifolia* включается в состав рода *Crepis*, сопряжена с некоторыми трудностями: одним из признаков *Crepis* sect. *Barkhausia* обычно указывается отсутствие носика у краевых семянков (см., например, Черепанов, 1964). В действительности носик семянки (более узкая часть плода, не содержащая семени и обычно способствующая анемохории) у краевых семянков *B. rhoeadifolia* и близкородственных таксонов имеется, но переходит в семясодержащую часть плавно, без резкого сужения. Вследствие этого граница между носиком и расширенной частью семянки не всегда хорошо различима. Надежными признаками для разграничения этого вида от аборигенных среднерусских представителей рода *Crepis* является наличие визуально заметных «шипикиков» по всей поверхности семянков, а также специфический «йодистый» запах живого растения при его растирании.

*Echinochloa microstachya* (Wiegand) Rygl. (*E. crus-galli* subsp. *spiralis* (Vasing.) Tzvelev): запрудное озеро близ ж.-д. вокзала, на песке, обыкновенно, 29.VIII 2011, А.С., М.К. (Е, LE, MW). – Новый вид для флоры Черноземья, который, по видимому, принимается коллекторами за *E. crus-galli*.

*Eragrostis albensis* H. Scholz. Обычный вид по ж.-д. полотну, реже встречается в трещинах асфальта или как рудеральное растение вблизи путей: 1) ж.-д. вокзал г. Белгород, 27.VIII 2011, А.С., М.К. (Е, LE, MW); 2) ж.-д. пл. Терновка, по ж.-д. полотну, 20.VIII 2011, А.С., М.К. (MW, LE). Вид ранее найден в Тамбовской и Воронежской областях (Определитель..., 2010; Агафонов и др., 2011).

*Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth: с. Беломестное, обочина дороги, 27.VIII 2011, А.С., М.К. (Е, LE, MW). – Статус этого таксона во всей средней полосе остается неясным (Sukhorukov, 2012), несмотря на наличие отдельных находок в Воронежской и Саратовской областях (Агафонов, 2002; Сухоруков, Кушунина, 2011). Вполне вероятно, что этот вид распространен в Черноземье значительно шире, но, возможно, принимается за иные злаки (*Echinochloa*, *Panicum* spp.).

*Galega orientalis* Lam. цитировалась в последних источниках на основании сбора В.Н. Тихомирова и др. (MW) из Борисовского р-на, где вид разводился как декоративное растение. Наши находки в окрестностях с. Терновка (луга и обочины дорог, в большом количестве: Е, LE, MW) подтверждают общий характер вида во всей Средней России как агрессивного агрофита (Sukhorukov, 2012).

*Panicum hillmanii* Chase: ж.-д. ст. Толоконное, 28.VIII 2011, А.С., М.К. (MW). Вид из группы *P. capillare*, отличающийся от близкородственных таксонов рядом признаков репродуктивной сферы (Verloove, 2001). Нам оказались недоступны сборы белгородских коллег, указывавших *P. capillare* для области (см., к примеру, Агафонова, 2010), однако в средней полосе встречается как *P. capillare* s. str., так и *P. hillmanii* (Алексеев, 2005).

Нахождение и расселение некоторых цитированных таксонов (*Eragrostis albensis*, *Eriochloa villosa*, *Galega orienta-*

*lis*) в средней полосе прогнозировалось ранее на основе детального изучения динамики их распространения в других областях Европейской России, расположенных в пределах степи и лесостепи (Sukhorukov, 2011). Вместе с тем нас удивило отсутствие во флоре Белгородского р-на *Amaranthus powellii* – таксона, ставшего в ряде районов Черноземья обременительным рудеральным или сеgetальным растением (см. также Сухоруков, Кушунина, 2012). В целом следует отметить, что адвентивный компонент флоры Белгородской обл. требует специального и длительного изучения, учитывая наличие развитой сети магистралей, связывающих область с различными регионами Украины и юга России.

Исследования поддержаны РФФИ

(проект № 11-04-00123-а).

Литература: Агафонов В.А. О некоторых новых и редких видах растений Центрального Черноземья // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 120–124. – Агафонов В.А., Сухоруков А.П. Дополнения к флоре Воронежской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 2. С. 88–89. – Агафонов В.А., Сухоруков А.П., Зайцев М.Л., Негрбов В.В., Кузнецов Б.И., Разумова Е.В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Воронежской области // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 2. С. 274–279. – Агафонова Л.А. Флора города Белгород. Дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 372 с. – Алексеев Ю.Е. *Panicum hillmanii* Chase – новый адвентивный вид во флоре России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 3. С. 79–81. – Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чаадаева Н.Н. Растения Белгородской области (Конспект флоры). М., 2004. 120 с. – Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с. – Определитель сосудистых растений Тамбовской области / А.П. Сухоруков и др.; Под ред. А.П. Сухорукова. Тула, 2010. 350 с. – Сухоруков А.П., Кушунина М.А. Некоторые новые данные по флоре западных районов Саратовской области // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2012. Вып. 10. С. 21–28. – Сухоруков А.П., Кушунина М.А. Новые виды цветковых растений в Саратовской и Пензенской областях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011б. Т. 116. Вып. 6. С. 84. – Черепанов С.К. *Crepis* // Флора СССР. Т. 29 / Под ред. Е.Г. Боброва, Н.Н. Цвелёва. М.:ИЛ, 1964. С. 594–699. – Schwarz O.C. *Atriplex micrantha* C.A. Mey. in Ledeb. und andere Meldearten. Nomenclatur, Morphologie, Verbreitung, Ökologie und Taxonomie // Jh. Ges. Naturkunde Württemberg. 2003. Bd 159. S. 113–195. – Sukhorukov (Suchorukow) A.P. Zur Systematik und Chorologie der in Russland und benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen UdSSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (*Chenopodiaceae*) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2006 (publ. 2007). Bd. 108B. S. 307–420. – Sukhorukov A., Danin A. Taxonomic notes on *Atriplex* sect. *Teutliopsis* and sect. *Atriplex* in Israel and Syria // Fl. Medit. 2009. Vol. 19. P. 15–23. – Sukhorukov (Suchorukow) A.P. New invasive alien plant species in the forest-steppe and northern steppe subzones of European Russia: secondary range patterns, ecology and causes of fragmentary distribution // Feddes Repert. 2012. Vol. 122. N 3–4. P. 1–18. – Verloove F. A revision of the genus *Panicum* (*Poaceae*, *Paniceae*) in Belgium // Syst. Geogr. Plant. 2001. Vol. 71. P. 53–72.

