

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 122, вып. 2 2017 Март – Апрель
Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 122, part 2 2017 March – April
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

СОДЕРЖАНИЕ

Сутягин В.В., Бердибеков А.Т. Эффективная численность и размер соседства в популяции большой песчанки	3
Самигуллин А.Г. К биологии пестрых дятлов в поймах рек степных ландшафтов Южного Урала, включая Бузулукский бор	8
Захарова Е.Ю., Юсупова О.В. Морфологическая изменчивость и ландшафтно-биотопическая приуроченность микропопуляций сенницы <i>Coenonympha arcania</i> (L.) (Lepidoptera: Satyridae) в условиях гор Южного Урала	18
Зиновьева А.Н., Полумордвинов О.А. К фауне полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Пензенской области	27
Копий В. Г., Бондаренко Л.В., Аннинская И.Н. Макрозообентос биотопов зоны псевдолиторали бухты Казачья (Черное море, Крым)	34
Акатов В.В., Акатова Т.В. Постпастбищное восстановление субальпийских лугов на Лагонакском нагорье (Западный Кавказ)	42
Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю. Сравнительная анатомия вегетативных органов некоторых представителей тропических родов <i>Coldenia</i> L. и <i>Tiquilia</i> Pers. (Boraginaceae) в связи с их экологией, жизненной формой и систематическим положением	55
Гусева А.А., Черемушкина В.А. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида <i>Scutellaria tuvensis</i> (Lamiaceae)	68
Благовещенская Е.Ю. Поражение инвазионных растений фитопатогенными грибами на примере недотроги мелкоцветковой	78
<i>Потери науки</i>	
Второв И.П. Леонид Александрович Лисовенко (1939–2017)	84

УДК 575.829

ЭФФЕКТИВНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМЕР СОСЕДСТВА В ПОПУЛЯЦИИ БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ

В.В. Сутягин, А.Т. Бердибеков

Определена эффективная численность популяции песчанок, необходимая для оценки роли генетического дрейфа как одного из возможных факторов, влияющих на межпопуляционные различия в отдельных группах грызунов, которые обитают в Прибалхашском автономном очаге чумы. При определении эффективной численности песчанок использовали методы, основанные на демографических данных: неравной численности особей разного пола и периодическом изменении численности популяции. Обнаружено, что эффективная численность Ишикотреуской популяции большой песчанки меньше ее фактической численности на 53,9–69,5% для генов, не сцепленных с полом, и на 90,3–94,4% меньше для генов, передающихся только от одного из родителей. С учетом данных о подвижности отдельных песчанок определен размер «соседства» у данного вида, который составил приблизительно 150 особей.

Ключевые слова: большая песчанка, очаг чумы, эффективная численность, размер соседства, парцелла.

Большая песчанка (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)) (БП) – фоновый вид грызунов в равнинных и предгорных пустынях Казахстана. В природных очагах чумы этот вид как основной носитель данного заболевания имеет огромное значение. В работах, посвященных описанию морфофизиологических, биохимических и иммунологических особенностей популяций большой песчанки (Классовский и др., 1996а, 1996б, 1999; Сухов и др., 1979; Yeszhanov et al., 2013, 2015 и др.) показано, что отдельные популяции этого грызуна имеют существенные различия между собой по изучаемым параметрам. Однако авторы, ограничиваясь статистической обработкой материала, все происходящие в популяциях изменения рассматривают только сквозь призму одного единственного эволюционного фактора – естественного отбора, главную роль в котором играют эпизоотии чумы. Вместе с тем известно, что анализ реальной степени дифференциации популяций, требует определения дополнительных популяционно-генетических параметров, которые помогают понять и оценить роль отдельных эволюционных факторов в генетической изменчивости популяций этого вида грызуна.

При анализе популяционных различий размер репродуктивной группы важен для оценки роли

случайных флуктуаций аллелей, или так называемого генетического дрейфа.

Цель данной работы – определение эффективной численности (N_e) и размера соседства как факторов, влияющих на случайные изменения аллельных частот в поселениях Ишикотреуской популяции большой песчанки Среднеазиатского пустынного очага чумы.

Материалы и методы

Материалом для определения эффективной численности Ишикотреуской популяции песчанок послужили демографические данные, полученные в ходе весенне-летнего эпизоотологического обследования ландшафтно-эпизоотологического района (ЛЭР) 30.1 «Баканаская древнедельтовая равнина» Прибалхашского автономного очага чумы в 2005–2014 гг.

Площадь песков Ишикотреу составляет порядка 48–49 тыс. км². Баканаская древнедельтовая равнина находится в западной и северо-западной частях песков, занимая площадь в 17,7 тыс. км². За анализируемый период эпизоотологическим обследованием охватывали ежегодно от 37 до 70% территории равнины с отловом 2–3 тыс. песчанок. Учет численности большой песчанки проводили маршрутно-колониальным методом. Для этого на

¹ Сутягин Виталий Владимирович – сотр. лаборатории экстренной диагностики карантинных и особо опасных инфекций Республиканского государственного учреждения «Талдыкорганская противочумная станция» (vit197803@mail.ru); ² Бердибеков Алмас Токтамысович – руководитель Республиканского государственного учреждения «Талдыкорганская противочумная станция» (tpcstald@mail.ru).

маршрутах длиной 2–5 км определяли плотность нор (колоний) на 1 км², характер их использования хозяевами, число зверьков на одну колонию и число особей на 1 км². Число больших песчанок на 1 км² получали перемножением среднего числа особей на одну учетную колонию и числа нор на 1 км². Пол и возраст грызунов определяли по внешним признакам и при просмотре внутренних половых органов, в соответствии с Руководством по профилактике чумы в Среднеазиатском пустынном очаге (1992).

Расчет данных по взрослым особям проводили, используя процентное соотношение отловленных взрослых БП и весенней численности всех БП. Расчет числа взрослых самцов и самок проводили по процентному соотношению отловленных полов взрослых БП и весенней численности взрослых БП.

Для определения эффективной численности (N_e) применяли методики, приведенные в монографии «Генетика популяций» (Хедрик, 2003).

Результаты и их обсуждение

Результаты учета численности большой песчанки представлены в табл. 1.

Как известно, природные популяции включают в себя огромное число отдельных особей, однако не все оставляют после себя потомство, а следовательно, часть особей не вносит генетического вклада в последующие поколения. Причем число

индивидов, передающих свои гены следующему поколению (численность репродуктивной группы или эффективная численность), может быть намного меньше числа особей, входящих в состав популяции в данное время (Хедрик, 2003).

Особенно важно учитывать указанный феномен, если популяция в своем развитии проходит через этап резкого снижения своей численности (эффект «бутылочного горлышка»). Известно, что численность большой песчанки в многолетнем аспекте подвержена значительным колебаниям. Так, на территории Прибалхашского автономного очага чумы (Или-Каратальское междуречье) в период с 1979 по 1984 г. наблюдалась небывалая по своей глубине депрессия численности основного носителя, когда весной 1982 г. на всей территории междуречья удалось добыть только два экземпляра большой песчанки (Айкимбаев и др., 1987).

Нами проведен расчет эффективной численности (N_e) Ишикотрауской популяции песчанок с учетом некоторых демографических показателей.

1. Неравная численность особей разного пола

$$N_e = \frac{4 \times N_f \times N_m}{N_f + N_m}, \quad (1)$$

где N_f – численность самок, участвующих в размножении (взрослых), N_m – численность самцов, участвующих в размножении (взрослых); расчет по формуле (1) дает следующий результат:

Т а б л и ц а 1

Весенняя численность больших песчанок (на 1 км²) на Баканасской древнедельтовой равнине в 2005–2014 гг.

Год	Общая численность	Численность взрослых особей	Численность взрослых самцов	Численность взрослых самок
2005	210	85	34	51
2006	468	109	49	60
2007	408	105	43	62
2008	1786	832	360	472
2009	1058	368	156	212
2010	1168	589	253	336
2011	551	362	149	213
2012	623	431	197	234
2013	924	473	223	250
2014	765	375	175	200
Средняя численность	796,1	372,9	163,9	209,0

$$N_e = (4 \times 209,0 \times 163,9) / (209,0 \times 163,9) = 367,4 \text{ БП/км}^2.$$

2. Периодическое изменение численности популяции; изменения размера популяции могут происходить вследствие регулярных, циклических изменений численности грызунов из-за болезней или других биотических и (или) абиотических факторов

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \times \left[\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t} \right], \quad (2)$$

где t – число циклов (лет), N_1, N_2, \dots, N_t – численность взрослых особей, участвующих в размножении в разные годы; расчет по формуле (2) дает следующий результат:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{10} \times \left[\frac{1}{85} + \frac{1}{109} + \frac{1}{105} + \dots + \frac{1}{375} \right],$$

$$N_e = 242,9 \text{ БП/км}^2.$$

3. Для генов, сцепленных с полом, эффективный размер популяции будет составлять половину эффективного размера популяции женских или мужских индивидов; для митохондриальной ДНК (наследуемой по материнской линии) N_e вычисляется по следующей формуле:

$$N_e = N_{ef}/2, \quad (3)$$

где N_{ef} – эффективная численность взрослых самок, участвующих в размножении; расчет по формуле (3):

$$N_e = 154,8/2 = 77,4 \text{ БП/км}^2.$$

Эффективный размер популяции для генов Y-хромосомы будет следующим:

$$N_e = N_{em}/2, \quad (4)$$

где N_{em} – эффективная численность взрослых самцов, участвующих в размножении; расчет по формуле (4):

$$N_e = 88,4/2 = 44,2 \text{ БП/км}^2.$$

Значения N_{ef} и N_{em} – вычисляются по формуле (2).

По данным ряда авторов (Алексеев, 1974; Панченко, 1971; Слудский, 1978), большие песчанки, как правило, даже в период размножения, удаляются от своих нор на расстояние не более 300–400 м. Таким образом, мы имеем дело не с большой непрерывно распределенной на огромной площади панмиксической популяцией грызунов, а с определенной формой подразделенности популяции песчанки на парцеллы (Наумов, 1971),

где скрещивание особей ограничено «соседством». Такая неявно выраженная форма подразделенности большой непрерывной популяции известна как изоляция расстоянием (Хедрик, 2003).

Согласно С. Райту (по: Алтухов, 2003), размер соседства приблизительно соответствует числу генетически эффективных особей внутри круга, радиус которого равен удвоенному стандартному отклонению протяженности миграции в одном направлении в данном поколении (или дистанции между местами рождения родителей и потомков).

Для расчета соседства (или наименьшей структурной единицы популяции – «парцеллы») воспользуемся данными А.Ф. Алексеева (1974) по подвижности больших песчанок в Северо-Западных Кызылкумах. Автором в период с августа 1959 г. по апрель 1961 г. из 846 помеченных песчанок повторно выловлены 723 особи. Из них 425 грызунов не сменили «колонию», 135 больших песчанок переместились на расстояние 10–100 м, 102 песчанки – на 101–200 м, 36 особей – на 301–650 м, 10 грызунов – на 651–1000 м и 1 самец большой песчанки удалился на 7 км за 23 месяца. Стандартное отклонение вычисляли по формуле:

$$\sigma = \sqrt{D}, \quad (7)$$

Дисперсия D вычисляется по формуле

$$D = \frac{\sum(x_i - \bar{x})^2 f}{\sum f}, \quad (8)$$

где f – количество песчанок, отловленных в пределах указанных расстояний; x_i – середина интервала расстояния в пределах которых отловлены песчанки; \bar{x} вычисляется по формуле

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i \times f}{\sum f}. \quad (9)$$

Необходимые сведения для определения дисперсии приведены в табл. 2.

$$D = 27\,140\,679,59/723 = 37\,538,98;$$

$$\sigma = \sqrt{37538,98} = 193,75 \text{ м.}$$

Примем, что наименьшей структурной единицей популяции (парцеллой) будет окружность с радиусом, равным 2σ (около 400 м), и площадью $0,5 \text{ км}^2$. Если принять эффективную численность песчанок $243\text{--}367 \text{ ос./км}^2$ (в зависимости от способа вычисления), можно сделать вывод, что окружность площадью $0,5 \text{ км}^2$

Данные для вычисления дисперсии (D)

Дистанция повторной поимки (м)	Середина интервала, x_i	Число случаев, f	$x_i \times f$	$(x - \bar{x})^2 \times f$
0–9	4,5	425	1912,5	1981341,86
10–100	55,0	135	7425,0	42671,09
101–200	150,5	102	15351,0	616141,25
201–300	250,5	36	9018,0	1137054,98
301–650	475,5	14	6657,0	2270582,24
651–1000	825,5	10	8255,0	5665893,56
1001–7000	4000,5	1	4000,5	15426994,61
Итого		723	52619,0	27140679,59

с обитающими там особями (примерно 150 экз.) можно считать парцеллой, в пределах которой вероятность скрещивания во много раз превосходит вероятность скрещивания с другими подобными группами.

Таким образом, в результате исследования впервые установлено, что эффективный размер Ишикотрауской популяции большой песчанки (по данным учетов численности в период 2005–2014 гг.) меньше ее фактической величины

на 53,9–69,5% (в зависимости от метода вычисления) для генов, не сцепленных с полом, и на 90,3–94,4% меньше для генов, передающихся только от одного из родителей. При этом размер «парцеллы» для данного вида на данной территории составляет порядка 150 особей. При таком размере «соседства» дифференциация между группами, вызванная случайными флуктуациями аллелей, может быть достаточно выраженной (Алтухов, 2003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Айкимбаев М.А., Аубакиров С.А., Бурделов А.С., Класовский Л.Н., Сержанов О.С. Среднеазиатский пустынный природный очаг чумы. Алма-Ата. 1987. 206 с. [Ajkimbaev M.A., Aubakirov S.A., Burdelov A.S., Klassovskij L.N., Serzhanov O.S. Sredneaziatskij pustynnyj prirodnyj ochag chumy. Alma-Ata. 1987. 206 s.]
- Алексеев А.Ф. Продолжительность жизни и особенности подвижности больших песчанок в северо-западных Кызылкумах // Мат-лы VIII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 220–222 [Alekseev A.F. Prodolzhitel'nost' zhizni i osobennosti podvizhnosti bolshikh peschanok v severo-zapadnykh Kyzylkumakh // Mat-ly VIII nauch. konf. protivochumnykh uchrezhdenij Srednej Azii i Kazakhstana. Alma-Ata. 1974. S. 220–222].
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М., 2003. 431 с. [Altukhov Yu.P. Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh. M., 2003. 431 s.]
- Класовский Н.Л., Поле С.Б., Дубянский В.М. Межпопуляционная и внутривидовая гетерогенность большой песчанки // Мат-лы науч. конф. «Экологические аспекты эпизоотологии и эпидемиологии чумы и других особо опасных инфекций». Алматы, 1996а. С. 131 [Klassovskij N.L., Pole S.B., Dubyanskij V.M. Mezhpopyulyatsionnaya i vnutripopyulyatsionnaya geterogennost' bol'shoj peschanki // Mat-ly nauch. konf. «Ekologicheskie aspekty epizootologii i epidemiologii chumy i drugikh osobo opasnykh infektsij». Almaty, 1996a. S. 131].
- Класовский Н.Л., Поле С.Б., Дубянский В.М. Фенотипическая гетерогенность большой песчанки // Мат-лы науч. конф. «Экологические аспекты эпизоотологии и эпидемиологии чумы и других особо опасных инфекций». Алматы, 1996б. С. 131–132 [Klassovskij N.L., Pole S.B., Dubyanskij V.M. Fenotipicheskaya geterogennost' bol'shoj peschanki // Mat-ly nauch. konferentsii «Ekologicheskie aspekty epizootologii i epidemiologii chumy i drugikh osobo opasnykh infektsij». Almaty, 1996b. S. 131–132].
- Класовский Н.Л., Поле С.Б., Дубянский В.М. Колебания фенотипической структуры большой песчанки в связи с динамикой численности и активностью эпизоотий // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. 1999. № 1. С. 88–93 [Klassovskij N.L., Pole S.B., Dubyanskij V.M. Kolebaniya fenotipicheskoy struktury bol'shoj peschanki v svyazi s dinamikoj chislennosti i aktivnost'yu epizootij // Karantinnye i zoonoznye infektsii v Kazakhstane. 1999. N 1. S. 88–93].
- Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. 1971. Т. 50 № 7. С. 965–980 [Naumov N.P. Prostranstvennye struktury vida mlekopitayushchikh // Zool. zhurn. 1971. T. 50. N 7. S. 965–980].