**В.М. Васюков\*, С.А. Сенатор, Н.С. Раков, С.В. Саксонов, А.В. Иванова.  
НОВЫЕ И РЕДКИЕ АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ САМАРСКОЙ  
И УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ**

**V.M. Vasyukov, S.A. Senator, N.S. Rakov, S.V. Saksonov, A.V. Ivanova. NEW AND  
RARE NATIVE SPECIES IN THE FLORA OF SAMARA AND ULYANOVSK  
PROVINCES**

(\*Институт экологии Волжского бассейна РАН;  
e-mail: vvasjukov@yandex.ru)

В результате экспедиций-конференций, проводимых лабораторией мониторинга фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН по комплексному изучению флоры Волжского бассейна под руководством проф. С.В. Саксонова выявлены новые и редкие аборигенные виды во флоре Самарской (Самар.) и Ульяновской (Ульян.) областей. Гербарные образцы хранятся, в основном, в MW и PVB. Фамилии коллекторов приведены сокращенно: В.В. – В.М. Васюков, А.И. – А.В. Иванова, П.К. – П.В. Куликов, Н.Р. – Н.С. Раков, О.С. – О.В. Савенко, С.В.С. – С.В. Саксонов, С.А.С. – С.А. Сенатор.

**Новые виды**

*Dryopteris assimilis* S. Walker: Самар., Шигонский р-н, окрестности с. Климовка, лесная балка с ручьем, 26.V 2010, П.К., Н.Р., С.В.С., А.И., С.А.С. (PVB) – 39UUUV4.

*Ficaria stepporum* P.A. Smirn.: Ульянов., Радищевский р-н, 2–3 км южнее с. Вязовка, Чернозатонские горы, степные глинисто-каменистые склоны к Волге, 8.V 2011, В.В., А.И., Н.Р., С.А.С. (MW, PVB) – 39UUU2.

*Polycnemum majus* A. Braun: Ульянов., Павловский р-н, окрестности пос. Павловка, гора Копеечная, песчаная степь, 30.VII 2011, Н.Р., опр. А. Сухоруков (MW, PVB) – 38UPD2.

*Ranunculus oligandrus* (Markl.) Ericss.: Ульянов., Заволжье, Чердаклинский р-н, окрестности с. Архангельское, осинник в понижении, 7.VI 2009, Н.Р., опр. Н. Цвелёв (LE, MW, PVB) – 39UUA2.

*Geranium divaricatum* Ehrh.: Самар., Сызранский р-н, с. Смолькино, заросли ив по р. Палунь, 1.VII 2011, В.В., А.И., С.А.С. (MW, PVB) – 39UUUV2.

*Euphorbia stepposa* Zoz ex Prokh.: 1) Ульянов., Павловский р-н, восточные окрестности с. Новая Андреевка, петрофитная степь, 27.VII 2011, Н.Р. (MW, PVB); 2) тот же район, окрестности с. Шиковка, петрофитная степь, 29.VII 2011, Н.Р. (MW, PVB) – 38UPD4.

*Myriophyllum sibiricum* Kom.: Самар., Сызранский р-н, окрестности г. Октябрьск, р. Волга, 22.VI 2008, Н.Р., С.В.С., В.В., А.И., С.А.С., опр. В. Папченков (PVB) – 39UUU1.

*Thymus pallasianus* H. Wt.: Самар., Сызранский р-н, окрестности с. Гремячье, правый берег р. Малая Уса, обнажения палеогеновых песчаников, 14.VI 2006, А.И., С.В.С., О.С. (PVB) – 39UUUV2.

*Pedicularis physocalyx* Bunge: Ульянов., Радищевский р-н, 3 км юго-восточнее районного центра Радищево, урочище Белогоровка, петрофитная степь, 22.V 2009, Н.Р., опр. Н. Цвелёв (MW, PVB) – 38UPD3. – Вид известен в Самар.

в Заволжье. На скальных обнажениях Жигулевских гор произрастают растения, определенные Н.Н. Цвелёвым как «*Pedicularis uralensis* Vved.» (PVB).

*Galium hexandrum* Кнjaz.: Самар., Сергиевский р-н, северо-восточные окрестности пос. Суходол, урочище Серноводский шихан, петрофитная степь, 12.VII 2011, В.В., Н.Р., А.И., С.В.С., С.А.С. (MW, PVB) – 39UUV1. – Северокавказско-южноуральский вид, вероятно, замещающий в Заволжье близкий *G. octonarium* (Klokov) Sob.

**Редкие виды**

*Cladium mariscus* (L.) Pohl: Самар., Иса克林ский р-н, у оз. Молочка на р. Черная, ключевое сероводородное болото, менее десяти цветущих особей, 13.VII 2011, С.В.С., Н.Р., В.В., А.И., С.А.С. (PVB) – 39UUV1. – Важное подтверждение единственного местонахождения в области, ранее указанного К.К. Клаусом (1851). Местонахождение редких видов: *Schoenus ferrugineus*, *Herminium monorchis*, *Liparis loeselii*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza incarnata*, *Salix myrtilloides*, *Pedicularis palustris* и др. (PVB).

*Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb.: 1) Ульянов., Радищевский р-н, южные окрестности с. Вязовка, Чернозатонские горы, глинисто-каменистые склоны, 8.V 2011, Н.Р., В.В., А.И., С.А.С. (MW, PVB); 2) Ульянов., Сенгилеевский р-н, урочище Шиловская стрелка, 8.VI 2011, Н.Р., В.В., А.И., С.А.С. (PVB) – 39UUU2. – Вид ранее показан для Ульяновской обл. (Маевский, 2006) без указания конкретного местонахождения.