- Панченко А.Н., Волков В.М., Куницкий В.Н., Павлов А.Н., Яковлев М.Г. Подвижность больших песчанок в северо-восточной части Прикаспийской низменности // Мат-лы VII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 323–326 [Panchenko A.N., Volkov V.M., Kunitskij V.N., Pavlov A.N., Yakovlev M.G. Podvizhnost' bol'shikh peschanok v severo-vostochnoj chasti Prikaspijskoj nizmennosti // Mat-ly VII nauch. konf. protivochumnykh uchrezhdenij Srednej Azii i Kazakhstana. Alma-Ata, 1971. S. 323–326].
- Слудский А.А. Млекопитающие Казахстана. Т. 1. Ч. 3. Грызуны [песчанки, полевки, алтайский цокор]. Алма-Ата, 1978. С. 491 [Sludskij A.A. Mlekoпитayushchie Kasakhstana. T. 1. Ch. 3. Gryzuny [peschanki, polevki, altajskij tsochor]. Alma-Ata, 1978. S. 491].
- Степанов В.М., Аубакиров С.А., Бурделов Л.А., Бурделов А.С., Сержанов О.С., Якунин Б.М., Поле С.Б., Тлеугабылова А.М., Федоров Ю.М., Руденчик Ю.В., Корнеев Г.А. Руководство по профилактике чумы в Среднеазиатском пустынном очаге. Алма-Ата, 1992. С. 28–39 [Stepanov V.M., Aubakirov S.A., Burdelov L.A., Burdelov A.S., Serzhantov O.S., Yakunin B.M., Pole S.B., Tleugabylova A.M., Fedorov Yu.M., Rudenchik Yu.V., Korneev G.A. Rukovodstvo po profilaktike chumy v Sredneaziatskom pustynnom ochage. Alma-Ata, 1992. S. 28–39].
- Сухов В.В., Айткалиев Б.А. Активность каталазы крови у больших песчанок и некоторых других млекопитающих из Приаральско-Каракумского мезоочага чумы // Тез. X науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1979. С. 60–62 [Sukhov V.V., Ajtkaliev B.A. Aktivnost' katalazy krovi u bol'shikh peschanok i nekotorykh drugikh mlekoпитayushchikh iz Priaralsko-Karakumskogo mezoochaga chumy // Tez. X nauch. konf. protivochumnykh uchrezhdenij Srednej Azii i Kazakhstana. Alma-Ata, 1979. S. 60–62].
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М. 2003. 592 с. [Khedrik F. Genetika populyatsij. M., 2003. 592 s.].
- Yeszhanov A.B., Nurtazin S.T., Begon M., Beljaev A.I., Beljaev I.A., Bekmanov B.O., Salmurza R., Hughes N. The study of the great gerbil populations (*Rhombomys opimus* Licht 1823) from different habitats of the Kazakhstan area // International annual conference of British Parasitological Society. Liverpool. 2015. P. 30.
- Yeszhanov Aidyn, Nurtazin Sabir, Atshabar B.B., Burdelov L.A., Sapozhnikov V.I., Beljaev A.I. Subspecies structure of different populations of the great gerbil (*Rhombomys opimus* Lichtenstein) in the south-east of the Kazakhstan // Closing meeting conference «Advances in the prediction of plague outbreaks in Central Asia». Almaty, 2013. P. 39–40.

Поступила в редакцию / Received 01.09.2016
Принята к публикации / Accepted 31.01.2017

EFFECTIVE NUMBER AND SIZE OF NEIGHBOURHOOD IN A POPULATION OF GREAT GERBIL

V.V. Sutyagin¹, A.T. Berdibekov²

We determine the effective population size of gerbils needed to evaluate the role of genetic drift, as one of the possible factors affecting the differences in populations in separate groups of rodents living in Balkhash autonomous plague focus. For identifying effective size of gerbils are used methods that based on different demographic facts, such as unequal numbers of individuals of different sex and periodically changing of population. It has been found that the effective size of the Ishikotrau population great gerbil, less than its actual numbers on 53,9–69,5% for genes, not sex-linked, and 90,3–94,4% of the genes are transmitted only from one parent. Given the mobility of data on individual gerbils, determined the amount of “neighbourhood” in this species, which amounted to about 150 individuals.

Key words: great gerbil (GG), the plague focus, effective population size of «neighbourhood», parcel.

¹ Sutyagin Vitaliy Vladimirovich, laboratory of emergency diagnostics of quarantine and especially dangerous infections of the Republican state institution “Taldykorgan anti-Plague station” (vit197803@mail.ru); ² Berdibekov Almas Toktamysovich, Republican state institution “Taldykorgan anti-plague station” (tpcstald@mail.ru).

УДК 598.726

К БИОЛОГИИ ПЕСТРЫХ ДЯТЛОВ В ПОЙМАХ РЕК СТЕПНЫХ ЛАНДШАФТОВ ЮЖНОГО УРАЛА, ВКЛЮЧАЯ БУЗУЛУКСКИЙ БОР

А.Г. Самигуллин¹

Изучены фенология и биология гнездования, послегнездовых кочевков и зимовок малога пестрого, белоспинного, среднего пестрого и большого пестрого дятлов в интразональных пойменных лесах рек Урал, Сакмара, Самара и в Бузулукском бору в 2007–2012 гг., а также в июле–августе 2014–2015 гг. Изучены кормовые адаптации и выявлены оптимальные гнездовые станции дятлов в регионе. Обнаружены 90 дупел пестрых дятлов, из них 33 жилых, 5 ночевочных и 52 нежилых. Все дупла были выдолблены в сухих, усыхающих и сырораствующих деревьях, имевших гнилую сердцевину. В степных ландшафтах Южного Урала оптимальными гнездовыми станциями для пестрых дятлов служат интразональные пойменные леса рек.

Ключевые слова: малый пестрый дятел, белоспинный дятел, средний пестрый дятел, большой пестрый дятел, биология гнездования, пойменный лес.

Сохранение лесов в степных ландшафтах Южного Урала в пределах Оренбургской обл. очень важно для развития сельского хозяйства региона, так как в эту отрасль вовлечено 84,5% всей территории области, из которых под пашней находится 48,7%.

Пестрых дятлов, тесно связанных с древесно-кустарниковым пологом леса, можно рассматривать как индикаторы благополучия лесных биоценозов и уникальный объект для исследования биогеоценозов. Слабая изученность в регионе вопросов популяционной экологии, недостаток информации по численности и пространственно-временному распределению пестрых дятлов препятствуют разработке эффективной системы управления их популяциями. Возникла необходимость изучения биологии этой важной для леса группы птиц в целях их охраны и оптимизации среды обитания.

Биологию пестрых дятлов изучали в интразональных пойменных лесах, занимающих в Оренбургской обл. 2% территории при общей облесенности региона 4,6% (Шаталов и др., 1984; Основные положения..., 1985). В пределах Оренбургской обл. находятся практически все степи Южного Урала (94% территории области заняты разными видами южноуральских степей и агроландшафтов). Пойменные леса, занимая 43,5% площади всех лесов региона, имеют важное водоохранно-защитное значение для

рек Южного Урала. Долины рек Урал, Сакмара и Самара имеют большую глубину вреза (больше 10 м) в средней части своего течения, широкие поймы (1–18, чаще 5–8 км) и большую извилистость русел (коэффициент извилистости 1,7–1,9). Поймы прорезаны сетью рукавов, протоков, стариц, имеют много озер. Общая длина р. Урал в пределах Оренбургской обл. составляет 1164 км (Крючков, 1956) (46% от всей протяженности реки), р. Сакмара – 387 км (53%), р. Самара – 300 км (67%). Площадь пойменных земель по р. Урал в пределах области равна 2316 км², по р. Сакмара – 812 км², по р. Самара – около 600 км². На большей части территории поймы рек Урал, Сакмара и Самара пашни составляют 9% всех пойменных земель, сенокосы – 27%, пастбища – 12% (Шаталов и др., 1984).

Покрытая лесом площадь составляет в пойме р. Урал 61,3 тыс. га, в пойме р. Сакмара – 21,9 тыс. га, в пойме р. Самара – 13,7 тыс. га. Основные лесообразующие породы в пойме р. Урал (в %): осокорь (*Populus nigra*) – 28,0; дуб черешчатый (*Quercus robur*) – 25,4; тополь белый (*P. alba*) – 11,3; вяз гладкий (*Ulmus laevis*) – 7,4; тальники (*Salix* sp.) – 6,6; ветла (*Salix alba*) – 5,7. В пойме р. Сакмара произрастают: осокорь – 36,2; дуб черешчатый – 10,2; тополь белый – 8,7; ветла – 5,8; вяз гладкий – 3,7; тальники – 2,1. В пойме р. Самара растут: дуб черешчатый – 42,5; осокорь – 25,5; осина (*Populus tremula*) – 7,3; ветла – 3,7; вяз

¹ Самигуллин Александр Гомаревич – студент факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (samigullin_aleksandr@mail.ru).

гладкий – 3,0 (Шаталов и др., 1984). На основные лесообразующие породы в поймах рек Урал, Сакмара и Самара приходится соответственно 84,4; 66,7 и 82,0% всех древостоев.

Жизнедеятельность дятлов изучали также в Бузулукском бору, представляющем собой эталонный массив соснового леса. Он расположен в бассейне среднего и нижнего течений р. Боровка (правого притока р. Самара) на территории двух областей – Оренбургской (72640 га) и Самарской (39113 га), примыкая к руслу р. Самара с севера. Согласно последнему лесоустройству (2002 г.), из общей площади всего лесного массива в 111753 га, собственно бор занимает площадь 79834 га (Климентьев, 2010). Бор рассечен просеками на 1355 кварталов (основная часть просек проложена с севера на юг и с востока на запад). Площадь одного квартала равна 50 га.

Сосновые леса, произрастающие на сухих песчаных дюнах, намытых р. Боровка, занимают 2/3 площади бора. В междюнных понижениях произрастают ольха серая (*Alnus incana*), ольха черная (*A. glutinosa*), береза бородавчатая, осокорь, вяз гладкий, рябина (*Sorbus aucuparia*). Встречаются липняки и кленовые леса, по периметру бора растут дубняки. По рекам бора развиты пойменные лесные сообщества из осокоря, осины, ветлы, тальников, ольхи серой, липы мелколистной (*Tilia cordata*), клена ясенелистного (Даркшевич, 1950; Ветров, 1969).

В лесохозяйственном отношении самый южный форпост естественного произрастания сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) на юго-восточной окраине Восточно-Европейской равнины, которым является Бузулукский бор, с конца XIX до 70-х годов XX в. был наиболее изученным лесным массивом России, однако сведения о его авифауне были фрагментарны (Даркшевич, 1950; Климентьев, 2010).

По обоим коренным берегам в долине р. Урал проходит государственная лесная полоса Гора Вишневая – Каспийское Море (гослесополоса ГВКМ), посадку древостоев которой проводили в 1949–1960 гг. Основные породы, произрастающие в этой лесной полосе: сосна обыкновенная, лиственница сибирская (*Larix sibirica*), дуб черешчатый, береза бородавчатая (*Betula pendula*), ясень зеленый (*Fraxinus lanceolata*), клены ясенелистный (*Acer negundo*) и татарский (*A. tataricum*), осокорь, лох узколистный (*Elaeagnus angustifolia*), кусты терна (*Prunus spinosa*) и жимолости татарской (*Lonicera tatarica*).

В настоящее время вся территория Оренбургской обл. охвачена сетью полезащитных и при-

дорожных лесных полос, появившихся с 1954 г. в связи с освоением целинных земель. Они имеют тот же древесно-кустарниковый состав, что и гослесополоса ГВКМ.

Оренбургская обл. расположена у южной оконечности Уральских гор по среднему течению р. Урал, между 50°30' и 54°22' с.ш. и 50°40' и 61°35' в.д. Площадь ее составляет 124 тыс. км² (Ветров, 1969). Климат в Оренбургской обл. резко континентальный.

Материалы и методы

Материал по биологии пестрых дятлов собран в интразональных пойменных лесах рек Урал, Сакмара и Самара, главным образом в 2007–2012 гг. и отчасти в июле–августе 2014–2015 гг. Исследования проводили во все периоды годового жизненного цикла этих птиц. В каждый сезон года отработывали по 10–18 ч, ежегодно получалось 186–207 ч, суммарная продолжительность которых составила 1372 ч.

Птиц учитывали по общепринятым методикам (Благосклонов и др., 1952; Промптов, 1960) на полосе шириной 50 м (по 25 м с каждой стороны пешего маршрута) с помощью 8-кратного бинокля. На пяти постоянных маршрутах длиной 5–7 км учеты проводили через каждые 2–3 недели. Протяженность разовых учетных маршрутов составляла 3–5 км. В дни с сильными снегопадами и дождями учеты не проводили. Длительность полевого сезона 7,5 месяцев. Общая протяженность пеших маршрутов 923 км.

Плотность птиц определяли числом особей на 1 км² каждой категории угодий (осокорник, дубняк и т.д.), в которых проводили учет. Продолжительность наблюдений у гнезд составила 113 ч.

Систематическое положение, русские и латинские названия птиц даны по «Фауне птиц стран Северной Евразии...» (Коблик, Архипов, 2014).

Результаты и их обсуждение

Дятлы ежегодно выдалбливают себе гнездовые дупла, которые затем бросают. В дальнейшем эти дупла в течение многих лет используют для гнездования другие исключительно полезные лесные животные (летучие мыши, синицы (Иванчев, 1993), поползни (*Sitta europaea*), горихвостки-лысушки (*Phoenicurus phoenicurus*), мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и др.). Из 50 дупел дятлов, обследованных нами в поймах рек Урал, Сакмара и Самара, 5 дупел заселяли малые пестрые дятлы (*Dendrocopos*

minor) (4 гнездовых и одно ночевочное), 3 гнездовых дупла – белоспинные дятлы (*D. leucotos*). Больше всего дупел (42) было сделано большими пестрыми дятлами (*D. major*): 13 гнездовых, 4 ночевочных и 25 нежилых (Самигуллин, Самигуллин, 2013). Из 25 нежилых дупел лишь 5 заселили мелкие насекомоядные птицы (большие синицы (*Parus major*), поползни, горихвостки-лысушки и др.), а 20 дупел пустовали. В Бузулукском бору обнаружены 3 гнездовых дупла малого пестрого дятла, 1 гнездовое дупло белоспинного дятла, 9 гнездовых и 27 нежилых дупел большого пестрого дятла. Из этих 27 дупел 4 дупла занимали поползни и серые мухоловки, а 23 дупла пустовали. Всего обнаружено 90 дупел пестрых дятлов, из них 33 жилых, 5 ночевочных и 52 нежилых.

Обычно дятлы долбят дупла в малоценных деревьях с мягкой древесиной и чаще всего в сухих. Так, в поймах рек из 34 обитаемых дятлами (гнездовых и ночевочных) дупел 16 были сделаны в осокорях, по 4 в черных ольхах и дубах, по 2 в серых ольхах, ветлах, белых тополях и осинах, по 1 дуплу в березах и кленах. Все они были выдолблены в сухих, усыхающих и сырорастущих деревьях, имевших гнилую сердцевину. В пойменных лесах рек Урал, Сакмара и Самара древостои, подвергаясь длительному (от 30 до 60 суток) весеннему затоплению половодьем, часто поражаются грибами, способствующими разрушению древесины стволов, что благоприятствует постройке в них дупел дятлами. В Бузулукском бору 2 дупла, выдолбленные в соснах, и 2 дупла, выдолбленные в дубах, располагались в 180–305 м от русла р. Боровка.

Часто птицы используют для гнездования или ночлега не только настоящие гнездовые дупла дятлов, но и выбоины в деревьях, сделанные ими в поисках корма, или неоконченные постройки – так называемые «инициальные дупла» (Иванчев, 2013). В инициальных дуплах в поймах рек Урал, Сакмара и Самара гнездятся белые трясогузки (*Motacilla alba*), горихвостки-лысушки, серые мухоловки (*Muscicapa striata*), мухоловки-пеструшки. Вертишейки (*Jynxtor quilla*), скворцы (*Sturnus vulgaris*), поползни, лазоревки (*Parus caeruleus*), большие синицы и полевые воробьи (*Passer montanus*) устраивают свои гнезда только в настоящих дуплах. Зимой в нишах и полдуплах ночуют пухляки (*Parus montanus*), москочки (*P. ater*), лазоревки, большие синицы, поползни и пищухи (*Certhia familiaris*).

Осенью по опушкам пойменных осокорников, белотопольников, дубняков и др. древосто-

ев мы регистрировали участие малых пестрых, белоспинных и больших пестрых дятлов в скоплениях мелких насекомоядных птиц, а зимой – в смешанных синичьих стаях (Самигуллин, Самигуллин, 2010; 2012а). Кроме того, малые пестрые дятлы встречаются в смешанных синичьих стаях в лесополосах (Самигуллин, 2013).

Малый пестрый дятел (*D. minor*). Гнездится во влажных местообитаниях по берегам пойменных озер-стариц рек Урал, Сакмара и Самара. Из 11 обитаемых малым дятлом дупел 45,5% находились на ольхе черной, 27,3% – на осокоре, 18,2% – на ольхе серой и 9% – на ветле. Малый пестрый дятел выдалбливает дупла только в сухих, сильно прогнивших стволах и пнях. Дупла используются этим дятлом в течение одного гнездового сезона.

По нашим наблюдениям, одна узнаваемая по поведению пара малых пестрых дятлов (специально птиц не метили) гнездилась на своем гнездовом участке в течение трех лет. На третий год самка из этой гнездовой пары исчезла, но ее заменила другая самка.

В предгнездовой период (со второй половины марта) самцы активно барабанят на своих гнездовых участках. Токовые полеты мы отмечали в первой декаде апреля. Вероятно, гнездовые участки не соприкасаются друг с другом, так как два соседних участка разделяли русло р. Урал и дубняк, а их границы располагались в 0,4 км друг от друга (за этими гнездовыми парами мы наблюдали в течение трех лет; специально птиц не метили, но особенности поведения и акустической сигнализации дятлов убеждают нас, что это были одни и те же птицы).

Гнездостроением птицы занимаются в течение апреля, и основная масса гнездовых дупел бывает готова уже к началу мая. Самца малого дятла, выдалбливающего дупло в пеньке черной ольхи, мы обнаружили 2.IV 2009 (гнездо № 18). Птица постоянно заглядывала в дупло, пробуя головой и «плечами» края входного отверстия, поддалбливала давящие на оперения места и вновь заглядывала в дупло. Глубина горизонтального дупла была 5–6 см, т.е. дятел строил дупло примерно 2–3-й день. Дупло полностью было готово 11.IV 2009 и строилось, вероятно, в течение 11–12 суток. Самец всегда активно работал и лишь в пасмурные, холодные дни он, не работая, подолгу сидел около летка, не залезая в дупло. Обычно самец начинал долбить дупло в 6 ч 50 мин – 7 ч 20 мин. Наиболее интенсивным долбление было в первой половине дня. Дупло строил только самец, лишь в конце строитель-

ства самка несколько раз забиралась в дупло и выкидывала из него щепки. Однако по утрам к дуплу первой прилетала всегда самка.

Малые пестрые дятлы – самые крикливые из пестрых дятлов. Однако в период строительства дупла птицы бывают очень молчаливы. Самец прилетал и улетал молча и бесшумно. В момент долбления он не издавал позывок, часто оглядывался, прислушивался, иногда, прекратив долбить, неожиданно замирал на месте. Самец начал издавать позывки в последние четыре дня работы, когда вылезал из дупла, чтобы выбросить щепки.

Спаривание птиц происходило на протяжении всего времени строительства дупла и откладки яиц. Самка всегда была инициатором спаривания и призывала самца тихой позывкой. Когда самец появлялся около нее, она летела на постоянную ветку, прижималась к ней грудью и тихо верещала, потряхивая крыльями и хвостом. Самец подлетал к ней, и происходило спаривание.

Гнездовой участок охраняет в основном самец. Несколько раз мы наблюдали, как он сгонял со своей территории других малых пестрых дятлов и больших синиц. Насиживают кладку и обогревают птенцов в первые дни после вылупления обе взрослые птицы, сменяя друг друга. Кормят птенцов тоже оба родителя. В период насиживания кладки и выкармливания птенцов дятлы ведут очень скрытный образ жизни. Однако уже с середины мая бывают слышны постоянные крики подросших птенцов из гнездовых дупел. При малейшей опасности, особенно когда в гнезде птенцы, взрослые птицы начинают беспокойно кричать и этим часто выдают гнездо.

Четыре птенца из гнезда № 18 покидали дупло в течение двух суток. Родители кормят птенцов первые 3–4 дня после вылета из дупла. Потом птенцы постепенно переходят к самостоятельному добыванию пищи, склевывая насекомых и их личинок с ветвей, стволов и даже листьев деревьев. Выводок держался на своей гнездовой территории на протяжении 23 суток.

В осенне-зимне-весенний период малые пестрые дятлы широко кочуют по окрестным лесам (часто парами), появляясь в это время даже в несвойственных им стациях: степи, населенные пункты, полезащитные лесные полосы. Так, в конце января 2009 г. мы наблюдали одну самку малого пестрого дятла, кормившуюся на стеблях высоких сорных трав в степной ложине около силосной ямы и сеновала пос. Яровой Оренбургского р-на. Птица раздалбливала стебли сорняков и добывала оттуда насекомых в течение 3 ч

15 мин – до заката солнца. Расстояние до ближайшей полезащитной лесной полосы из вяза мелколистного составляло 1 км, а до пойменного леса р. Урал – 2,5 км.

Зимой (в январе) наивысшая плотность малых пестрых дятлов наблюдается в тальниках (1,1 ос./км²). Здесь дятлы долбят стволы тальников диаметром 2–5 см и сухие стебли высоких (до 1,8 м) сорных трав.

В пойме р. Урал (с. Ивановка Оренбургского р-на) у кормушки, устроенной для синиц, в декабре–январе 2008–2012 гг. мы наблюдали малых пестрых дятлов, прилетавших рано утром и клевавших вывешенное здесь несоленое сало.

В Бузулукском бору в уремах рек Боровка и Танеевка мы нашли 2 жилых дупла в высоких пнях серой ольхи, а в пойме р. Самара – 1 гнездовое дупло в небольшом пне черной ольхи. Прослежена судьба одного выводка из уремы р. Боровка: 3 птенца благополучно покинули дупло 15.VI 2007 г. При осенне-зимних учетах в сентябре–феврале мы встречали этих дятлов только в поймах рек Боровка и Самара.

Белоспинный дятел (*D. leucotos*). В пойменных лесах рек Урал, Сакмара и Самара белоспинные дятлы редки на гнездовании и осенне-зимне-весенних миграциях. Скрытный образ жизни, расположение дупел на большой высоте, гнездование в сильно захламленных и влажных участках леса, как правило, затапливаемых весенними половодьями, затрудняют наблюдения за этими птицами. В начале апреля 2011 г. в пойме р. Урал в течение трех суток один белоспинный дятел прилетал на окольцованный им клен ясенелистный и сосал сок.

Гнездостроение происходит в марте. Весной белоспинные дятлы раньше всех остальных пестрых дятлов приступают к размножению. Белоспинные дятлы питаются почти исключительно насекомыми, добываемыми с помощью долбления (Осмоловская, Формозов, 1950). Имея постоянную, пусть даже не столь обильную, как у больших пестрых дятлов, но стабильную кормовую базу в течение года в виде короедов и насекомых-ксилофагов, белоспинные дятлы не зависят от сезонных кормов и поэтому способны размножаться ранней весной.

В пойме р. Урал два найденных нами жилых гнезда белоспинных дятлов располагались в сухих осокорях, стоящих в сильно захламленных участках пойменного леса на берегах озер-старич. В поймах рек Сакмара и Самара, включая Бузулукский бор, два жилых дупла найдены на сильно усыхающих, но еще живых осокорях.

Насиживают кладку и обогревают маленьких птенцов оба родителя (гнездо № 17). Взрослые птицы часто выкармливают птенцов открыто живущими насекомыми, добываемыми ими со стволов и ветвей деревьев.

Птенцы белоспанных дятлов, по сравнению с другими пестрыми дятлами, в гнезде молчаливы и подают голос лишь во время кормления их родителями. Птенцы вылетают из гнезд во второй половине мая и держатся на своих гнездовых участках около 20 суток. Из гнезда № 17 вылетели три птенца. Интенсивный разлет молодых птиц происходит во 2–3-й декадах июня. Миграции молодых дятлов, являющихся самой подвижной частью популяции, продолжаются до конца декабря.

В августе–январе 2010/2011 и 2011/2012 гг. в окрестностях пос. Пригородный Оренбургского р-на в пойме р. Урал по берегам озер-старич мы наблюдали концентрацию белоспанных и больших пестрых дятлов, кормящихся насекомыми-ксилофагами на гнилых безвершинных стволах погибших осокорей. Здесь на участках леса 1,7 га (2010/2011 гг.) и 2,1 га (2011/2012 гг.) мы насчитывали по 1–3 больших пестрых и 4–6 белоспанных дятлов. Число белоспанных дятлов в 2–4 раза превышало число больших пестрых дятлов.

В засушливые 2009–2015 гг. произошло ослабление древостоев пойм, в результате размножились короеды и вредители-ксилофаги, что привело к возрастанию численности белоспанных дятлов, питающихся этими насекомыми. Так, в январе 2008 г. в осокорниках поймы р. Урал плотность популяций белоспанных дятлов составляла 0,1 ос./км², а после четырех засушливых лет в январе 2012 г. – 2,3 ос./км². Из всех пестрых дятлов белоспанные являются наиболее оседлыми, так как концентрируются в очагах размножения насекомых-ксилофагов, кочуя всю осень и зиму в пределах своих гнездовых территорий.

В Бузулукском бору в пойме р. Самара на осокоре мы нашли одно жилое дупло. Птицы кормили выводок 2–5.VI 2011 г. При осенне-зимних учетах в сентябре–феврале мы регистрировали белоспанных дятлов только в пойме р. Самара.

Средний пестрый дятел (*D. medius*). Этот дятел был встречен нами всего четыре раза на восточной окраине Бузулукского бора. При осенне-зимних учетах в окрестностях с. Чуфарово Бузулукского р-на по уреме р. Танеевка 27 и 28.XI 2007 г. на осокорах и серых ольхах был встречен один вертлявый дятел (возможно, это

была одна и та же птица). В этом же месте 5.VI 2009 г. мы встретили еще одну птицу (определили как самку). В пойме р. Самара, в окрестностях с. Палимовка Бузулукского р-на у пойменного озера-старичи Поповка 18.VIII 2014 г. на подросте осокорей мы встретили одну молодую птицу в «грязноватом» темном оперении.

Большой пестрый дятел (*D. major*). Всего в пойменных лесах степных рек обнаружены 13 гнездовых дупел больших пестрых дятлов в осокорах, белых тополях, дубах, ветлах и кленах и 4 ночевочных дупла в осокорах и дубах.

Из 17 обитаемых дятлами (гнездовых и ночевочных) дупел 7 были сделаны в осокорах, 4 – в дубе, по 2 – в тополе белом и осине, по 1 – в ветле и клене. В сырораствующих деревьях (все они имели гнилую сердцевину) были выдолблены 13 дупел, а в усыхающих – 4.

Часто мелкие птицы используют для гнездования или ночлега настоящие гнездовые и «инициальные» дупла больших пестрых дятлов.

В пойменных лесах рек Урал, Сакмара и Самара большие пестрые дятлы – обычные и широко распространенные птицы. Во все периоды годового жизненного цикла их численность в осокорниках (основных древостоях пойм) превышает в 3–15 раз численность обитающих здесь белоспанных и малого дятлов вместе взятых. В течение года этот дятел чаще всего встречается в осокорниках и дубняках. Так, в начале гнездового периода в апреле 2012 г. в пойме р. Урал плотность популяций больших пестрых дятлов составляла в осокорниках 4,6 ос./км², в дубняках – 2,3 ос./км², а в ветельниках только 0,1 ос./км².

Окончание зимы и начало весны – самый трудный период в жизни больших пестрых дятлов региона, так как из-за суровости климата часть птиц погибает от морозов и буранов (Гаврин, 1970). Так, 5.III 2008 г. во дворе Аграрного университета в г. Оренбург мы поймали сильно истощенную и обессилевшую самку, которая не могла летать. Вероятно, птица обессилела во время бурана (снегопада с сильным порывистым ветром) 3. III 2008 г.

Барабанные трели дятлов (самцов и самок) мы регистрировали с 3-й декады января до конца августа. Наивысшая «барабанная активность» птиц продолжается со второй половины марта до конца мая. Брачные полеты больших пестрых дятлов мы наблюдали со 2-й декады марта до середины 1-й декады апреля.

После зимних кочевков дятлы появляются на своих гнездовых участках в конце 1-й декады

февраля, а к концу 2-й декады марта завершается образование пар и распределение особей по своим гнездовым территориям. Однако отдельные птицы, в основном самцы, держатся на своих гнездовых участках в течение всего года. После образования гнездовых пар дятлы ведут скрытный образ жизни. Кормятся они всегда поодиночке на стволах деревьев, на муравейниках. Очень редко в пойменных лесах рек Урал, Сакмара и Самара дятлы кольцуют стволы и крупные ветви деревьев и пьют сок кленов, ветел, осокорей и белых тополей, а в пойме р. Сакмара – берез и осин.

Тяготение большого пестрого дятла в предгнездовой и гнездовой периоды в поймах рек Урал, Сакмара и Самара к опушкам дубняков обусловлено тем, что последние произрастают на вершинах грив, практически не затопляемых в весенние половодья, и там сохраняется много муравейников, на которых дятлы кормятся. При выкармливании выводков долящая активность дятлов понижается, так как большую часть пищи (насекомых) дятлы собирают с поверхности стволов, толстых ветвей и напочвенного покрова.

В конце марта и в течение первых двух декад (20–25 суток) апреля происходит строительство гнездовых дупел. Сначала дятлы долбят в деревьях небольшие лунки глубиной 7–10 см – инициальные дупла. На каждом гнездовом участке отмечены 1–2 таких дупла. Гнездовые дупла № 1 и № 7, за строительством которых мы наблюдали с момента закладки инициальных дупел, строились 14 и 12 суток соответственно. Гнездовые дупла находятся на высоте 1,9–8 м, причем 82% всех дупел были устроены в нижнем ярусе леса на высоте 1,9–5 м. В пойме р. Урал жилые дупла № 1 и № 2, располагались в 210 м друг от друга.

Из 17 найденных нами жилых дупел 41% помещался в осокорях, 23% – в дубах, по 12% – в белых тополях и осинах, по 6% – в ветлах и кленах. При наблюдениях за узнаваемой птицей (один самец) мы обнаружили, что она в течение двух лет гнездилась на одном и том же гнездовом участке. Гнездование больших пестрых дятлов из года в год на одном и том же гнездовом участке характерно для вида в целом (Иванчев, 1993; Симкин, 1976, 1977).

Откладывание яиц происходит в апреле; полные кладки содержат по 5–7 яиц (Самигуллин, Батурина, 1995). Насиживание продолжается до середины мая. Голоса птенцов в дуплах слышатся с середины мая до середины июня. Птенцы

покидают дупла со второй декады мая до конца второй декады июня.

После вылета из гнезд выводки еще 20–25 суток держатся на своих гнездовых участках. В июле молодые птицы разлетаются с гнездовых участков и кочуют по древостоям пойм. С конца августа начинаются осенние кочевки взрослых птиц, переходящие в октябре в осенне-зимние миграции. Самая подвижная часть популяции половозрелых больших пестрых дятлов – взрослые самки. Они, как правило, первыми покидают свои гнездовые участки осенью. В засушливые 2009–2015 гг. мы с середины июля (12.VII 2009 г., 14.VII 2015 г.) наблюдали мигрирующих во всех направлениях (даже по полезащитным лесным полосам) самок. Основные направления осеннего пролета в поймах рек Урал и Сакмара с северо-востока на юго-запад и с востока на запад, второстепенное направление с севера на юг; по р. Самара дятлы летят с юго-востока на северо-запад. Весенние миграции идут в обратном направлении и заметны слабо.

В осенне-зимне-весенний период большие пестрые дятлы широко кочуют по окрестным лесам, появляясь в это время даже в несвойственных им стациях: степи, населенные пункты, полезащитные лесные полосы, а также тростниковые крепи степных рек, озер и прудов. Так, в конце октября 2008 г. мы наблюдали одного большого пестрого дятла, осматривавшего вертикальные стенки и ниши обрывистого берега р. Урал, сложенного песчаником. Дятел кормился здесь насекомыми и пауками, прятаясь в песчанике. В сентябре 2009–2012 гг. в междуречье Урала и Сакмары мы наблюдали больших пестрых дятлов в зарослях кустарников, растущих на выходах горных пород, где дятлы собирали насекомых со скальных образований. На сенохранилище, расположенном у с. Вязовка Оренбургского р-на, ежегодно в августе–сентябре 2008–2012 гг. мы наблюдали кормившихся поодиночке на ометах соломы больших пестрых дятлов. Птицы лазали по ометам и склевывали крупных насекомых с поверхности соломы. В январе 2009 г. у пос. Пригородный Оренбургского р-на мы наблюдали большого пестрого дятла, кормящегося насекомыми на стенах силосной ямы. В периоды миграций, особенно часто в августе–сентябре, дятлы появляются в полезащитных лесных полосах. В годы обильного плодоношения сосны (2009 г.), по наблюдениям в гослесополосе ГВКМ, часть дятлов переселялась сюда и кормилась всю зиму семе-

нами сосны, хотя «кузницы» дятлов мы находили здесь ежегодно.

Ежегодно в пойме р. Урал в январе–феврале 2008–2012 гг. мы встречали больших пестрых дятлов в тростниковых крепях р. Шубинка – правого притока р. Урал (Оренбургский р-н). Дятлы долбили стебли тростников, добывая из них зимующих насекомых.

Осенью по опушкам дубняков и осокорников мы регистрировали участие этих дятлов в скоплениях мелких насекомоядных птиц, а зимой – в смешанных синичьих стаях. При этом дятлы всегда были самыми независимыми членами скоплений или стай. Так, подолбив ствол или ветку дерева, дятлы часто внезапно улетали за несколько десятков или сотен метров от скопления или стаи, не дожидаясь мелких птиц. Это было особенно заметно зимой при взаимодействии дятлов с синичьими стаями.

В пойме р. Урал у с. Ивановка Оренбургского р-на в декабре–январе 2008–2012 гг. к кормушке, устроенной для синиц, рано утром прилетали большие пестрые дятлы и клевали вывешенное здесь несоленое сало.

Будучи инвазионным видом (Соколов и др., 2001), большие пестрые дятлы, в основном молодые особи, в отдельные годы с последней декады августа до конца сентября (пик пролета) активно мигрируют по поймам рек Урал, Сакмара и Самара с востока на запад. Такую инвазию мы наблюдали в 2009 г., когда плотность мигрирующих пестрых дятлов только в осокорниках поймы р. Урал в августе–сентябре возросла в 2,0–3,1 раза по сравнению с обычными годами. В обычные не инвазионные годы пик миграций пестрых дятлов хорошо заметен с последней пятнадцатки июля до конца августа.