*Mollugo cerviana* (L.) Ser.: Ульянов., Павловский р-н, окрестности пос. Павловка, гора Копеечная, песчаная степь, 30.VII 2011, Н.Р. (MW, PVB) – 38UPD2. – Крайняя юго-западная находка вида в Ульяновской обл. (Благовещенский, Раков, 1994).

*Consolida paniculata* (Host) Schur: Самар., Сергиевский р-н, северо-восточные окрестности пос. Суходол, урочище Серноводский шихан, петрофитная степь, 12.VII 2011, В.В., Н.Р., А.И., С.В.С., С.А.С. (MW, PVB) – 39UUV1. – Местобитание редких видов: *Eremogone koriniana*, *Crambe tatarica*, *Astragalus scopiformis*, *A. ucrainicus*, *Oxytropis floribunda*, *O. tatarica* (*O. spicata* auct.), *Hedysarum gmelinii*, *H. razoumovianum*, *Thymelaea passerina*, *Thymus punctulosus*, *Onosma volgensis*, *Galatella tatarica*, *Artemisia salsoioides*, *Jurinea multiflora*, *Serratula cardunculus*, *S. gmelinii*, *S. radiata* и др. (PVB). – Вид ранее показан только для юга Самарской обл. (Плаксина, 2001).

*Geranium bohemicum* L.: Самар., Сызранский р-н, окрестности с. Смолькино, восточная окраина болота Большого, 1.VII 2011, В.В., А.И., С.А.С. (MW, PVB) – 39UUV2. – Вид в Самарской обл. достоверно известен только на севере Сызранского р-на (Плаксина, 2001).

*Euphorbia subcordata* С.А. Мей.: 1) Ульян., Сенгилеевский р-н, окрестности с. Тушна, урочище Тушинские увалы, петрофитная степь, 7.VI 2011; 2) тот же район, южнее с. Криуши, урочище Шиловская стрелка, 8.VI 2011, Н.Р., В.В., А.И. (MW, PVB) – 39UUV1. – Вид ранее был известен в двух пунктах по сборам А.К. Скворцова (окрестности г. Новоульяновск) и Т.Б. Силаевой (окрестности с. Котяково).

*Trachomitum sarmatiense* Woodson: Ульян., Радищеский р-н, 4–5 км южнее с. Вязовка, Чернозатонские горы, глинисто-каменистые склоны, популяция 50 м<sup>2</sup>, 8.V 2011, В.В., А.И., Н.Р., С.А.С. (MW, PVB) – 39UUU2. – Вид ранее приводился для Ульяновского р-на (Благовещенский, Раков, 1994).

*Inula oculus-christi* L.: Ульян., Павловский р-н, к востоку от с. Новая Андреевка, ковыльная степь, популяция представлена двумя изолированными пятнами, 28.VII 2011, Н.Р. (MW, PVB) – 38UPD4. – Местообитание редких видов: *Stipa dasyphylla*, *S. lessingiana*, *Iris aphylla*, *I. pumila*, *Linum perenne*, *Spiraea litwinowii*, *Vupleurum falcatum*, *Veronica jacquinii*, *Galatella angustissima*, *Inula germanica*, *Serratula gmelinii* и др. (PVB). – Второе местонахождение вида в Ульян. (Сенатор и др., 2010).

*Parasenecio hastatus* (L.) Н. Койама (*Cacalia hastata* L.): Самар., Красноярский р-н, окрестности с. Бол. Каменка, лиственный лес, по ручью, 14.VII 2011, В.В., Н.Р., А.И., С.В.С., С.А.С. (PVB) – 39UVV4. – Крайнее юго-западное местонахождение вида в Заволжье. Родовое название *Cacalia* L. сейчас отвергнуто (International..., 2006).

*Serratula cardunculus* (Pall.) Schischk.: Ульян., граница Сенгилеевского и Ульяновского районов, южнее с. Криуши, урочище Шиловская стрелка, петрофитная степь, 8.VI 2011, В.В., А.И., Н.Р. (MW, PVB) – 39UUV1. – Местообитание редких видов: *Psathyrostachys juncea*, *Stipa praecipitata*, *Onosma polychroma* (incl. *O. iricolor*) и др. (PVB). – Вид ранее найден в окрестности с. Ст. Сантимира (Лепехин, 1821) и с. Вязовка.

Авторы благодарят Н.Н. Цвелева, Д.В. Гельтмана, М.С. Князева, В.Г. Папченкова, А.Н. Сенникова, А.П. Сухорукова и А.К. Сытина за консультации и помощь в определении растений; И.Н. Сафронову, В.В. Соловьеву, С.Е. Горлова, С.П. Корнилова, П.В. Куликова и др. за совместно проведенные исследования.

Литература: Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с. – Лепехин И.И. Дневные записки путешественника Лепехина / Полное собрание ученых путешествий по России. Т. 3. СПб., 1821. 540 с. – Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с. – Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. 387 с. – Сенатор С.А., Васюков В.М., Саксонов С.В., Раков Н.С. Виды растений, подлежащие внесению в Красную книгу Ульяновской области // Бюл. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2010. Т. 19. № 4. С. 111–122. – Claus C. Lokalfloren der Wolgagegend // Beitrage Pflanzenkunde Russ. Reichen. St.-Petersb., 1851. S. 1–324. – International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code), adopted by the Seventeenth International Botanical Congress (Vienna, Austria, July 2005) / Eds. J. McNeill et al. Liechtenstein, 2006. (Regnum Vegetabile. Vol. 146).

### С.В. Осипов\*, В.В. Якубов. ДОПОЛНЕНИЯ К СПИСКУ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА БУРЕЙНСКИЙ

#### S.V. Osipov, V.V. Yakubov. ADDITIONS TO THE LIST OF VASCULAR PLANTS OF THE BUREINSKY NATURE RESERVE

(\*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН; e-mail: geogr@tig.dvo.ru)

На территории заповедника Буреинский (российский Дальний Восток, Хабаровский край) был проведен ряд весьма основательных исследований, в том числе был опубликован сводный аннотированный список сосудистых растений (Петелин, Кожевников, 1998; Борисов и др., 2000). Второй, более полный перечень включает 509 видов. Позже были опубликованы сведения о находках еще нескольких видов (Осипов, 2003; Антонова, 2007; Осипов и др., 2007). Для территории заповедника здесь приведено 7 новых видов сосудистых растений. Гербарные материалы переданы во VLA.