В осенне-зимне-весенний период численность больших пестрых дятлов в поймах рек Урал, Сакмара и Самара заметно уменьшается, что вызвано отсутствием здесь их основного зимнего корма – семян хвойных деревьев. В зависимости от времени года дятлы переключаются на наиболее массовый и легкодоступный сезонный корм (Осмоловская, Формозов, 1950; Симкин, 1976, 1977). Так, весной дятлы пьют сок шести видов деревьев, питаются на пойменных гривах муравьями, вышедшими на поверхность после зимовки, летом они собирают насекомых со стволов и ветвей деревьев и с лесной подстилки, а осенью и зимой с ометов соломы и стен силосных ям. Зимой дятлы питаются семенами сосны, выдалбливая их из шишек, достают насекомых из стеблей тростника и в течение

всего осенне-зимне-весеннего периода долбят стволы и крупные ветви деревьев, доставая оттуда короедов и насекомых-ксилофагов. Осенью, в период миграций в степных ландшафтах, они кормятся насекомыми, собирая их со скальных обнажений. В береговых обрывах р. Урал, сложенных песчаником, добывают насекомых из пустот и трещин. В 2010 г. в пойме р. Урал наблюдали разорение большим пестрым дятлом гнезда больших синиц, которые с криками летали рядом с дуплом [23] (Самигуллин, Самигуллин, 2012б). В послегнездовой период большие пестрые дятлы вместе с белоспинными дятлами концентрируются в зараженных короедами и насекомыми-ксилофагами участках леса.

Для своих гнездовых дупел большие пестрые дятлы используют в поймах рек Урал, Сакмара и Самара семь видов деревьев: осокори, белые тополя, осины, дубы, клены, ветлы, березы. В Бузулукском бору 18 жилых и 47 нежилых дупел больших пестрых дятлов в 2007–2012 гг. мы находили в соснах, осокорях, березах и дубах, причем в урмах рек Боровка, Танеевка и Черталык дупла были устроены только в осокорях.

В Бузулукском бору дятлы ведут, вероятно, оседлый образ жизни, так как встречаются они здесь круглый год. На питание семенами сосны птицы переходят уже с конца августа и кормятся ими до конца апреля. Кучки пустых шишек под «кузницами» дятлов достигают 28 см в высоту и 1,3 м в диаметре. Каждый дятел имеет несколько «кузниц» (до 4 шт.), но чаще всего используются 1–2 «кузницы». Миграции дятлов в бору проследить трудно, но в конце августа и в сентябре на учетном участке (8 га) мы замечали появление одних птиц (как правило, молодых особей) и исчезновение других.

Выводы

1. В степных ландшафтах Южного Урала оптимальными гнездовыми станциями для пестрых дятлов служат интразональные пойменные леса рек.

2. Гнездование в наиболее влажных местообитаниях характерно для малого пестрого дятла, а в наиболее захламленных сухостойных станциях пойменных лесов – для белоспинного дятла.

3. В урмах и поймах рек по восточной и южной оконечностям Бузулукского бора в летне-осенний период встречены средние пестрые дятлы. Возможно гнездование.

4. Разнообразие пищи и способов ее добытия, способность к значительным сезонным

перемещениям, множество видов гнездовых деревьев свидетельствуют о высокой экологической пластичности большого пестрого дятла, а отсюда и его самой высокой численности среди пестрых дятлов Южного Урала.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14–04–01259).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Благосклонов К.Н., Осмоловская В.И., Формозов А.Н.* Учет численности воробьиных, дятловых и ракшеобразных птиц // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных / Под ред. А.Н. Формозова. М., 1952. С. 316–328 [*Blagosklonov K.N., Osmolovskaya V.I., Formozov A.N.* Uchet chislennosti vorob'inykh, dyatlovykh i raksheobraznykh ptits // Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo raspredeleniya nazemnykh pozvonochnykh / Pod red. A.N. Formozova. M., 1952. S. 316–328].
- Ветров А.С.* Атлас Оренбургской области. М., 1969. 36 с. [*Vetrov A.S.* Atlas Orenburgskoj oblasti. M., 1969. 36 s.].
- Ветров А.С., Попов Н.В.* География Оренбургской области. Челябинск, 1966. 78 с. [*Vetrov A.S., Popov N.V.* Geografiya Orenburgskoj oblasti. Chelyabinsk, 1966. 78 s.].
- Гаврин В.Ф.* Отряд дятлы – Picariae // Птицы Казахстана. Т. 3. / Под ред. И.А. Долгушина, М.Н. Карелова. Алма-Ата, 1970. С. 89–129 [*Gavrin V.F.* Otryad dyatly – Picariae // Ptitsy Kazakhstana. T. 3. / Pod red. I.A. Dolgushina, M.N. Karelova. Alma-Ata, 1970. S. 89–129].
- Даркшевич Я.* Птицы и звери Чкаловской области и охота на них. Чкалов, 1950. 192 с. [*Darkshevich Ya.* Ptitsy i zveri Chkalovskoj oblasti i okhota na nikh. Chkalov, 1950. 192 s.].
- Иванчев В.П.* Видовые особенности биологии размножения дятлов как основа методов поиска их гнезд // Русский орнитологический журнал. 1993. Т. 2. Вып. 2. С. 215–221 [*Ivanchev V.P.* Vidovye osobennosti biologii razmnozheniya dyatlov kak osnova metodov poiska ikh gnezd // Russkij ornitologicheskij zhurnal. 1993. T. 2. Vyp. 2. S. 215–221].
- Климентьев А.И.* Бузулукский бор: почвы, ландшафты и факторы географической среды. Екатеринбург, 2010. 401 с. [*Kliment'ev A.I.* Buzulukskij bor: pochvy, landshafty i faktory geograficheskoy sredy. Ekaterinburg, 2010. 401 s.].
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю.* Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. // Зоол. исследования. № 14. М., 2014. 171 с. [*Koblik E.A., Arkhipov V.Yu.* Fauna ptits stran Severnoj Evrazii v granitsakh byvshego SSSR: spiski vidov. // Zool. issledovaniya. № 14. M., 2014. 171 s.].
- Костин Ю.В.* Птицы Крыма. М., 1983. 240 с. [*Kostin Yu.V.* Ptitsy Kryma. M., 1983. 240 s.].
- Крючков В.В.* В пойме р. Урал // По родному краю. Чкалов, 1956. С. 28–45 [*Kryuchkov V.V.* V pojme r. Ural // Po rodnomu kraju. Chkalov, 1956. S. 28–45].
- Осмоловская В.И., Формозов А.Н.* Очерки экологии некоторых полезных птиц леса // Птицы и вредители леса. М., 1950. С. 34–142 [*Osmolovskaya V.I., Formozov A.N.* Ocherki ekologii nekotorykh poleznykh ptits lesa // Ptitsy i vrediteli lesa. M., 1950. S. 34–142].
- Основные положения организации и развития лесного хозяйства Оренбургской области РСФСР. Львов, 1985. 303 с. [*Osnovnye polozheniya organizatsii i razvitiya lesnogo khozyajstva Orenburgskoj oblasti RSFSR.* L'vov, 1985. 303 s.].
- Поливанов В.М.* Экология птиц-дуплогнезdnиков Приморья. М., 1981. 172 с. [*Polivanov V.M.* Ekologiya ptits-duplognezdnikov Primor'ya. M., 1981. 172 s.].
- Промптов А.Н.* Птицы в природе. М., 1960. 491 с. [*Promptov A.N.* Ptitsy v prirode. M., 1960. 491 s.].
- Рогачева Э.В.* Птицы Средней Сибири. М., 1988. 312 с. [*Rogacheva E.V.* Ptitsy Srednej Sibiri. M., 1988. 312 s.].
- Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А.* Птицы Эвенкии. М. 2008. 754 с. [*Rogacheva E.V., Syroechkovskij E.E., Chernikov O.A.* Ptitsy Evenkii. M., 2008. 754 s.].
- Самигуллин А.Г.* Синицы в защитных лесных полосах степей Южного Урала // Мат-лы IX Междунар. науч.-практ. конф. «Перспективные разработки науки и техники. 2013». Перемышль, 07–15 ноября 2013 г. Vol. 29. С. 65–71 [*Samigullin A.G.* Sinitcy v polezashchitnykh lesnykh polosax stepej Yuzhnogo Urala // Mat-ly IX Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. «Perspektivnye razrabotki nauki i tekhniki. 2013». Peremyshl, 07–15 noyabrya 2013 g. Vol. 29. S. 65–71].
- Самигуллин А.Г.* Биология белоспинного (*Dendrocopos leucotos*) и малого (*D. minor*) дятлов в поймах рек Урал и Сакмара Южного Урала // Биоразнообразии и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона. Мат-лы IV Междунар. науч.-практ. конф. 1–4 октября 2015 г. Кызыл, 2015. С. 131–133 [*Samigullin A.G.* Biologiya belospinnogo (*Dendrocopos leucotos*) i malogo (*D. minor*) dyatlov v pojmax rek Ural i Sakmara Yuzhnogo Urala // Bioraznoobrazie i

- sokhranenie genofonda flory, fauny i narodonaseleniya Central'no-Aziatskogo regiona. Mat-ly IV Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. 1–4 oktyabrya 2015 g. Kyzyl, 2015. S. 131–133].
- Самигуллин А.Г., Самигуллин Г.М. Осенне-зимние миграции синиц в поймах рек Урал и Сакмара // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Мат-лы III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Нижний Тагил, 1–5 марта 2010 г. Ч. 2 / Под ред. Т.В. Жуйкова, О.В. Семенова, О.А. Тимохина. Нижний Тагил, 2010. С. 175–179 [Samigullin A.G., Samigullin G.M. Osenne-zimnie migratsii sinits v pojmaxh rek Ural i Sakmara // Biologicheskie sistemy: ustojchivost', printsipy i mekhanizmy funktsionirovaniya. Mat-ly III Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem. Nizhnij Tagil, 1–5 marta 2010 g. Ch. 2) / Pod red. T.V. Zhujkova, O.V. Semenova, O.A. Timokhina. Nizhnij Tagil, 2010. S. 175–179].
- Самигуллин А.Г., Самигуллин Г.М. Обыкновенная лазоревка (*Parus caeruleus*) в интразональных пойменных лесах рек Урал, Сакмара и Самара Южного Урала // Биоразнообразии и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона: мат-лы III междунар. науч.-практ. конф. 28 сентября – 2 октября 2011 г. / Под ред. С.О. Ондар. Кызыл, 2011. С. 90–92 [Samigullin A.G., Samigullin G.M. Obykno-vennaya lazorevka (*Parus caeruleus*) v intrazonal'nykh pojmennykh lesakh rek Ural, Sakmara i Samara Yuzhnogo Urala // Bioraznoobrazie i sokhranenie genofonda flory, fauny i narodonaseleniya Central'no-Aziatskogo regiona: mat-ly III mezhdunar. nauch.-prakt. konf. 28 sentyabrya – 2 oktyabrya 2011 g. / Pod red. S.O. Ondar. Kyzyl, 2011. S. 90–92].
- Самигуллин А.Г., Самигуллин Г.М. Смешанные зимние синичьи стаи интразональных пойменных лесов рек Урал и Сакмара // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: материалы IV междунар. науч. конф. Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова. Воронеж, 13–15 апреля 2012 г. / Под ред. С.П. Гапонова. Воронеж, 2012а. С. 204–213 [Samigullin A.G., Samigullin G.M. Smeshannyye zimnie sinich'i stai intrazonal'nykh pojmennykh lesov rek Ural i Sakmara // Sovremennyye problemy zoologii pozvonochnykh i parazitologii: materialy IV mezhdunar. nauch. konf. Chteniya pamyati prof. I.I. Barabash-Nikiforova. Voronezh, 13–15 aprelya 2012 g. / Pod red. S.P. Gaponova. Voronezh. 2012a. S. 204–213].
- Самигуллин А.Г., Самигуллин Г.М. Большая синица в степных ландшафтах Южного Урала // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Нижний Тагил, 26–29 марта 2012 г. Ч. 2 / Под ред. Т.В. Жуйкова, О.В. Полявина, О.В. Семенова, О.А. Тимохина. Нижний Тагил, 2012б. С. 152–157 [Samigullin A.G., Samigullin G.M. Bol'shaya sinitsa v stepnykh landshaftakh Yuzhnogo Urala // Biologicheskie sistemy: ustojchivost', printsipy i mekhanizmy funktsionirovaniya: materialy IV Vseros. nauchno-praktich. konf. s mezhdunarod. uchastiem. Nizhnij Tagil, 26–29 marta 2012 g. Ch. 2 / Pod red. T.V. Zhujkova, O.V. Polyavina, O.V. Semenova, O.A. Timokhina. Nizhnij Tagil, 2012b. S. 152–157].
- Самигуллин А.Г., Самигуллин Г.М. Биология пестрого дятла (*Dendrocopos major*) в поймах рек Урал и Сакмара Южного Урала // Современные проблемы зоологии и паразитологии. Мат-лы V междунар. науч. конф. Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова. Воронеж, 14–16 марта 2013 г. / Под ред. С.П. Гапонова. Воронеж, 2013. С. 148–153 [Samigullin A.G., Samigullin G.M. Biologiya pestrogo dyatla (*Dendrocopos major*) v pojmaxh rek Ural i Sakmara Yuzhnogo Urala // Sovremennyye problemy zoologii i parazitologii. Mat-ly V mezhdunar. nauch. konf. Chteniya pamyati prof. I.I. Barabash-Nikiforova. Voronezh, 14–16 marta 2013 g. / Pod red. S.P. Gaponova. Voronezh, 2013. S. 148–153].
- Самигуллин Г.М., Батурина Н.М. Гнездование пестрого дятла в Оренбургской области // Экология и охрана окружающей среды / Под ред. А.И. Шуракова. Пермь, 1995. Ч. 4. С. 112–113 [Samigullin G.M., Baturina N.M. Gnezдование pestrogo dyatla v Orenburgskoj oblasti // Ekologiya i okhrana okruzhayushchej sredy / Pod red. A.I. Shurakova. Perm', 1995. Ch. 4. S. 112–113].
- Симкин Г.Н. О территориальном и токовом поведении большого пестрого дятла // Орнитология. 1976. Вып. 12. М., С. 149–159 [Simkin G.N. O territorial'nom i tokovom povedenii bol'shogo pestrogo dyatla // Ornitologiya. 1976. Vyp. 12. M., S. 149–159].
- Симкин Г.Н. Групповое поселение большого пестрого дятла // Орнитология. 1977. Вып. 13. С. 134–145 [Simkin G.N. Gruppovoe poselenie bol'shogo pestrogo dyatla // Ornitologiya. 1977. Vyp. 13. S. 134–145].
- Соколов Л.В., Ефремов В.Д., Марковец М.Ю., Шаповал А.П. Инвазии птиц как неразгаданное явление // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы междунар. конф. (XI орнитол. конф.) / Под ред. Е.Н. Курочкина, И.И. Рахимова. Казань, 2001. С. 562–563 [Sokolov L.V., Efremov V.D., Markovets M.Yu., Shapoval A.P. Invazii ptits kak nerazgadannoe yavlenie // Aktual'nye problemy izucheniya i okhrany ptits Vostochnoj Evropy i Severnoj Azii. Mat-ly mezhdunar. konf. (XI ornitol. konf.) / Pod red. E.N. Kurochkina, I.I. Rakhimova. Kazan', 2001. S. 562–563].
- Фридман В.С. О зимнем распределении большого пестрого дятла в Южной Осетии // Орнитология. 1990. Вып. 24. С. 135–136 [Fridman V.S. O zimnem raspredelenii bol'shogo pestrogo dyatla v Yuzhnoj Osetii // Ornitologiya. 1990. Vyp. 24. S. 135–136].
- Фридман В.С. Территориальное поведение большого пестрого дятла в поселениях высокой плотности: типы социальной структуры в осенне-зимний период и их смена // Орнитология. 1995. Вып. 26. С. 3–13

[Fridman V.S. Territorial'noe povedenie bol'shogo pestrogo dyatla v poseleniyakh vysokoj plotnosti: tipy social'noj struktury v osenne-zimnij period i ikh smena // Ornitologiya. 1995. Vyp. 26. S. 3–13].

Шаталов В.Г., Трещевский И.В., Якимов И.В. Пойменные леса. М., 1984. 160 с. [Shatalov V.G., Treshchevskij I.V., Yakimov I.V. Pojmennye lesa. M., 1984. 160 s.].

Поступила в редакцию / Received 16.12.2016
Принята к публикации / Accepted 31.02.2017

ON THE BIOLOGY SPOTTED WOODPECKER IN FLOODPLAINS STEPPE LANDSCAPES OF SOUTHERN URAL INCLUDING BUZULUK FOREST

*A.G. Samigullin*¹

We studied the phenology and nesting biology, post-nesting migrations and wintering of small motley, white-backed, middle spotted woodpecker and the great spotted in intrazonal river flood plain forests of the Urals, and Sakmara, Samara and Buzuluk forest in the period 2007–2012 and in July–August 2014–2015. Studied forage adaptation and optimal habitats identified during the annual life cycle of woodpeckers in the region. Detected Spotted woodpecker hollows 90, 33 of them inhabited, spending the night 5 and 52 non-residential. They were carved into the dry, withering and trees growing in wet conditions, had a rotten core. In steppe landscapes of the Southern Urals optimal habitats for the female spotted woodpecker are intrazonal river flood plain forests.