*Bromopsis canadensis* (Michx.) Holub: на территории кордона Стрелка в луговом редколесье, 2010, С. Осипов.

*Cystopteris sudetica* A. Braun et Milde, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, *Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching, *Stellaria bungeana* Fenzl: на острове в месте слияния

рек Левая и Правая Буря в лиственничнике таежном зеленомошном, 2009, С. Осипов.

*Plantago asiatica* L.: на территории кордона Стрелка на тропе, 2010, С. Осипов.

*Saxifraga davurica* Willd.: в верховьях реки Левая Буря на щебнистом участке южного склона в подгольцовом поясе, 1989, А. Кожевников, опр. В. Якубов.

Литература: Антонова Л.А. К флоре сосудистых растений Буреинского заповедника и сопредельных территорий // Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. «Охрана и научные исследования на особо охраняемых природных территориях Дальнего Востока и Сибири», посвященной 20-летию организации Буреинского гос. зап. Хабаровск, 2007. С. 12–14. – Борисов Б.И., Думикян А.Д., Кожевников А.Е., Петелин Д.А. Сосудистые растения Буреинского заповедника (аннотированный

список). М., 2000. 99 с. (Флора и фауна заповедников. Вып. 84). – *Осинов С.В.* Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) – новый вид для Буреинского заповедника // Тр. Гос. природного зап. Буреинский. Хабаровск, 2003. Вып. 2. С. 37–38. – *Осинов С.В., Пробатова Н.С., Павлова Н.С.* Виды растений, новые для Буреинского заповедника // Мат-лы междунар. науч.-практ. конф. «Охрана и научные исследования на особо охраняемых при-

родных территориях Дальнего Востока и Сибири», посвященной 20-летию организации Буреинского гос. зап. Хабаровск, 2007. С. 177–178. – *Петелин Д.А., Кожевников А.Е.* Сосудистые растения Буреинского заповедника (Хабаровский край) // Флора охраняемых территорий российского Дальнего Востока: Магаданский, Буреинский и Курильский заповедники. Владивосток, 1998. С. 26–70.

**З.В. Кожевникова, А.Е. Кожевников\*. О НОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ  
EPHEDRA MONOSPERMA С.А. МЕУ. (EPHEDRACEAE) В ПРИМОРСКОМ  
КРАЕ**

**Z.V. Kozhevnikova, A.E. Kozhevnikov. ON A NEW RECORD OF  
EPHEDRA MONOSPERMA С.А. MEY. (EPHEDRACEAE) IN PRIMORSKY KRAI**

(\*Биолого-почвенный институт ДВО РАН; e-mail: aka@ibss.dvo.ru)

При обследовании побережья Японского моря авто-рами было выявлено новое местообитание редкого вида хвойника – *Ephedra monosperma* С.А. Меу. Произрастание этого преимущественно монголо-даурского вида на юге Дальнего Востока России имеет реликтовый характер (Кожевникова, 2008; Старченко, 2009).

Популяция *E. monosperma* в фазе плодоношения обнаружена на песчано-галечной приморской террасе в бухте Красная Скала: 43°15'41" с.ш., 134°37'51" в.д., 5–6 км к востоку от пос. Милоградovo, злаково-разнотравный разреженный приморский луг, 5 м над ур. моря, 30.VII 2011, А. Кожевников, З. Кожевникова, № 775–1 (VLA, MW). Данная популяция состоит из пяти групп растений, расположенных в 10–15 м друг от друга, из которых четыре группы насчитывают по 10–15 особей, а пятая – около 30. Растения *E. monosperma* произрастали в 50–70 м от береговой линии в составе разреженных низкотравных луговых сообществ с четко выраженной синузией эндемичного для морских побережий восточного Приморья вида тимьяна – *Thymus terne-*

*jicus* Prob. и перемежающихся с мелкими низкорослыми группами *Rosa rugosa* Thunb. Выявленное местонахождение – одно из немногих в Дальневосточном регионе России, где известно около 10 мест произрастания *E. monosperma*, из которых 4 расположены в Амурской обл. и 6 – в Приморье, причем в некоторых из них вид находится на грани исчезновения под влиянием хозяйственной деятельности человека. В Приморском крае за последние 50–60 лет полностью уничтожены два из ранее известных местообитаний *E. monosperma*, и этот вид, возможно, уже полностью исчез в долине р. Раздольная (в окрестностях пос. Покровка и г. Уссурийск). Новое местонахождение расположено в относительно труднодоступном районе Приморья на северо-восточном пределе распространения вида, состояние популяции удовлетворительное.

Литература: З.В. Кожевникова. Хвойник односемянный // Красная книга Приморского края. Растения. Владивосток, 2008. С. 341–343. – В.М. Старченко. Хвойник односемянный // Красная книга Амурской области. Благовещенск, 2009. С. 352.

**А.Е. Кожевников\*, З.В. Кожевникова. LAVATERA THURINGIACA L.  
(MALVACEAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЫ  
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

**A.E. Kozhevnikov, Z.V. Kozhevnikova. LAVATERA THURINGIACA L.  
(MALVACEAE), A NEW SPECIES FOR THE ALIEN FLORA OF RUSSIAN FAR  
EAST**

(\*Биолого-почвенный институт ДВО РАН; aka@ibss.dvo.ru)

Семейство *Malvaceae* Juss. во флоре российского Дальнего Востока (РДВ) представлено исключительно адвентивными видами и до недавнего времени насчитывало 5 родов и 9 видов (Рудыка, Пробатова, 1987). В 2009 г. список пополнился родом *Lavatera* L., представленным ушедшим из культуры эфемерофитом – *L. trimestris* L. (Антонова, 2009). Летом 2011 г. в Приморском крае при обследовании долины р. Раздольная близ г. Уссурийск авторами был собран новый для флоры РДВ вид – *L. thuringiaca* L. Растение обнаруже-

но близ небольшого населенного пункта сельского типа: 43°41'02" с.ш., 131°54'59" в.д., окрестности пос. Красный Яр, бурьянные заросли на южной окраине поселка близ заброшенного одноэтажного здания, 40 м над ур. моря, 5. VIII 2011, А. Кожевников, З. Кожевникова, № 784–1 (цв.); там же, 27. IX 2011, они же, № 796–12 (пл.) (VLA, MW).