Key words: small spotted woodpecker, white-backed woodpecker, middle spotted woodpecker, great spotted woodpecker, nesting biology, floodplain forest.

¹ Samigullin Alexander Gomarevich, Soil Science Faculty, Moscow State University (samigullin_aleksandr@mail.ru).

УДК 591.15:591.471.274-578.9(234.854)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ МИКРОПОПУЛЯЦИЙ СЕННИЦЫ *COENONYMPHA* *ARCANIA* (L.) (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) В УСЛОВИЯХ ГОР ЮЖНОГО УРАЛА

Е.Ю. Захарова¹, О.В. Юсупова²

Европейский вид сенницы *Coenonympha arcania* (L.) в горной части Южного Урала обитает на высокотравных, злаково-разнотравных и низкотравных открытых луговых горных и долинных участках, которые в связи со сложной орографией оказываются изолированными друг от друга. Исследования проводили на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника. Обнаружен фенологический сдвиг начала лёта в горных местообитаниях по сравнению с местообитанием из долины р. Малый Инзер. Результаты анализа изменчивости размеров крыла и глазчатых пятен крылового рисунка позволяют сделать предположение, что *C. arcania* с гор М. Ямантау и Арка могут быть отнесены к одной микропопуляции, а с горы Дунан-Сунган – к другой. Обнаруженные фенотипические различия обусловлены климатическими особенностями горной местности, мозаичным характером пригодных местообитаний и низкой миграторной способностью вида, препятствующей его расселению.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, микропопуляция, среднегорные разнотравные луга, горные территории, Южный Урал, *Coenonympha arcania*.

Изучение биоразнообразия горных экосистем на разных уровнях организации, в том числе популяционном, является одной из актуальных задач современной экологии. Насекомые представляют собой удобный объект выявления морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций к обитанию в условиях гор (Ананина, 2013; Михайлов, 2010; Konvička et al., 2016 и др.), и фрагментированных ландшафтов (Breuker et al., 2007; Mousson et al., 1999).

В данной работе мы исследуем морфологическую изменчивость размеров и элементов крылового рисунка европейского вида сенницы *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera, Satyridae), обитающего в условиях гористого рельефа Южного Урала. Южно-Уральский горный узел второй по высоте на Урале после Приполярного. Это наиболее высокий и орографически сложный район Южного Урала, в котором отчетливо выражена высотная поясность в распределении климатических условий и зависящих от них почв, растительности, а также ландшафтов в целом (Горчаковский, 1988).

В связи с сильной фрагментированностью пригодных для *C. arcania* участков (открытых луговых пространств) микропопуляции оказываются в некоторой степени изолированными друг от друга, что приводит к формированию их фенотипического своеобразия.

Мы проводили исследования в центрально-возвышенной части Южного Урала, относимой к горно-лесной провинции, в трех среднегорных районах – Белягушском, Еракташском и Машакском на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮУГПЗ). В целом климат заповедника характеризуется как умеренно континентальный, по термическим условиям – как умеренно холодный. Среднегодовая температура воздуха варьирует от 0,6 до 1,5 °С, средняя температура июля от 16 до 17 °С, среднеянварская от –15 до –16 °С. Сумма значений температуры выше 10 °С составляет 1800 °С, продолжительность безморозного периода 107 дней (с 30 мая по 15 сентября). Вегетационный период длится 164 дня, в том числе период активной вегетации – 121 день (с 11 мая по 9 сентября).

¹ Захарова Елена Юрьевна – ст. науч. сотр. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН, канд. биол. наук (zakharova@ipae.uran.ru); ² Юсупова Оксана Васильевна – мл. науч. сотр. Южно-Уральского государственного природного заповедника (yusupova_ov@mail.ru).

Гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) характеризует достаточные условия увлажнения в вегетационный период (1,6) (Флора и растительность..., 2008).

Горный рельеф вносит значительные коррективы в распределение климатических показателей. С увеличением высоты изменяются все климатические характеристики – повышается радиационный баланс, понижается летняя температура, укорачиваются вегетационный и безморозный периоды, увеличивается сумма осадков. Согласно расчетам, годовой радиационный баланс в районе массива Ямантау уменьшается с 34 ккал/см (на высоте 500 м) до 28 ккал/см (на высоте 1600 м над ур. моря), среднеиюльская температура понижается с 16 до 9 °С, сумма значений активной температуры снижается с 1600 до 800–400 °С, безморозный период уменьшается с 90 до 60 дней, годовая сумма осадков увеличивается с 700 до 1100 мм (Кадильников, 1975). Появление снежного покрова на вершинах хребтов происходит в конце сентября, а в долинах 7–10 октября. Устойчивый снежный покров образуется 3–5 ноября. Окончательно снежный покров в долинах и на южных склонах сходит 25–30 апреля, а на вершинах – в середине мая. Период со снежным покровом в долинах составляет 170–180 дней, а на вершинах хребтов превышает 200 дней (Балков, 1978).

Материал и методы

Выборки *S. arcania* были взяты в четырех географических точках, расположение которых на территории заповедника представлено на карте (рис. 1). На горе М. Ямантау (54°10' с.ш., 57°40' в.д., 716 м над ур. моря) сеницы отлавливали 21, 25 и 26 июня, на г. Арка (54°12' с.ш., 57°49' в.д., 990 м над ур. моря) – 22 июня, на горе Дунан-Сунган (54°04' с.ш., 57°52' в.д., 961 м над ур. моря) – 27 июня, в окрестностях дер. Реветь (54°11' с.ш., 57°37' в.д., 315 м над ур. моря) – 22, 24 и 26 июня 2016 г. Объем собранного материала приведен в таблице.

Мы применяли использованный ранее подход к анализу изменчивости крылового рисунка: глазчатые пятна рассматривали одновременно в качестве неметрических (фенетических) и метрических признаков, регистрируя наличие пятна и его размер в конкретной ячейке крыла каждой особи (Захарова, 2012). Для этого под бинокулярным микроскопом МБС-10 с использованием окулярного микрометра (увеличение 8×0,6) измеряли диаметры глазчатых пятен крылового рисунка с вентральной стороны крыльев. Номенклатура

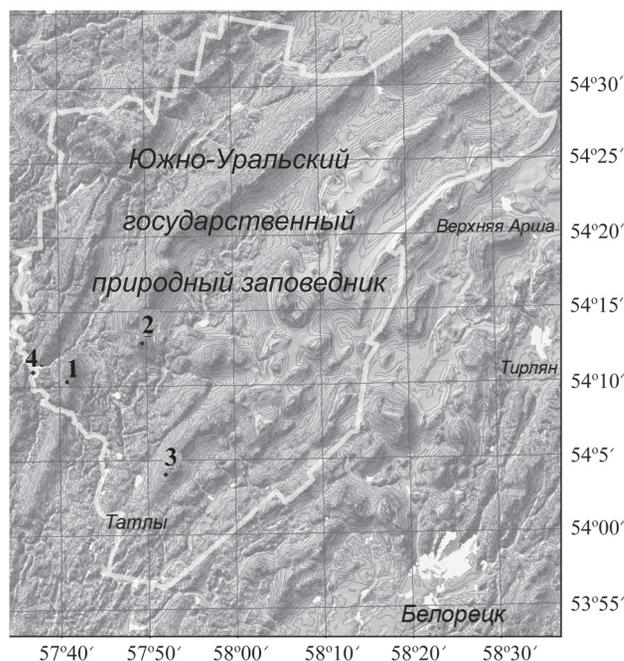


Рис. 1. Точки сбора материала на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника. Условные обозначения: 1 – гора М. Ямантау (хребет Малый Ямантау), 2 – гора Арка (хребет Нары), 3 – гора Дунан-Сунган (хребет Юша), 4 – дер. Реветь

крыловых ячеек и обозначения глазчатых пятен приведены на рис. 2. Длину переднего крыла (LF) измеряли от основания жилки Sc до вершины крыла, а длину заднего крыла (LH) – от основания жилки Rs до вершины жилки Cu₁. Все промеры были сделаны на левой стороне особи.

Различия между выборками оценивали с помощью канонического дискриминантного анализа. Статистическую значимость различий между выборками по частотам встречаемости фенотипов глазчатых пятен оценивали с помощью критерия Пирсона (χ^2), а статистическую значимость различий размеров особей по длине переднего крыла – с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и критерия Стьюдента (t_{st}). Все статистические расчеты выполнены в программе Statistica 8.0.

Результаты и обсуждение

В бореальной зоне Южного и Среднего Урала *S. arcania* обитает на лесных опушках, полянах, просеках и редианах, предпочитая разные типы злаковых и разнотравно-злаковых лугов (Захарова, 2012). Обычно *S. arcania* заселяет достаточно большие (радиусом не менее 100 м) открытые луговые пространства с кормовыми растениями из семейств злаковых и осоковых при наличии на этих лугах кустарников, на которых бабочки отдыхают и греются. Если хотя бы одно из этих

Средние значения длины переднего и заднего крыльев, диаметров глазчатых пятен (мм) и частота их встречаемости (%) в крыловом рисунке *C. atscania*

Точка сбора	Пол	Число экземпляров	Средние размеры диаметров глазчатых пятен, мм (частота встречаемости, %)												
			LF	P1	P2	P3	P4	P5	LH	G1	G2	G3	G4	G5	G6
Гора М. Ямангау	♂	18	17,7±0,1	-	0,9±0,1 (97,2%)	0,3±0,1 (22,9%)	0,3±0,1 (17,1%)	-	14,1±0,2	1,7±0,1 (100,0%)	0,6±0,1 (88,9%)	0,8±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	0,5±0,1 (88,9%)
	♀		19,6±0,3	-	1,2±0,1 (100,0%)	0,8±0,2 (33,3%)	0,2±0,1 (66,7%)	0,3±0,1 (33,3%)	16,2±0,3	1,8±0,1 (100,0%)	0,6±0,1 (100,0%)	0,9±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	0,5±0,1 (66,7%)
Гора Арка	♂	8	18,1±0,2	-	1,1±0,1 (100,0%)	0,3±0,1 (25,0%)	-	14,4±0,1	1,7±0,1 (100,0%)	0,6±0,1 (87,5%)	0,9±0,1 (100,0%)	1,4±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	0,6±0,1 (93,8%)	
	♀		18,4±0,5	-	1,0±0,1 (100,0%)	0,5±0,1 (50,0%)	0,4±0,1 (50,0%)	-	15,0±0,3	1,4±0,1 (100,0%)	0,4±0,1 (100,0%)	0,8±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	0,4±0,1 (100,0%)
Гора Дунан-Сунган	♂	126	17,8±0,1	0,2±0,1 (0,4%)	0,8±0,1 (98,0%)	0,2±0,1 (8,7%)	0,2±0,1 (4,8%)	14,1±0,1	1,6±0,1 (100,0%)	0,5±0,1 (82,3%)	0,8±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	0,4±0,1 (83,6%)	
	♀		18,2±0,1	0,2±0,1 (1,1%)	1,1±0,1 (97,7%)	0,4±0,1 (22,7%)	0,3±0,1 (25,0%)	0,3±0,1 (6,8%)	14,9±0,1	1,6±0,1 (100,0%)	0,5±0,1 (94,3%)	0,9±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	0,4±0,1 (92,0%)
Дер. Реветь	♂	7	18,6±0,2	-	1,0±0,1 (75,0%)	0,3±0,1 (25,0%)	-	14,9±0,2	1,6±0,1 (100,0%)	0,4±0,1 (100,0%)	0,8±0,1 (100,0%)	1,3±0,0 (100,0%)	1,5±0,1 (100,0%)	0,4±0,1 (100,0%)	
	♀		18,8±0,1	-	1,1±0,1 (100,0%)	0,3±0,1 (26,7%)	0,3±0,1 (20,0%)	0,2±0,1 (6,7%)	15,5±0,2	1,8±0,1 (100,0%)	0,7±0,1 (93,1%)	0,9±0,1 (100,0%)	1,4±0,1 (100,0%)	1,3±0,1 (100,0%)	0,4±0,1 (80,8%)

Обозначения: P1-P5 – пятна рисунка переднего крыла; G1-G6 – пятна рисунка заднего крыла; LH – длина переднего крыла; LF – длина заднего крыла.

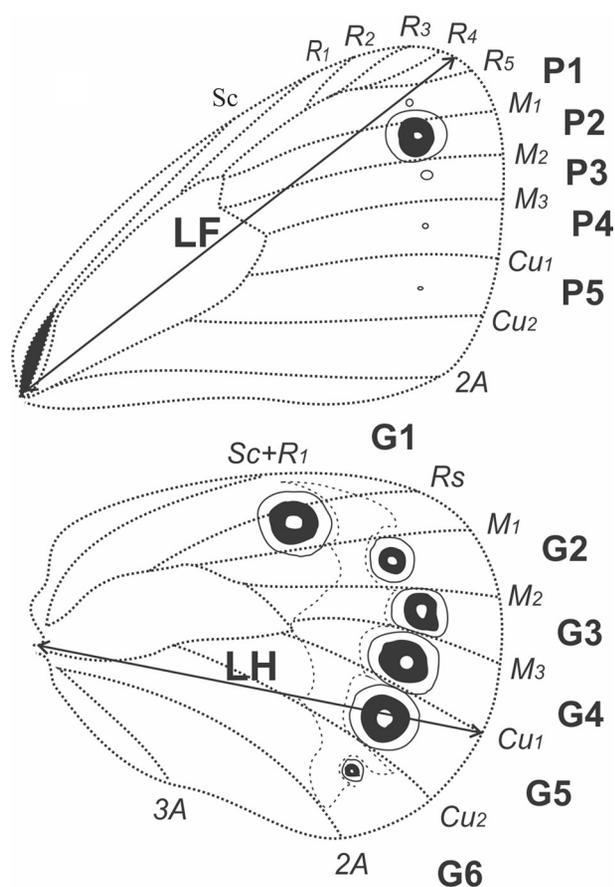


Рис. 2. Максимальное число глазчатых пятен в крыловом рисунке *Coenonympha arcania*. Условные обозначения: P1–P5 – пятна рисунка переднего крыла; G1–G6 – пятна рисунка заднего крыла; LF – длина переднего крыла; LH – длина заднего крыла

условий не соблюдается, местообитание данным видом не используется (Binzenhöfer et al., 2005; Hein et al., 2007).

Согласно результатам многолетних наблюдений старшего научного сотрудника заповедника Р.Г. Байтерякова, *C. arcania* ежегодно встречается в поймах рек Реветь и М. Инзер, на полянах и обочинах лесных дорог хребта М. Ямантау (Наблюдения явлений и процессов..., 2015). По данным М.Г. Мигранова (2008), *C. arcania* отнесен к категории обычных. По нашим наблюдениям, из всех видов сениц в последней декаде июня аркания наиболее широко распространена на обследованной территории, заселяя более или менее ксерофитные участки, такие как склоны, подверженные выпасу и вытаптыванию в окрестностях дер. Реветь, и мезофитные высокотравные луга верхней части лесного пояса в горах.

Ландшафтно-биотопическая приуроченность микропопуляций сеницы *C. arcania*

Первая из изученных нами микропопуляций *C. arcania* обитает на верхней части склона се-

веро-западной экспозиции хребта М. Ямантау на высоте 700 м над ур. моря, в квартале 108 Ямаштинского участкового лесничества ЮГПЗ. Данный хребет расположен в восточной части Карязинско-Зильмердакского округа Уфимско-Бельской подпровинции, что соответствует в схемах ландшафтного районирования ЮУГПЗ Белягушскому среднегорному району (Физико-географическое..., 1964; Горичев, 2008). Растительность представлена коренными лесными сообществами, включающими ассоциации широколиственных и смешанных широколиственно-темнохвойных лесов, среди которых встречаются сосновые, березовые, осиновые и липовые. Вертикальная поясность не выражена. На вырубках развиваются лесные крупнотравные, злаковые и разнотравные луга. Под влиянием систематического выпаса и сенокосения они сменяются мелкозлаково-разнотравными, полевицево-манжетковыми лугами. На избыточно увлажненных участках – заболоченные торфянистые луга. На крутых склонах хребтов леса на высоте 600 м сменяются широколиственным криволесьем с примесью ели и сосны.

Растительность местообитания *C. arcania* на горе М. Ямантау представлена видами лугового высокотравья с рябиновым редколесьем, относимая к варианту *Calamagrostis arundinacea* ассоциации *Anthoxantho odorati – Trolleum europaei* ass. nova hoc loco класса *Molinio – Arrhenatheretea* R.Тх.1937 em. R. Тх.1970 (Ямалов, 2005). Общее проективное покрытие (ОПП) травяного яруса варьирует в пределах от 80 до 100%. Средняя и максимальная высота травостоя составляет 50–210 см. В его составе которого доминируют *Hieracium albocostatum* Norrl. ex Juxip, *Vupleurum aureum* Fisch, *Aconogonon alpinum* All., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Trollius europaeus* L. Также встречаются *Carex pallescens* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Crepis praemorsa* (L.) Tausch., *Trommsdorffia maculata* (L.) Bernh., *Alchimilla* sp., *Geranium sylvaticum* L., *Hypericum perforatum* L., *Dactylis glomerata* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Lilium martagon* L., *Achillea millefolium* L., *Angelica sylvestris* L., *Leucanthemum vulgare*. Кустарниковый ярус представлен *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch.ex Woloszcz.) Klaskova, *Juniperus communis* L. Его ОПП составляет 10–15%.

К Карязинско-Зильмердакскому округу относится также местообитание *C. arcania*, расположенное на окраине дер. Реветь, на придорожном склоне подножия хребта Белягуш, в долине

р. М. Инзер. Оно занимает склон южной экспозиции с уклоном 15°, где основная доля видов растений приходится на сообщества низкотравных лугов лесной зоны при пастбищном использовании, относимые к союзу *Cynosurion* R. Tx. 1947 порядку *Arrhenatheretalia* R. Tx. 1931 классу вторичных послелесных лугов умеренной зоны Евразии *Molinio – Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970 (Ямалов и др., 2004). С основной долей участия синантропных (*Potentilla argentea* L., *Echium vulgare* L., *Medicago lupulina* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Prunella vulgaris* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Leontodon autumnalis* L.) и опушечных (*Hypericum perforatum*, *Nepeta pannonica* L., *Origanum vulgare* L.) видов; ООП травяного яруса составляет 40–70%, ООП кустарникового яруса – 30–50%.

Исследованное нами местообитание *C. arcania* на горе Дунан-Сунган относится к Приверхнебельскому округу Прибельско-Уралтауской подпровинции. В схемах ландшафтного районирования ЮУГПЗ популяция расположена в Еракташском среднегорном районе (Горичев, 2008). Бабочек отлавливали в квартале 42 Лапыштинского участкового лесничества, в верхней части вершины горы Дунан-Сунган хребта Юша на высоте 943 м над ур. моря, в разнотравном сообществе горных лугов, относимом к союзу лесных разнотравных лугов горно-лесной зоны Южного Урала *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985 порядка *Carici macrocarae – Crepidetalia sibiricae* Егмасов et al. 1999, класса вторичных послелесных лугов умеренной зоны Евразии *Molinio – Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970 с участием степных видов. Данные луга занимают южную экспозицию с относительным уклоном 20°. Сенокосное использование этих лугов не ведется; ОПП травяного яруса составляет 85%, средняя и максимальная высота травостоя составляет 45–190 см. Доминируют виды: *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub, *Potentilla erecta*, *Hieracium albocostatum*, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Trollius europaeus*; ОПП кустарникового яруса составляет 15%. Данный ярус представлен *Rosa majalis* Herzm. и *Juniperus communis*. Кроме того, ниже по склону хребта Юша (на высоте 895 м над ур. моря) *C. arcania* отлавливали в разнотравно-злаковом сообществе горных лугов ассоциации *Anthoxantho odorati – Trolleum europaei* ass. nova hoc loco упомянутого выше класса растительности, расположенного в квартале 56 Лапыштинского участкового лесничества.

Мы отлавливали *C. arcania* на горе Арка, расположенной в южной оконечности хребта Нары,

входящего в Машакско-Ямантауский р-н Таганайско-Ямантауского округа Уфимско-Белебеевской возвышенности. Растительность представлена горнотаежными пихтово-еловыми лесами. Горные склоны на высоте от 650–700 до 900–950 м над ур. моря покрыты елово-пихтовыми лесами с лиственницей, березой и осиной. На склонах от 900–950 до 1100–1150 м над ур. моря преобладают ельники. Широкие нагорные террасы и склоны от 1100–1150 до 1250–1300 м над ур. моря представляют ландшафты подгольцового пояса: в нижней его части господствуют парковые высоко-котравные луга, осоково-лишайниковые и моховые болота, в верхней части – еловые и можжевеловые стланики с травяно-моховым покровом. К террасам и вершинам, расположенным выше 1300–1350 м над ур. моря, приурочены ландшафты гольцового пояса: плоские слабо наклонные поверхности заняты горными тундрами – травяно-моховой, овсянице-лишайниково-моховой, ситниково-моховой, пятнисто-осоково-моховой (Физико-географическое..., 1964).

C. arcania обитает в квартале 177 Бердагуловского участкового лесничества на склоне юго-восточной экспозиции на высоте 990 м над ур. моря. Здесь растительность представлена сообществом среднегорного разнотравно-злакового луга, относимым к классу *Molinio – Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970; ООП травяного яруса составляет 80–100%. Средняя и максимальная высота – 50 и 130 см соответственно. Значительную долю травостоя составляют злаки и разнотравье, среди которых встречаются *Anthoxanthum odoratum* L., *Centaurea pseudophrygida* C. A. Mey., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Heracleum sibiricum* L. Слабо развит моховой ярус, его ООП составляет 10%.

Фенологические особенности лёта и соотношение полов имаго *C. arcania*

Известно, что для всех моновольтинных (имеющих одну генерацию за сезон) видов бабочек (Satyridae) в ходе лёта свойственна протандрия, т.е. ранний вылет имаго самцов, затем постепенное выравнивание соотношения полов и количественное преобладание самок в конце лёта (Захарова, 2004; Wiklund, Forsberg, 1991). Оценка соотношения полов позволяет получать более точную информацию о фенологии и сроках лёта генерации, поскольку в зависимости от погодных условий конкретного года вылет имаго может начинаться и заканчиваться по-разному.

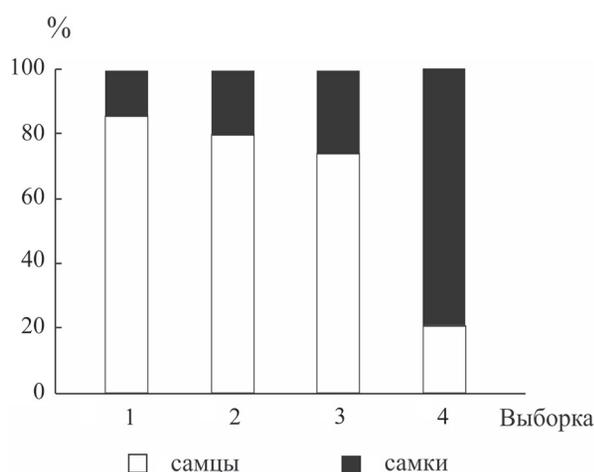


Рис. 3. Соотношение полов в выборках *C. arcania* с территории ЮУГПЗ. Нумерация выборок соответствует точкам сбора материала на карте (рис. 1)

Выборки из всех изученных местообитаний *C. arcania* были сделаны в течение третьей декады июня практически одновременно (с разницей в 1–3 дня), что позволило сравнить соотношение полов в данный момент времени. На всех горных участках численно преобладают самцы, тогда как в долине (окрестности дер. Реветь) существенно больше самок (рис. 3). Это означает, что в горах лёт генерации начался недавно, а в окрестностях дер. Реветь уже подходит к концу. Разная фенология вылета *C. arcania* в горных и долинном местообитаниях объясняется климатическими различиями: более поздний сход снежного покрова на горных лугах и сдвиг начала вегетационного периода, снижение суммы значений активной температуры и т.д. приводит к неодновременному появлению имаго на горных хребтах и в долинах.

Морфологическая изменчивость метрических и неметрических (фенетических) признаков *C. arcania*

Средние значения длины переднего и заднего крыльев, а также диаметров пятен крылового рисунка для выборок *C. arcania* с учетом пола приведены в таблице. Выборки самок с гор М. Ямантау и Арка мы не использовали из-за их небольшого объема при дальнейшей статистической обработке.

Изменчивость длины переднего крыла *C. arcania* из всех изученных местообитаний проиллюстрирована на рис. 4. Однофакторный дисперсионный анализ ($F = 3,88$; $df_1 = 3$, $df_2 = 304$; $p < 0,01$) показал наличие статистически значимых различий между выборками самцов из горных местообитаний и окрестностей дер. Реветь. Между выборками самок с горы Дунан-Сунган и

из окрестностей дер. Реветь различия по длине переднего крыла также оказались статистически значимыми ($t = 3,7$; $df = 114$; $p < 0,001$). Большие размеры имаго из долинной микропопуляции по сравнению с горными, вероятно, также обусловлены различиями по ряду климатических и связанных с ними биотических факторов. Относительно более раннее наступление вегетационного периода, а также большие его длительность и сумма значений эффективной температуры в долинах по сравнению с горными территориями позволяют гусеницам питаться и расти дольше, что в результате приводит к более крупным размерам имаго.

Для оценки значимости различий между выборками *C. arcania* по всему комплексу метрических признаков (длина переднего и заднего крыльев, диаметры всех глазчатых пятен крылового рисунка) использовали дискриминантный анализ. На основе рассчитанной матрицы расстояний Махаланобиса (D^2) методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) была построена дендрограмма, на которой четко обособлены два кластера: первый объединяет выборки самцов, второй – выборки самок (рис. 5). В данной статье мы не будем подробно обсуждать размерный половой диморфизм *C. arcania*, поскольку хорошо известно, что самки крупнее самцов и обладают более крупными пятнами крылового рисунка (Захарова, 2004, 2012).

Внутри кластера выборок самцов достаточно тесно сгруппированы выборки из горных место-

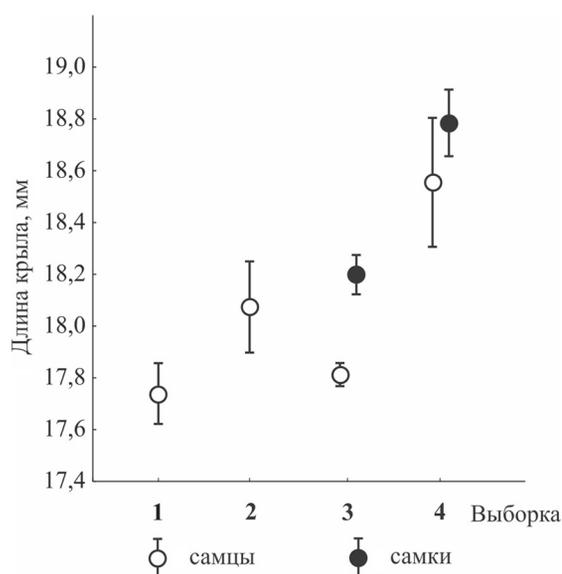


Рис. 4. Изменчивость длины переднего крыла *C. arcania* с территории ЮУГПЗ. Нумерация выборок соответствует точкам сбора материала на карте (рис. 1). Приведены средние значения с учетом величин стандартных ошибок

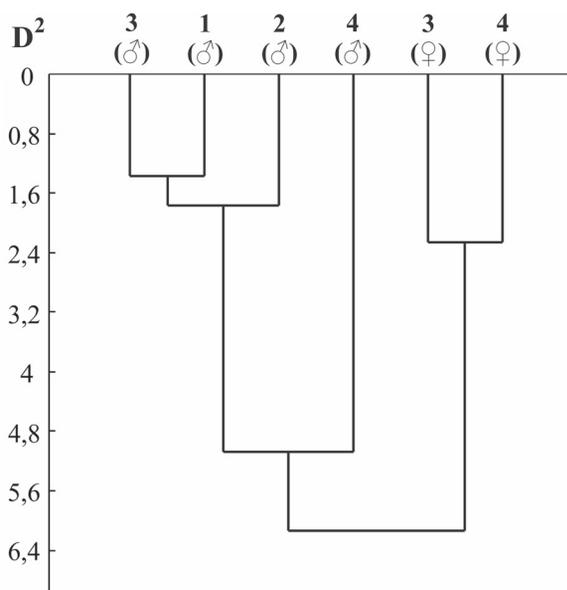


Рис. 5. Кластерный анализ (UPGMA) обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) между выборками самцов и самок *C. arcania* по комплексу метрических признаков (длина переднего и заднего крыльев, диаметры пятен крылового рисунка). Нумерация выборок соответствует точкам сбора материала на карте (рис. 1)

обитаний. При расчете значений D^2 и проверке с помощью F -критерия все попарные сравнения оказались значимы. Исключение составила пара выборок самцов с гор М. Ямантау и Арка ($D^2_{(М. Ямантау - Арка)} = 1,73$; $F = 1,42$; $p = 0,14$), что свидетельствует об их фенотипическом сходстве. Отметим, что обе эти выборки значительно отличаются от выборки с горы Дунан-Сунган ($D^2_{(М. Ямантау - Дунан-Сунган)} = 1,38$; $F = 3,14$; $p < 0,001$; $D^2_{(Арка - Дунан-Сунган)} = 1,80$; $F = 2,02$; $p < 0,05$).

Аналогичный результат был получен при сравнении частот встречаемости глазчатых пятен в крыловом рисунке самцов из разных местообитаний. Значения частот встречаемости (%) фенотипических признаков приведены в таблице. Фенетически сходны самцы с гор М. Ямантау и Арка ($\chi^2_{(М. Ямантау - Арка)} = 0,53$; $df = 6$; $p = 0,99$), в то время как самцы с горы Дунан-Сунган характеризуются фенетическим своеобразием

$$(\chi^2_{(М. Ямантау - Дунан-Сунган)} = 58,69; df = 6; p < 0,001;$$

$$\chi^2_{(Арка - Дунан-Сунган)} = 39,46; df = 6; p < 0,001).$$

Таким образом, на основании результатов анализа морфологических признаков крыльев мы предполагаем, что из обследованных нами трех горных местообитаний *C. arcania* с гор М. Яман-

тау и Арка могут быть отнесены к одной микропопуляции, а с горы Дунан-Сунган – к другой.

Наибольшие различия как по размерным, так и по фенетическим признакам по сравнению со всеми остальными обнаружены между выборкой самцов и самок из окрестностей дер. Реветь (рис. 5). *C. arcania*, обитающие в условиях долины, отличаются от горных имаго большими размерами и более крупными пятнами крылового рисунка, проявляющимися с большей частотой (таблица), что справедливо как для самцов, так и для самок.

Заключение

В условиях гористого ландшафта Южного Урала *C. arcania* заселяет различные типы открытых луговых сообществ: высокотравные, злаково-разнотравные, низкотравные при пастбищном использовании.

Исследования вида в четырех местообитаниях на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника показали, что на горных лугах имаго появляются позднее, чем в долинах и характеризуются более мелкими размерами. Как по метрическим признакам (длине переднего и заднего крыльев и диаметрам глазчатых пятен), так и по неметрическим (частотам встречаемости этих пятен в крыловом рисунке), наибольшим своеобразием обладают сенницы из долины р. М. Инзер в окрестностях дер. Реветь. Обитание в разных климатических и растительных условиях горных и долинных лугов обусловило формирование ряда морфологических особенностей крылового рисунка у *C. arcania*.

Анализ степени наблюдаемых различий и их статистической значимости позволяет сделать предположение, что из обследованных нами трех горных местообитаний *C. arcania* с гор М. Ямантау и Арка могут быть отнесены к одной микропопуляции, а с горы Дунан-Сунган – к другой. Обнаруженные фенотипические различия, вероятно, обусловлены мозаичным характером пригодных местообитаний и низкой миграторной способностью вида, препятствующей расселению и обмену генетическим материалом особей.