Лаватера тюрингенская, или Собачья роза – евразийский преимущественно лугово-степной вид, в пределах своего обширного ареала нередко встречается на рудеральных

местообитаниях, а также выращивается как декоративное растение. В России был известен во всех крупных регионах, кроме Дальнего Востока (Черепанов, 1995).

Растение отмечено в составе высокотравной сорно-рудеральной группировки с густым задернением и четко выраженным доминированием в растительном покрове как апофитов (*Humulopsis scandens*, виды *Artemisia*), так и характерных для подобных местообитаний заносных видов (*Ambrosia artemisiifolia*, *Arctium minus*). Обнаруженное растение в конце августа заканчивало цветение. Оно имело несколько прямостоячих и лежащих побегов 1,5–1,8 м длиной и около 1,5 см в диаметре у основания стеблей. Всхожесть собранных в сентябре семян составила около 25%. Дополнительное обследование 11.XI 2011 показало, что растение находится в стадии диссеминации, и значительная часть семян

уже осыпалась. Культурных посадок вида на территории поселка обнаружено не было, поэтому установить способ заноса пока не представляется возможным. Судя по степени разрушения отдельно стоящего кирпичного строения и характера растительности на прилегающей территории, *L. thuringiaca* произрастает здесь уже длительное время (от 15–20 лет) и по степени натурализации может быть отнесен к группе колонофитов.

Литература: Антонова Л.А. Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Хабаровск, 2009. 93 с. – Рудыка Э.Г., Пробатова Н.С. Семейство *Malvaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 175–181. – Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

### Н.В. Терехина\*, С.Ю. Гришин ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ОСТРОВЕ МАТУА (ЦЕНТРАЛЬНЫЕ КУРИЛЫ)

#### N.V. Terekhina, S.Yu. Grishin FLORISTIC RECORDS ON THE MATUA ISLAND (CENTRAL KURILES)

(\*Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: natalia\_terekhin@mail.ru)

Растительный покров острова кратко рассматривался в работе М. Татеваки (Tatewaki, 1929). Позднее, обобщив сборы четырех японских коллекторов (в том числе и собственные), работавших в 1893–1936 гг., он привел для о. Матуа список из 140 видов сосудистых растений (Tatewaki, 1957). В советский период ботанические исследования на острове практически не проводились – к 1996 г. было известно о 160 видах для о. Матуа (Баркалов, 2002). В результате обработки данных, полученных в экспедициях Международного Курильского проекта (ИКР) в 1996–2000 гг., на острове насчитывалось уже 214 видов (Баркалов, 2009). Исследования на о. Матуа мы проводили в августе 2010 г. Маршрутами была охвачена юго-восточная половина острова, поскольку северо-западная половина после сильнейшего извержения вулкана Пик Сарычева в 2009 г. превратилась в вулканическую пустыню. В ходе работ авторами было собрано 323 листа гербарных материалов. Обработка этих материалов (в том числе их просмотр В.Ю. Баркаловым), позволила выявить 19 видов сосудистых растений новых для о. Матуа. Гербарные образцы переданы в ЛЕ (кроме *Lloydia serotina*, наличие которой установлено по фотографии И.В. Витер, сделанной 17.VI 2010). Имеющиеся дублиеты хранятся на кафедре биогеографии и охраны природы СПбГУ.

*Agrostis alaskana* Hultén: отдельные куртины на небольшом осоково-ситниковом лугу около ручья на побережье бухты Айну, 5 м над ур. моря, 27.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Симушир<sup>1</sup>.

*Alopecurus pratensis* L.: единичные экземпляры около дороги в районе бывшей погранзаставы, 50 м над ур. моря, 12.VIII 2010. – Заносное растение. Новый вид для Курильских островов. Ближайшие местонахождения

встречены на Камчатке и Сахалине (Сосудистые..., 1985–1996).

*Botrychium robustum* (Rupr.) Underw.: единичные экземпляры на бетонной площадке среди *Plantago asiatica* в районе бывшей погранзаставы, 50 м над ур. моря, 12.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Райкоке.

*Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv.: единичные экземпляры среди зарослей *Artemisia unalaskensis* на террасе в районе мыса Клюв, возле здания бывшей воинской части, 70 м над ур. моря, 26.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Парамушир.

*Elytrigia repens* (L.) Nevski: единичные экземпляры в стадии колониции около дороги в районе бывшей погранзаставы, 25.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Парамушир.

*Galium triflorum* Michx.: в ольховнике на второй террасе, около древней лавовой сопки, 21.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Симушир.

*Glyceria alnasteretum* Kom.: доминант травяно-кустарничкового яруса в ольховнике манниковым, в ольховнике вейниковом и ольховнике папоротниковом по распадка на юго-восточном склоне вулкана Пик Сарычева, 350–400 м над ур. моря, 13–17.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

*Juncus prominens* (Buchenaу) Miyabe et Kudo: довольно крупная популяция на заболоченном злаково-осоково-ситниковом зеленомошном лугу около водоема к юго-востоку от бухты Айну, 27.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

*Lloydia serotina* (L.) Rchb.: единичные экземпляры на верещатниковом лугу на склоне восточной экспозиции вы-

<sup>1</sup>Здесь и далее ближайшее местонахождение указано по «Флоре Курильских островов» (Баркалов, 2009).

сокой приморской террасы в южной части бухты Двойной, 30 м над ур. моря, 17.VI 2010 (дата снимка). – Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

*Luzula capitata* (Miq.) Kom.: единичные экземпляры в замоховелом разнотравном сообществе в районе аэродрома в юго-восточной части острова, 50 м над ур. моря, 27.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Ушишир.

*Luzula multiflora* (Ehrh. ex Retz.) Lej.: 1) на горном разнотравно-анафалисовом лугу на южном склоне вулкана Пик Сарычева, 500 м над ур. моря; 2) там же, около ольховника в разнотравно-верещатниковом сообществе, 430 м над ур. моря; 3) на разнотравно-верещатниковом лугу, на древнем лавовом потоке к северу от аэродрома, 70 м над ур. моря, 20–21.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Симушир.

*Menyanthes trifoliata* L.: популяция вегетирующих растений занимает участок размером 3×5 м в русле разлившегося ручья на побережье бухты Айну, 5 м над ур. моря, 27.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

*Parnassia palustris* L.: единичные экземпляры на вершине приморского склона у мыса Орлова на разнотравно-верещатниковом лугу, 40 м над ур. моря, 16.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Шиашкотан.

*Pilosella aurantiaca* (L.) Schultz et Sch. Bip.: многочисленная популяция на участке размером 3×3 м в разнотравно-злаковом замоховелом сообществе в районе аэродрома, 27.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Симушир.

*Pinus pumila* (Pall.) Regel: на древнем лавовом потоке к северу от аэродрома, возле японского окопа, 90 м над ур. моря, 21.VIII 2010. – Ботанические издания, начиная с японских работ конца XIX в., не содержат упоминаний об этом хвойном растении на о. Матуа. Не отмечен он и во второй половине XX в. (Баркалов, 2009). Между тем донесение И. Черного содержит прямую информацию о наличии «стланца» на острове в XVIII в. (Русские экспедиции..., 1989). Повидимому, заросли кедрового стланика сильно пострадали от особо мощного извержения около 1760 г. и, возможно, последующих извержений, а затем погибли. Куртина стланика обнаружена в мае 2010 г. Е.М. Верещагой и И.В. Витер и обследована нами в августе 2010 г. Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

*Potentilla miyabei* Makino: единичные экземпляры на пологом южном склоне вулкана, среди крайне разреженной растительности на шлаковом поле, 480 м над ур. моря, 20.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Кетой.

*Ranunculus novus* H. Lév. et Vaniot: единичный экземпляр на разнотравном лугу в районе аэродрома, ближе к южной части бухты Двойной, 40 м над ур. моря, 27.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

*Trisetum molle* Kunth: на разнотравном лугу приморской террасы Южной бухты, 16.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

*Viola biflora* L.: 1) на разнотравно-злаковом лугу на побережье бухты Айну, 8 м над ур. моря; 2) на разнотравно-верещатниковом лугу на пологом склоне к северо-западу от бухты Айну, 15 м над ур. моря; 3) в ольховнике в распадке к северо-западу от бухты Айну, 300 м над ур. моря; 4) на разнотравно-верещатниковом лугу на склоне высокой приморской террасы бухты Южной, 20 м над ур. моря, 24.VIII 2010. – Ближайшее местонахождение – о. Расшуа.

Искренне благодарим Е.М. Верещагу за организацию экспедиционных работ, И.В. Витер за предоставление фотоснимка *Lloydia serotina*. Особая благодарность В.Ю. Баркалову за просмотр гербарных материалов и обсуждение растительного покрова острова.

Исследования проведены при поддержке РФФИ (проект № 10–05–01015).

Литература: Баркалов В.Ю. Очерк растительности // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток, 2002. С. 35–66. – Баркалов В.Ю. Флора Курильских островов. Владивосток, 2009. 468 с. – Русские экспедиции по изучению северной части Тихого океана во второй половине XVIII в.: Сб. документов / Под ред. Р.В. Макарова. М., 1989. 400 с. – Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985–1996. Т. 1–8. – *Tatewaki M.* On the plant communities in the Island of Matsuwa in the Middle Kuriles // *Sapporo Nat. History Soc.* 1929. Vol. 11, pt. 1. P. 25–30. – *Tatewaki M.* Geobotanical studies on the Kurile Islands // *Acta Horti Gotoburgensis.* 1957. Vol. 21. N 2. P. 43–123 + 14 plates.