Благодарим наших коллег из ИЭРиЖ УрО РАН канд. биол. наук А.О. Шкурихина, канд. биол. наук Т.С. Ослину и Ю.М. Чибиряка за помощь в сборе энтомологического материала на территории ЮУГЗ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Ананина Т.Л. Адаптивная стратегия жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в высотном градиенте Баргузинского хребта (Северное Прибайкалье) // Изв. Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(3). С. 1077–1079 [Ananina T.L. Adaptivnaya strategiya zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v vysotnom gradiente Barguzinskogo khrebta (Severnoe Pribajkal'e) // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk. 2013. T. 15. № 3(3). S. 1077–1079].
- Балков В.А. Водные ресурсы Башкирии. Уфа, 1978. 173 с. [Balkov V.A. Vodnye resursy Bashkirii. Ufa, 1978. 173 s.].
- Горичев Ю.П. Природные особенности Южно-Уральского государственного природного заповедника // Тр. Южно-Уральского государственного природного заповедника. Вып. 1. Уфа, 2008. С. 13–56 [Gorichev Yu.P. Prirodnye osobennosti Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika // Trudy Yuzhno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika. Вып. 1. Ufa, 2008. S. 13–56].
- Горчаковский П.Л. Растительность и ботанико-географическое деление Башкирской АССР // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 5–13 [Gorchakovskij P.L. Rastitel'nost' i botaniko-geograficheskoe delenie Bashkirskoj ASSR // Opredelitel' vysshikh rastenij Bashkirskoj ASSR. M., 1988. S. 5–13].
- Захарова Е.Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3. Вып. 1. С. 59–65 [Zakharova E.Yu. Protandriya i izmenchivost' razmerov v populyatsiyakh monovoltinnykh vidov barkhatnits (Lepidoptera: Satyridae) // Evrazijskij entomologicheskij zhurnal. 2004. T. 3. Вып. 1. S. 59–65].
- Захарова Е.Ю. Фенотипическая изменчивость сеницы *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Satyridae) в естественных и антропогенно трансформированных местообитаниях Среднего и Южного Урала // Энтомологическое обозрение. 2012. Т. 91. № 2. С. 250–268 [Zakharova E.Yu. Fenotipicheskaya izmenchivost' sennitsy *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Satyridae) v estestvennykh i antropogenno transformirovannykh mestoobitaniyakh Srednego i Yuzhnogo Urala // Entomologicheskoe obozrenie. 2012. T. 91. № 2. S. 250–268].
- Кадильников И.П. Горный массив Яман-Тай // Вопросы физической географии. Уфа, 1975. С. 37–65 [Kadilnikov I.P. Gornyj massiv Yaman-Tau // Voprosy fizicheskoy geografii. Ufa, 1975. S. 37–65].
- Мигранов М.Г. Булавоусые чешуекрылые Южно-Уральского государственного природного заповедника // Тр. Южно-Уральского государственного природного заповедника. Вып. 1. Уфа, 2008. С. 142–150 [Migranov M.G. Bulavousye cheshuekrylye Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika // Tr. Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika. Вып. 1. Ufa, 2008. S. 142–150].
- Михайлов Ю.Е. Специфика горных фаун филофагов на примере жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Урала и гор Южной Сибири. Автореф. ... дис. докт. биол. наук. М., 2010. 40 с. [Mikhajlov Yu.E. Spetsifika gornyx faun filofagov na primere zhukov-listoedov (Coleoptera, Chrysomelidae) Urala i gor Yuzhnoj Sibiri. Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. M., 2010. 40 s.].
- Наблюдения явлений и процессов в природном комплексе Южно-Уральского государственного природного заповедника // Летопись природы. Книга XXV. 2014 год. Реветь, Рукопись. 2015. 166 с. [Nablyudeniya yavlenij i protsessov v prirodnom komplekse Yuzhno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika // Letopis' prirody. Kniga XXV. 2014 god. Revet', Rukopis'. 2015. 166 s.].
- Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / Под ред. Б.М. Миркина. Уфа, 2008. 516 с. [Flora i rastitel'nost' Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika / Pod red. B.M. Mirkina. Ufa, 2008. 516 s.].
- Физико-географическое районирование Башкирской АССР / Под ред. И.П. Кадильникова и др. Уфа, 1964. 210 с. [Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie Bashkirskoj ASSR / Pod red. I.P. Kadil'nikova i dr. Ufa, 1964. 210 s.].
- Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Голуб В.Б., Баишева Э.З. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан: Препринт. Уфа, 2004. 64 с. [Yamalov S.M., Martynenko V.B., Golub V.B., Baisheva E.Z. Prodromus rastitel'nykh soobshchestv Respubliki Bashkortostan: Preprint. Ufa, 2004. 64 s.].
- Ямалов С.М. Настоящие луга порядка Arrhenatheretalia R. Tx. 1931 в Республике Башкортостан // Растительность России. 2005. № 7. С. 97–111 [Yamalov S.M. Nastoyashchie luga poryadka Arrhenatheretalia R. Tx. 1931 v Respublike Bashkortostan // Rastitel'nost' Rossii. 2005. № 7. S. 97–111].
- Breuker C., Brakefield P., Gibbs M. The association between wing morphology and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae) // Eur. J. Entomol. 2007. Vol. 104. P. 445–452.
- Binzenhöfer B., Schröder B., Strauss B., Biedermann R., Settele J. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania* // Biol. Conservation. 2005. Vol. 126. P. 247–259.
- Konvička M., Beneš J., Čížek O., Kuras T., Klečková I. Has the currently warming climate affected populations of the mountain ringlet butterfly, *Erebia epiphron* (Lepidoptera: Nymphalidae), in low-elevation mountains? // Eur. J. Entomol. 2016. Vol. 113. P. 295–301.
- Hein S., Binzenhöfer B., Poethke H.-J., Biedermann R., Settele J., Schröder B. The generality of habitat suitability models: A practical test with two insect groups // Basic Appl. Ecol. 2007. № 8. P. 310–320.
- Mousson L., Néve G., Baguette M. Metapopulation structure and conservation of the cranberry fritillary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae) in Belgium // Biological Conservation. 1999. Vol. 87. P. 285–293.
- Wiklund C., Forsberg J. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // Oikos. 1991. Vol. 60. P. 373–381.

**PHENOTYPIC VARIABILITY AND LANDSCAPE-BIOTOPICAL
DIVERSIFICATION OF LOCAL POPULATIONS *COENONYMPHA
ARCANIA* (L.) (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) ON THE SOUTH URALS
MOUNTAINS**

*E. Yu. Zakharova*¹, *O. V. Jusupova*²

European species Pearly Heath *Coenonympha arcania* (L.) in the mountainous part of the Southern Urals inhabits the tall, grass-mixed grass and short grass open meadow mountain and valley areas, which due to the difficult terrain orography are isolated from each other. Investigations were carried out on the territory of the South Ural State Natural Reserve. Discovered phenological shift the start of flight period in mountainous habitats compared to the valley of Malyj Inzer river. The analysis of wing size and eyespots diameters variability allows to make the assumption that *C. arcania* from the mountains M. Yamantau and Arka and can be assigned to one local population and from the Dunan-Sungan – to another. The observed phenotypic differences caused by climatic factors of the low-elevation mountains, the mosaic nature of suitable habitats in fragmented landscape and low migratory capacity of the species, preventing its dispersal.

Key words: morphological variability, micropopulation, middle-mountains grass-mixed meadows, mountains territories, Southern Urals, *Coenonympha arcania*.

Acknowledgement. The work was supported by the UB RAS program “Live Nature” No. 12 (project 15-12-4-25) and the grant of the Russian Foundation for Fundamental Research № 16-04-01831a.

¹ Zakharova Elena Yurievna, evolutionary ecology laboratory of Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Division Russian Academy of Sciences (zakharova@ipae.uran.ru); ² Yusupova Oksana Vasljamovna, South Ural State Nature Reserve (yusupova_ov@mail.ru).

УДК 595.74

К ФАУНЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (НЕТЕРОПТЕРА) ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Н. Зиновьева¹, О.А. Полумордвинов²

В статье приведены 62 новых для Пензенской обл. вида полужесткокрылых насекомых из 52 родов и 15 семейств. Впервые опубликованы фаунистические материалы по семействам Stenocephalidae, Alydidae, Cydnidae и Acanthosomatidae. В фауне области преобладают виды с западно-центральнопалеарктическим распространением (32 %). В зональном аспекте преобладают полизональные виды (66 %). Составлен аннотированный список клопов с их ареалогической характеристикой и указанием новых для Пензенской обл. видов.

Ключевые слова: Heteroptera, полужесткокрылые, фауна, Пензенская область, новые для области виды, распространение.

Пензенская область до настоящего времени представляла собой «белое пятно» в отношении изученности фауны полужесткокрылых насекомых среди регионов европейской части России и Урала. Первые сведения о полужесткокрылых Пензенской губернии были приведены Н.Е. Сталем (1867) в статье, где он, не приводя конкретных видов, отмечает, что среди насекомых губернии встречаются «...множество родов клопов (*Cimex*), щитники (*Scutellaria*), травяные клопы (*Lygaeus*), древесные клопы (*Pentatoma*), скорпионницы водяные (*Nepa*), гладыши (*Notonecta*)...». В.П. Попов в работе по природным ресурсам и промыслам, приводит несколько видов клопов «наиболее встречающихся» в Пензенской губернии (Попов, 1901). При исследовании заповедных территорий области 6 видов наземных клопов было отмечено в начале XX в. (Спрыгин, 1923) и 22 вида – в конце (Ануфриев и др., 1999; Добролюбова, 1999). Список клопов Пензенской губернии значительно расширился после обработки сотрудниками коллекционных материалов Зоологического Музея Академии Наук (Бианки, Кириченко, 1923). Клопы-вредители сельского хозяйства перечислены в работах многих исследователей (Павлов, Прозорова, 1951; Пономарева, 1955; Нагорнов, 1969; Володькина, 1984; Рекомендации..., 2002). Гидробиологическим исследованиям водоемов Пензенской обл. посвящено немало работ, в которых авторы приводят сведения по водным клопам (Каменев, 1993,

2002; Стойко и др., 2004, 2012). Таким образом, имеющиеся в литературных источниках материалы отрывочны и не дают достаточно полного отображения состава фауны клопов области.

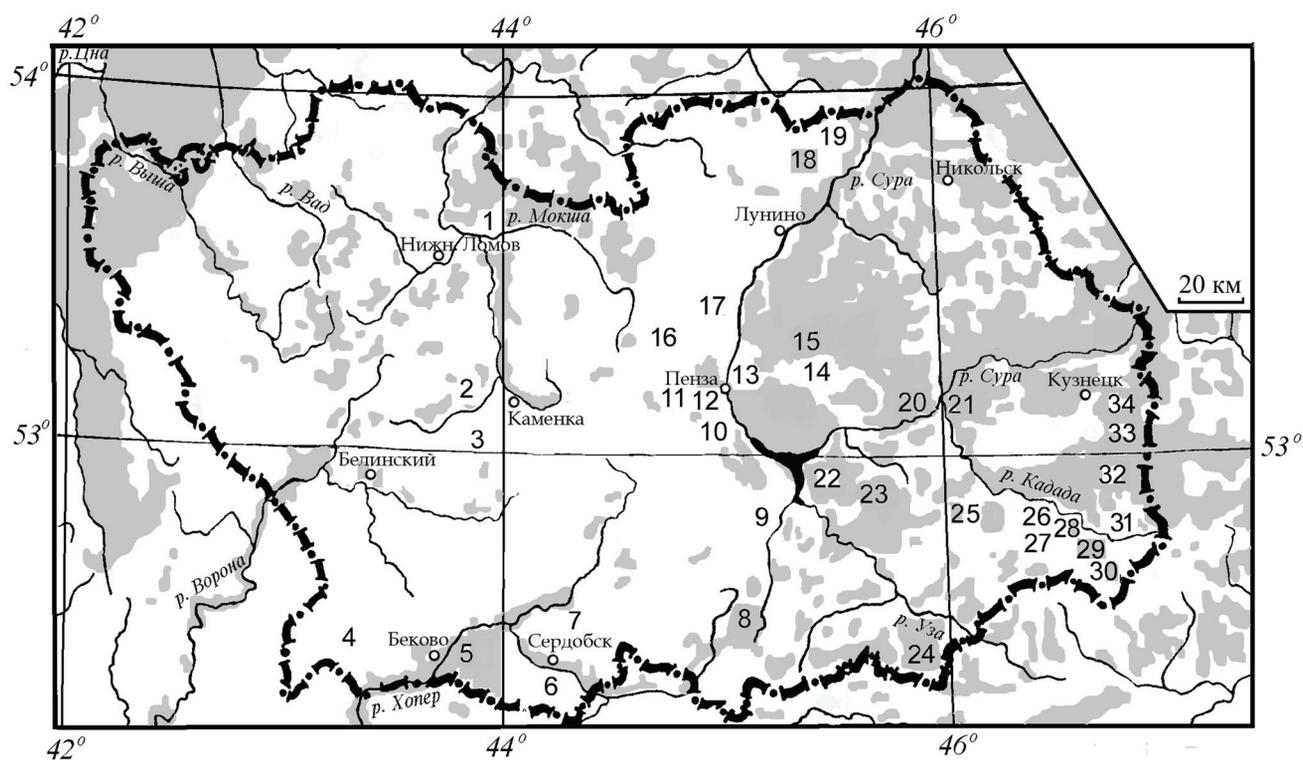
Район исследования

Пензенская обл. расположена в пределах умеренного географического пояса, в лесостепной зоне и традиционно относится к Среднему Поволжью. Площадь ее составляет 43,4 тыс. км². Географически территория разделяется на две части: восточную, расположенную на западном склоне центральной части Приволжской возвышенности, и западную, находящуюся в пределах Окско-Донской низменности. Абсолютные высоты колеблются от 150 до 330 м. Территория имеет равнинный рельеф, расчлененный густой сетью рек, балок и оврагов. Климат Пензенской обл. умеренно-континентальный. Естественная растительность сохранилась примерно на 1/3 площади. Лугово-лесные ландшафты севера и лесные северо-востока сменяются на юге лугово-степными. Для региона характерно соседство биогеоценозов южно-таежного и степного облика, распространяющихся вдоль Волги далеко за пределы соответствующих природных зон (Мильков, 1953; Курицын, Жаков, 1970).

Материал и методика исследований

Работа основана на материалах, собранных в населенных пунктах Пензенской обл. (рису-

¹ Зиновьева Аурика Николаевна – науч. сотр. лаборатории экологии наземных и почвенных беспозвоночных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, канд. биол. наук (aurika_z@mail.ru); ² Полумордвинов Олег Александрович – зав. зоологическим музеем, ст. лаборант кафедры зоологии и экологии факультета физико-математических и естественных наук Пензенского государственного университета (entomol-penza@yandex.ru).



Картограмма района исследования. Места сборов: 1 – дер. Кобыяки; 2 – дер. Новая Есинеевка; 3 – с. Максимовка; 4 – с. Варварино; 5 – с. Соколка; 6 – с. Байка (лев. берег р. Елшанка); 7 – с. Секретарка; 8 – с. Старое Славкино; 9 – Ивановская степь; а) ООПТ, б) пос. Кондоль; 10 – с. Ольшанка; 11 – дер. Александровка; 12 – г. Пенза; 13 – пос. Победа; 14 – с. Пазелки; 15 – с. Трофимовка; 16 – Большая Ендова; 17 – с. Чертково; 18 – с. Большой Вяс; 19 – дер. Белый Ключ; 20 – пос. Никоново; 21 – ст. Елюзань; 22 – Биостанция ПГУ; 23 – с. Новый Мачим; 24 – с. Белогорье; 25 – пос. Русский Камешкир; 26 – с. Октябрьское (лев. берег р. Ериклей); 27 – с. Сулеймановка; 28 – с. Старая Андреевка (степь Сосновый овраг); 29 – дер. Алёшкино; 30 – с. Мансуровка; 31 – с. Бикмурзино (степной склон Шура-Сиран); 32 – пос. Дворики (р. Каслей-Кадада); 33 – Шалкеев кордон; 34 – с. Ульяновка

нок). Для сбора материала использовали стандартные энтомологические методы: кошение сачком, ручной сбор с растений и поверхности почвы, разбор содержимого подстилки. Изучены также фонды Зоологического института РАН г. Санкт-Петербург) и энтомологическая коллекция кафедры зоологии и экологии Пензенского государственного университета (ПГУ). Всего просмотрено около 600 экз. клопов. Изученный материал хранится на кафедре зоологии и экологии ПГУ, часть материала передана в Зоологический институт РАН.

Результаты и их обсуждение

Аннотированный список видов

В списке приведены новые для области виды. После названия вида последовательно указаны место сбора (обозначено номером на карте), даты находок и характеристика ареала. Название вида, расположение в списке и данные по распространению приведены по каталогу полужесткокрылых Палеарктики (Catalogue..., 2013). Отсутствие указания на сборщика озна-

чает, что материал был собран О.А. Полумордвиновым.

Семейство GERRIDAE Leach, 1815

Aquarius paludum paludum (Fabricius, 1794)

Материал. 12, 8.09.1976, 1 ♀ (В.Г. Левкович); 12, 12.07.1977, 1 ♂ (В.Г. Левкович).

Распространение. Трансевразийский – Ориентальная область.

Семейство TINGIDAE Laporte, 1832

Catoplatys carthusianus (Goeze, 1778)

Материал. 6, 13.05.2013, 1 ♀; 26, 5.05.2012, 1 ♀.

Распространение. Западнопалеарктический.

Семейство NABIDAE A. Costa, 1853

Himacerus mirmicoides (O. Costa, 1834)

Материал. 19, 17.07.2009, 1 ♂; 31, 10.08.2008, 1 ♂; 33, 22.05.2014, 1 ♀.

Распространение. Западнопалеарктический.

Семейство REDUVIIDAE Latreille, 1807

Rhynocoris iracundus (Poda, 1761)

Материал. 5, 18.06.2011, 1 ♂.

Распространение. Евро-сибирско-центрально-азиатский. – Кашмир.

Семейство MIRIDAE Hahn, 1833

Deraeocoris ruber (Linnaeus, 1758)

Материал. 10, 26.06.2014, 1 ♂ (С.В. Шибаев); 13, 06.07.2013, 1 ♀; 31, 11.07.2013, 1 ♂; 33, 11.07.2005, 1 ♀, 15.07.2014, 3 ♀.

Распространение. Западнопалеарктический, завезен в Северную Америку и Бразилию.

Lygus gemellatus gemellatus (Herrich-Schaeffer, 1835)

Материал. 23, 17.07.2011, 1 ♂, 1 ♀ (Д.В. Поликанин).

Распространение. Транспалеарктический – Северная Индия, Непал, Пакистан.

Orthops kalmii (Linnaeus, 1758)

Материал. Нижне-Ломовский уезд, между Чембаром и Пензой, 23.06.1864, 2 ♂, 4 ♀ и окр. Пензы, 30.06.1864, 1 ♂, 6 ♀, (А.Л. Чекановский, колл. ЗИН РАН).

Распространение. Западно-центральнопалеарктический.

Notostira elongata (Geoffroy, 1785)

Материал. 16, 17.06.1864, 1 ♂ (А.Л. Чекановский, колл. ЗИН РАН); 26, 28.06.2009, 2 ♂, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический.