Содержание тома 117, 2012

	Вып.	С.
Благовецкая Н.В., Чернышев А.В. Динамика степной растительности центральной части Приволжской возвышенности в голоцене . . . . .	1	50
Бязров Л.Г., Пельгунова Л.А. Пространственно-временные тренды величин концентрации некоторых элементов в слоевищах эпифитных лишайников из Подмосковья и ряда районов Москвы . . . . .	1	59
Бязров Л.Г. Стабильные изотопы азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) в подециях лишайника <i>Cladonia pocillum</i> из Хангайского нагорья (Монголия) . . . . .	5	51
Виноградова Т.Н., Куликова А.С. Оценка состояния популяции <i>Epipactis papillosa</i> (Orchidaceae) в Петропавловске-Камчатском . . . . .	3	43
Волкова О.А., Северова Е.Э., Полева С.В. Развитие спородермы пыльцевых зерен <i>Lythrum salicaria</i> L. (Lythraceae) . . . . .	5	57
Григорьева О.В., Черданцев В.Г. О роли внутрииндивидуальной изменчивости в морфологической эволюции растений рода <i>Draba</i> L. . . . .	6	38
Долгин М.М., Кудрин А.А., Лантева Е.М. Нематоды аллювиальных лесных почв долины р. Печора . . . . .	4	27
Долгин М.М., Филиппов Н.И. Ландшафтно-зональное распределение шмелей (Hymenoptera, Apidae, <i>Bombus</i> Latr.) Северо-Востока европейской части России . . . . .	5	25
Дубровский В.Ю., Савельева О.В., Демидова Т.Н., Дубровский Ю.А. Долины верховий речных систем и распространение возбудителей природноочаговых инфекций в лесной зоне . . . . .	5	12
Ескина Т.Г., Тренет С.А. Современный состав зимних кормов и средообразующая роль горного зубра ( <i>Bison bonasus montanus</i> ) в Кавказском заповеднике . . . . .	3	24
Ильяш Л.В., Белевич Т.А. Зависимость структуры сообществ планктонных водорослей Белого моря от освещенности и формы доступного азота . . . . .	1	44
Козлов С.А., Алтухова С.А. Фауна булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Костромской области . . . . .	4	19
Кораблев Н.П., Кораблев М.П., Кораблев П.Н. Краниометрическая изменчивость енотовидной собаки – <i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray (Carnivora, Canidae) Тверской области: от интродуцентов до современных популяций . . . . .	1	16
Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Особенности тропической лесной растительности Кардамоновых гор Камбоджи . . . . .	5	39
Курашев А.С. Антропоэкология злаков альпийского пояса Северо-Западного Кавказа . . . . .	2	56
Мавродиёв Е.В., Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е. О новом для науки виде, иве Фурсаева ( <i>Salix fursavei</i> Mavrodiev sp. nova), в связи со старым вопросом о быстром видообразовании в условиях пойм рек . . . . .	4	62
Максимов С.А., Марущак В.Н. К вопросу о механизме массовых размножений шелкопряда-монашенки <i>Lymantria tonacha</i> (Lepidoptera, Lymantriidae) в Центральной России . . . . .	6	25
Маслова О.О., Негрбов О.П., Селиванова О.В. Новые данные по систематике и фауне видов рода <i>Dolichopus</i> Latreille, 1797 (Diptera, Dolichopodidae) . . . . .	6	34
Мельников Ю.И. Адаптация околородных и водоплавающих птиц к гнездованию в условиях динамичного гидрологического режима: достройка гнезд по мере подъема уровня воды . . . . .	2	3
Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Баянов А.В. Некоторые направления исследований популяций растений за рубежом . . . . .	5	64
Нилова М.В., Оскольский А.А. Анатомическое строение коры представителей семейств Pennantiaceae и Griselinaceae (Ariales) . . . . .	4	56
Нуралиев М.С. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках пяти азиатских представителей <i>Schefflera</i> s.l. (Araliaceae) с разным планом строения цветка и его возможное значение для репродуктивной биологии этих видов . . . . .	4	48
Пластеева Н.А., Бурова Н.Д., Косинцев П.А. Лошади ( <i>Equus ferus</i> Boddaert, 1785) Восточной Европы конца позднего плейстоцена . . . . .	5	3
Полтаруха О.П. К глубоководной фауне усонюгих раков (Cirripedia, Thoracica) западной части Индийского океана . . . . .	2	29
Прилепский Н.Г. Географические особенности флоры северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохма) . . . . .	1	59
Рец Е.П. Растительный покров речных долин среднего Приамурья (Хинганский заповедник) . . . . .	6	58
Романов А.А. Авифауна подгольцового пояса гор азиатской Субарктики . . . . .	4	3
Салпагарова Ф.С., Онпиченко В.Г., Агафонов В.А., Аджиев Р.К. Удельная длина корней альпийских растений северо-западного Кавказа . . . . .	4	69
Селифонова Ж.П., Ясакова О.Н. Вертикальная структура фито- и зоопланктона северо-восточной части Черного моря (район Геленджика) . . . . .	5	31
Свиридова Т.В., Гринченко О.С. Гнездование кулика-сороки в сельскохозяйственных угодьях северо-востока Московской области . . . . .	6	21
Собанский Г.Г. Материалы к истории ареала северного оленя на Алтае . . . . .	3	17
Соловьев А.Н. Зимовки перелетных видов птиц в средних широтах востока Русской равнины . . . . .	3	3

	Вып.	С.
<i>Томкович П.С., Соловьев М.Ю.</i> Долгосрочные изменения обилия некоторых видов птиц на севере Колочинской губы (Чукотский полуостров) . . . . .	6	11
<i>Тоскина И.Н.</i> Несколько новых палеарктических видов рода <i>Stagetus</i> Wollaston, 1861 (Coleoptera: Ptinidae: Dorcatominae) . . . . .	2	16
<i>Трунов В.Л.</i> Питание бородастиков (Pisiformes, Cariponidae) равнинных лесов Южного Вьетнама . . . . .	1	3
<i>Харадов А.В., Кустарева Л.А.</i> Животные корма в питании ондатры <i>Ondatra zibethicus</i> (L.) . . . . .	6	3
<i>Холин А.В., Вержуцкий Д.Б.</i> Современное распространение длиннохвостого суслика ( <i>Spermophilus undulatus</i> ) на побережье Байкала . . . . .	1	26
<i>Цуриков М.Н.</i> Пределы количества видов жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) региональной фауны (на примере Липецкой области) . . . . .	5	18
<i>Цымбалюк З.Н., Северова Е.Э.</i> Палиноморфология видов родов <i>Scrophularia</i> , <i>Verbascum</i> и <i>Celsia</i> (Scrophulariaceae) . . . . .	3	33
<i>Шевелева Н.Г., Поповская Г.И., Пастухов М.В., Алиева В.И.</i> Оценка современного состояния зоопланктона заливов Братского водохранилища . . . . .	4	37
<i>Широких П.С., Мартыненко В.Б., Кунафин А.М., Миркин Б.М.</i> Особенности флористического состава некоторых типов вторичных лесов Южно-Уральского региона . . . . .	2	43
<i>Яценко И.О., Меликян А.П., Бобров А.В., Романов М.С.</i> Структура плодов нимфейных: карпологическая точка зрения на сестринское положение Nymphaeaceae s. l. по отношению ко всем остальным покрытосеменным (исключая <i>Amborella</i> ) . . . . .	1	33
<i>Научные сообщения</i>		
<i>Аксёненко Е.В., Гапонов С.П., Хицова Л.Н., Кондратьева А.М.</i> О паразитировании фазиины <i>Phasia pusilla</i> Meig. (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) в хищном клопе <i>Prostemma aeneicolle</i> St. (Heteroptera, Nabidae) . . . . .	5	69
<i>Блинова И.В., Химич Ю.Р.</i> Новые местонахождения некоторых видов клаварионидных грибов (Basidiomycota) в Мурманской области . . . . .	3	62
<i>Давыдов Д.А.</i> Наземные цианопрокариоты западной части Хибин . . . . .	5	72
<i>Дудов С.В., Овчинникова С.В.</i> <i>Eritrichium sachalinense</i> M. Pop. (Boraginaceae) – новый вид для материковой части Дальнего Востока России . . . . .	2	82
<i>Евсеева А.А.</i> Особенности состава и структуры парциальных флор городских лесных фитоценозов в зависимости от разных подходов к озеленению (на примере городов Обнинск и Калуга) . . . . .	3	57
<i>Ежов О.Н., Еришов Р.В., Змитрович И.В.</i> О находках базидиомицетов в условиях арктической пустыни (Земля Франца-Иосифа) . . . . .	4	81
<i>Ильин И.Н., Полтаруха О.П.</i> Изучение океанического обрастания в Саргассовом море. 4-й этап ПОЛИМОДЕ . . . . .	3	54
<i>Макрушин А.В., Голубков С.М., Асанова Т.А.</i> Гистопатологическое обследование печени Unionidae (Mollusca, Bivalvia) из Невской губы Финского залива . . . . .	1	77
<i>Недосеко О.И.</i> Жизненные формы ивы розмаринолистной <i>Salix rosmarinifolia</i> L. в пределах Нижегородской области . . . . .	2	75
<i>Пузырькина М.В., Силаева Т.Б., Лабутин Д.С.</i> Состояние ценопопуляции льна украинского ( <i>Linum ucrainicum</i> Czern., Linaceae) на северной границе ареала . . . . .	5	78
<i>Рапопорт И.Б.</i> Экология и хорология дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) . . . . .	2	65
<i>Садырин В.М.</i> Суточные изменения видовой, размерной и трофической структуры в сообществе личинок фитофильных хирономид . . . . .	4	77
<i>Флористические заметки</i>		
<i>Борисова Е.А., Трemasова Н.А., Силаева Т.Б., Панасенко Н.Н.</i> Интересные флористические находки в г. Мышкин Ярославской области . . . . .	6	73
<i>Бузунова И.О., Хапугин А.А., Агеева А.М., Варгот Е.В.</i> Новые находки шиповников ( <i>Rosa</i> L., <i>Rosaceae</i> ) в Средней России . . . . .	6	76
<i>Варгот Е.В., Хапугин А.А., Чугунов Г.Г., Ивашина А.А., Силаева Т.Б., Кирюхин И.В.</i> Дополнения к флоре Республики Мордовия . . . . .	3	73
<i>Васюков В.М., Сенатор С.А., Раков Н.С., Саксонов С.В., Иванова А.В.</i> Новые и редкие аборигенные виды во флоре Самарской и Ульяновской областей . . . . .	6	80
<i>Демидова А.Н., Прилепский Н.Г.</i> Флористические находки в бассейне р. Унжа (Костромская область) . . . . .	3	70
<i>Дубатовов В.В., Мельникова А.Б.</i> Уникальная находка <i>Corylus mandshurica</i> Maxim. ( <i>Betulaceae</i> ) в нижнем Приамурье . . . . .	3	80
<i>Зернов А.С., Дон Н.А., Попович А.В.</i> Новые и редкие виды флоры Западного Кавказа . . . . .	3	75
<i>Золотухин Н.И.</i> Флористические находки в Республике Алтай . . . . .	3	77

	Вып.	С.
<i>Кожевникова З.В., Кожевников А.Е.</i> О новом местонахождении <i>Ephedra monosperma</i> С.А. Меу. ( <i>Ephedraceae</i> ) в Приморском крае . . . . .	6	82
<i>Кожевников А.Е., Кожевникова З.В.</i> <i>Lavatera thuringiaca</i> L. ( <i>Malvaceae</i> ) – новый вид для адвентивной флоры российского Дальнего Востока . . . . .	6	82
<i>Конечная Г.Ю., Ефимов П.Г., Цвелев Н.Н., Смагин В.А., Крупкина Л.И.</i> Новые находки редких видов сосудистых растений на Северо-Западе Европейской России . . . . .	3	64
<i>Осипов С.В., Якубов В.В.</i> Дополнения к списку сосудистых растений природного заповедника Буреинский . . . . .	6	81
<i>Папченко В.Г., Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е., Мавродиев Е.В.</i> Новые, критические и редкие таксоны во флоре Нижнего Поволжья . . . . .	3	74
<i>Сенников А.Н., Силаева Т.Б., Хапузин А.А.</i> Конспект рода <i>Hieracium</i> ( <i>Asteraceae</i> ) в Республике Мордовия . . . . .	6	77
<i>Серегин А.П.</i> Находка <i>Leopurus japonicus</i> Houtt. ( <i>Labiatae</i> ) и других дальневосточных растений в пойме Клязьмы (Московская область) . . . . .	3	72
<i>Серегин А.П.</i> <i>Epilobium pseudorubescens</i> А.К. Skvortsov ( <i>Onagraceae</i> ), новый заносный вид для флоры Польши . . . . .	3	80
<i>Серегин А.П.</i> Флористические заметки по некоторым видам <i>Eragrostis</i> ( <i>Gramineae</i> ) в России . . . . .	6	73
<i>Сухоруков А.П.</i> Таксономические заметки и дополнения к распространению представителей семейства <i>Cheporodiaceae</i> в Европейской России . . . . .	6	70
<i>Сухоруков А.П., Кушунина М.А.</i> Дополнения к адвентивной флоре Белгородской области . . . . .	6	78
<i>Терехина Н.В., Гришин С.Ю.</i> Флористические находки на о. Матуа (Центральные Курилы) . . . . .	6	83
<i>Критика и библиография</i>		
<i>Кабиров Р.Р., Боровичев Е.А.</i> Рецензия на книгу Д.А. Давыдова «Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области» . . . . .	4	84
<i>Королева Н.Е., Боровичев Е. А., Нехаев И.О.</i> Рецензия на иллюстрированный атлас: «Флора и фауна Белого моря». 2010. 471 с . . . . .	5	84
<i>Стриганова Б.Р.</i> Рецензия на книгу: «Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов)» / Под ред. А.С. Замотайлова и Н.Б. Никитского . . . . .	1	85
<i>Потери науки</i>		
Ирина Симоновна Рогинская – жизнь и научная деятельность (1933–2011) . . . . .	3	83