Strongylocoris leucosephalus (Linnaeus, 1758)

Материал. 29, 2.06.2012, 1 ♀.

Экология. Остепненный склон.

Распространение. Транспалеарктический.

Hoplomachus thunbergii (Fallén, 1807)

Материал. 1, 10.07.2011, 1 ♀.

Распространение. Евро-кавказский.

Plagiognathus fulvipennis (Kirschbaum, 1856)

Материал. 16, 14.07.2003, 1 ♂ (Т.Г. Стойко).

Распространение. Западно-евразиатский.

Семейство ARADIDAE Brullé, 1836

Aradus betulae (Linnaeus, 1758)

Материал. 21, 29.05.2009, 1 ♂, 1 ♀ (С.В. Шибаев); 33, 17.07.2014, 1 ♀.

Распространение. Трансевразиатский. – Пакистан.

Aradus lugubris Fallén, 1807

Материал. 31, 8.05.2012, 1 ♂.

Распространение. Голарктический.

Mezira tremulae tremulae (Germar, 1822)

Материал. 7, 31.05.2009, 1 ♂.

Распространение. Европейский.

Семейство LYGAEIDAE Schilling, 1829

Nysius senecionis senecionis (Schilling, 1829)

Материал. 27, 28.06.2009, 1 ♂; 33, 11.06.2009, 1 ♂ (С.В. Шибаев).

Распространение. Западно-центральнопалеарктический. – Тропическая Африка.

Kleidocerys resedae resedae (Panzer, 1797)

Материал. 6, 13.05.2013, 1 ♂; 24, 11.05.2009, 1 ♀.

Распространение. Транспалеарктический.

Ischnodemus sabuleti (Fallén, 1826)

Материал. 6, 12.05.2014, 1 ♂.

Распространение. Транспалеарктический.

Geocoris grylloides (Linnaeus, 1761)

Материал. 30, 24.07.2014, 1 ♀.

Распространение. Трансевразиатский.

Oxycarenus pallens (Herrich-Schaeffer, 1850)

Материал. 6, 12.05.2014, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический. – Индия, Судан.

Megalonotus dilatatus (Herrich-Schaeffer, 1840)

Материал. 4, 25.05.2014, 1 ♂.

Распространение. Евро-кавказский.

Megalonotus hirsutus Fieber, 1861

Материал. 17, 8.07.2014, 1 ♂.

Распространение. Евро-ленский.

Aellopus atratus (Goeze, 1778)

Материал. 28, 2.06.2012, 1 ♀; 31, 2.06.1999, 1 ♀ (Т.Г. Стойко), 14.08.2011, 3 ♀, 8.05.2012, 1 ♂ (Д.В. Поликанин).

Распространение. Западно-центральнопалеарктический.

Xanthochilus quadratus (Fabricius, 1798)

Материал. 6, 12.05.2014, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический.

Семейство STENOCEPHALIDAE Dallas, 1852

Dicranocephalus agilis (Scopoli, 1763)

Материал. 2, 21.08.2004, 1 ♂; 11, 15.06.2006, 1 ♀; 27, 28.06.2009, 1 ♀ (С.В. Шибаев); 28, 2.06.2012, 1 ♂; 31, 14.08.2011, 1 ♂.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический. – Неотропическая область.

Семейство RHOPALIDAE Amyot et Serville, 1843

Rhopalus maculatus (Fieber, 1837)

Материал. 2, 22.05.2014, 1 ♀.

Распространение. Трансевразиатский. – Вьетнам.

Rhopalus conspersus (Fieber, 1837)

Материал. 4, 15.05.2014, 1 ♀; 6, 12.05.2014, 1 ♂; 31, 8.05.2012, 1 ♀.

Распространение. Европа, Передняя Азия, горы Средней Азии, юг Сибири – Алтай, Иркутская обл. (Винокуров и др., 2010).

- Rhopalus subrufus* (Gmelin, 1790)
Материал. 19, 17.07.2009, 2 ♀.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.
- Stictopleurus punctatonervosus* (Goeze, 1778)
Материал. 8, 2.06.2009, 1 ♀; 13, 6.07.2013, 1 ♂ (Т.Г. Стойко); 27, 28.06.2009, 1 ♂.
Распространение. Транспалеарктический.
- Chorosoma schillingii* (Schilling, 1829)
Материал. 6, 18.06.2011, 1 ♂; 26, 28.06.2009, 20.08.2011, 11.07.2014, 3 ♂; 28, 2.06.2012, 1 ♂; 30, 23.07.2014, 1 ♀; 31, 10.08.2008, 14.08.2011, 2 ♂.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.
- Семейство ALYDIDAE Amyot et Serville, 1843
- Alydus calcaratus* (Linnaeus, 1758)
Материал. 6, 31.08.2011, 1 ♂; 15, 26.07.2006, 1 ♂; 16, 14.07.2003, 1 ♂ (Т.Г. Стойко); 18, 19.08.2007, 1 ♂; 19, 17.07.2009, 1 ♂; 26, 28.06.2009, 1 ♂.
Распространение. Голарктический.
- Megalotomus junceus* (Scopoli, 1763)
Материал. 20, 4.09.2002, 1 ♂.
Распространение. Трансевразиатский.
- Семейство COREIDAE Leach, 1815
- Bothrostethus annulipes* (Herrich-Schaeffer, 1835)
Материал. 33, 11.06.2009, 1 ♂ (С.В. Шибяев).
Распространение. Европейско-среднеазиатский.
- Ceraleptus gracilicornis* (Herrich-Schaeffer, 1835)
Материал. 2, 22.05.2014, 1 ♂.
Распространение. Западнопалеарктический.
- Coriomeris denticulatus* (Scopoli, 1763)
Материал. 6, 13.05.2013, 1 ♂.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.
- Coriomeris hirticornis* (Fabricius, 1794)
Материал. 26, 26.06.2011, 1 ♂.
Распространение. Западнопалеарктический.
- Coriomeris scabricornis scabricornis* (Panzer, 1805)
Материал. 28, 17.06.2012, 1 ♀.
Распространение. Трансевразиатский.
- Enoplops scapha* (Fabricius, 1794)
Материал. 6, 13.05.2013, 1 ♀; 34, 20.06.1975, 1 ♀ (А.В. Каретников).
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.
- Syromastus rhombeus* (Linnaeus, 1767)
Материал. 6, 13.05.2013, 1 ♂; 31, 12.05.2011, 1 ♂, 2 ♀.
- Распространение.** Западно-центральнопалеарктический.
- Gonocerus acuteangulatus* (Goeze, 1778)
Материал. 12, 29.05.1998, 1 ♀; 14, 9.05.2009, 1 ♂ (С.В. Шибяев); 26, 28.06.2009, 1 ♂, 1 ♀.
Распространение. Западно-евразиатский.
- Семейство CYDNIDAE Billberg, 1820
- Cydnus aterrimus* (Forster, 1771)
Материал. 3, 5.09.2011, 1 ♀; 22, 17.06.1999, 1 ♂ (Т.Г. Стойко).
Распространение. Западно-центральнопалеарктический, завезен в Южную Африку, Америку, Западную Индию.
- Canthophorus mixtus* Asanova, 1964
Материал. 6, 13.05.2013, 2 ♀; 17, 8.07.2014, 1 ♀.
Распространение. Евро-казахстанский степной.
- Legnotus picipes* (Fallén, 1807)
Материал. 4, 2.05.2012, 1 ♂; 6, 25.04.2012, 1 ♀; 9а, 24.06.2014, 1 ♀; 9б, 24.06.2014, 1 ♀.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.
- Sehirus luctuosus* Mulsant & Rey, 1866
Материал. 26, 11.07.2014, 1 ♀; 31, 8.05.2012, 1 ♂.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.
- Sehirus ovatus* (Herrich-Schaeffer, 1840)
Материал. 31, 8.05.2012, 2 ♂.
Распространение. Западно-евразиатский.
- Tritomegas bicolor* (Linnaeus, 1758)
Материал. 12, 3.06.2008, 1 ♀ (И.В. Пронина).
Распространение. Транспалеарктический.
- Семейство ACANTHOSOMATIDAE Signoret, 1864
- Acanthosoma haemorrhoidale* (Linnaeus, 1758)
Материал. 2, 21.08.2004, 1 ♀; 12, 3.07.1974, 1 ♂ (В.Г. Левкович); 12, 5.08.1979, 1 ♀, (А.В. Каретников) и 20.05.1989, 1 ♀ (Т.Г. Стойко).
Распространение. Европа, Закавказье, Турция, Иран, Центральный и Юго-Западный Китай. Граница между номинативным (*A. h. haemorrhoidale*) и азиатским (*A. h. angulatum*) подвидами проходит по Западной Сибири (Винокуров и др., 2010).
- Elasmotethus interstinctus* (Linnaeus, 1758)
Материал. 1, 10.07.2011, 1 ♂; 2, 29.05.2004, 1 ♂.
Распространение. Голарктический.
- Elasmucha ferrugata* (Fabricius, 1787)
Материал. 12, 6.07.1995, 1 ♂; 13, 18.07.2004, 1 ♀.

Распространение. Трансевразийский.
Elasmucha grisea grisea (Linnaeus, 1758)
Материал. 12, 6.07.1995, 1 ♂ (Т.Г. Стойко); 12, 14.07.1989, 1 ♂ (Т.Г. Стойко); 22, 19.07.2004, 1 ♀ (Т.Г. Стойко); 34, 30.08.1974, 1 ♀ (А.В. Каретников).
Распространение. Трансевразийский.
 Семейство SCUTELLERIDAE Leach, 1815
Odontotarsus purpureolineatus (Rossi, 1790)
Материал. 31, 14.08.2011, 1 ♀.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.
Phimodera humeralis (Dalman, 1823)
Материал. 25, 30.07.2011, 1 ♂; 26, 30.07.2011, 1 ♂; 32, 10.07.2010, 2 ♀.
Распространение. Евро-обский.
Psacasta exanthematica conspersa Germar, 1839
Материал. 31, 8.05.2012, 1 ♂.
Распространение. Восточноевропейско-среднеазиатский.
 Семейство PENTATOMIDAE Leach, 1815
Pinthaeus sanguinipes (Fabricius, 1781)
Материал. 22, 25.05.2000, 1 ♀ (Т.Г. Стойко).
Распространение. Трансевразийский с дизъюнкцией в Восточной Сибири (Винокуров и др., 2010).
Neottiglossa leporina (Herrich-Schaeffer, 1830)
Материал. 6, 12.05.2014, 1 ♀; 13, 18.05.2004, 1 ♂ (Т.Г. Стойко); 30, 24.07.2014, 1 ♀.
Распространение. Трансевразийский.
Codophila varia varia (Fabricius, 1787)
Материал. 31, 14.08.2011, 1 ♀.
Распространение. Западнопалеарктический.
Staria lunata (Hahn, 1835)
Материал. 31, 12.05.2011, 1 ♀.
Распространение. Западнопалеарктический.
Eysarcoris aeneus (Scopoli, 1763)
Материал. 96, 24.06.2014, 1 ♀.
Распространение. Транспалеарктический. – Индия.
Eysarcoris venustissimus (Schrank, 1776)
Материал. 12, 12.06.1990, 1 ♂ (Т.Г. Стойко).
Распространение. Западнопалеарктический.
Stagonotus atoenus (Brullé, 1832)
Материал. 6, 18.06.2011, 1 ♂; 10, 26.06.2014, 2 ♂; 28, 19.05.2012, 1 ♀.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический. – Индия.
Sciocoris macrocephalus Fieber, 1851
Материал. 4, 15.05.2014, 1 ♂; 16, 14.07.2003, 1 ♀.
Распространение. Западно-центральнопалеарктический.

Sciocoris cursitans (Fabricius, 1794)

Материал. 31, 8.05.2012, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический. – Пакистан.

Tholagmus flavolineatus (Fabricius, 1798)

Материал. 2, 11.07.1998, 1 ♀.

Распространение. Западно-центральнопалеарктический. – Пакистан.

Таким образом, впервые на территории Пензенской обл. обнаружено 62 вида клопов из 52 родов и 15 семейств, новыми являются семейства Stenocephalidae, Alydidae, Cydnidae и Acanthosomatidae. В таксономическом отношении преобладают Pentatomidae (10 видов), Lygaeidae (9), Coreidae (8), Miridae (7), Cydnidae (6), Rhopalidae (5), остальные семейства насчитывают один–четыре вида. С учетом данных литературы и наших исследований полужесткокрылые Пензенской обл. насчитывают около 160 видов из 26 семейств. Полученные сведения являются лишь предварительным результатом, в ходе дальнейших исследований следует ожидать обнаружения большего числа видов. Например, в соседней Тамбовской обл. известны 106 видов полужесткокрылых (Николаева, Самохин, 2009), в Мордовии – 250 видов (Николаева, Ручин, 2009), Воронежской и Самарской обл. – 508 и 549 видов соответственно (Кадастр..., 2005; Дюжаева, 2011). Фауна полужесткокрылых Пензенской обл. преимущественно представлена широкоареальными видами. Треть списка составляют виды с западно-центральнопалеарктическим ареалом (32%), меньше клопов отмечено в трансевразийской (16%), западнопалеарктической (13%), транспалеарктической (11%) и голарктической (5%) ареалогических группах, для четырех видов характерно европейско-сибирское распространение. Ареал *Rhynocoris iracundus*, охватывает территорию Европы, Сибири и Центральной Азии. Два вида (*Hoplomachus thunbergi* и *Megalonotus dilatatus*) встречаются в Европе и их ареалы простираются до Закавказья. Распространение *Canthophorus mixtus* ограничивается территориями Европы и Казахстана. Западно-евразийский ареал, охватывающий Европу (преимущественно южную и среднюю), европейскую часть России, Закавказье, Юго-Западную Азию, Казахстан и некоторые среднеазиатские республики, но не включающий северные районы Африки, характерен следующим видам: *Plagiognathus fulvipennis*, *Gonocerus acuteangulatus*, *Sehirus ovatus*. Также отмечены евразийский *Psacasta exanthematica conspersa*, европейско-средне-

азиатский *Bothrostethus annulipes*. В широтном отношении больше половины состава фауны клопов приходится на полизональные виды (66%). Эти широко распространенные клопы встречаются от таежных лесов умеренного пояса до тропиков и субтропиков. Бореально-суббореальное распространение характерно для 14 видов (23%). Клопов, обитающих в степях и проникающих в лесостепные участки немного: *Canthophorus mixtus*, *Psacasta exanthematica conspersa*, *Pinthaeus sanguinipes*, *Neottiglossa leporina*. Суббореально-субтропический ареал

отмечен для *Bothrostethus annulipes* и *Sehirus ovatus*. Европейский вид *Mezira tremulae* населяет бореальную зону умеренного пояса.

Благодарности. Авторы благодарят Д.А. Гапона (ЗИН РАН) за проверку определения сомнительных видов; Т.Г. Стойко, Л.А. Новикову, В.А. Чернышова (ПГУ), С.В. Шибаева, Д.В. Полиганина, И.В. Глебова (г. Пенза) – за помощь в сборе материала; С.В. Иванова (г. Кузнецк), М.Г. Щербакова (с. Бикмурзино) и Р.П. Васьковского (пос. Мокшан) за многолетнее разностороннее содействие в исследованиях.

Работа выполнена в рамках проекта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-00660-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Ануфриев Г.А., Бочаров С.В., Потанин Д.В. Об энтомофауне государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» // Труды Государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары, 1999. Т. 2. С. 8–14 [Anufriev G.A., Bocharov S.V., Potanin D.V. Ob entomofaune gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Privolzhskaya lesostep'" // Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika Prisurenskiy. Cheboksary, 1999. T. 2. S. 8–14]
- Бианки В.Л., Кириченко А.Н. Насекомые полужесткокрылые (Общие черты строения и определительные таблицы). Практическая энтомология. Руководство к практическим занятиям по энтомологии (курс высших учебных заведений). IV, М.-Пгп., 1923. LXXVI. 320 с. [Bianki V.L., Kirichenko A.N. Nasekomye poluzhestkokrylye (Obshchie cherty stroeniya i opredelitel'nye tablitsy). Prakticheskaya entomologiya. Rukovodstvo k prakticheskim zanyatiyam po entomologii (kurs vysshih uchebnykh zavedenij). IV, M.-Pgr., 1923. LXXVI. 320 s.]
- Винокуров Н.Н., Каныукова Е.В., Голуб В.Б. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск, 2010. 317 с. [Vinokurov N.N., Kanyukova E.V., Golub V.B. Katalog poluzhestkokrylykh nasekomykh (Heteroptera) Aziatskoj chasti Rossii. Novosibirsk, 2010. 317 s.]
- Володькина О.А. Показатели состояния деревьев в очагах подкорового соснового клопа // Научные труды Московского лесотехнического института. М., 1984. Вып. 156. С. 103–106 [Volod'kina O.A. Pokazateli sostoyaniya derev'ev v ochagakh podkorkovogo sosnovogo klora // Nauchnye trudy Moskovskogo lesotekhnicheskogo instituta. M., 1984. Vyp. 156. S. 103–106]
- Голуб В.Б., Драпалюк И.С. Отряд Heteroptera // Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области. Воронеж, 2005. С. 276–316 [Golub V.B., Drapolyuk I.S. Otryad Heteroptera // Kadastr bespozvonochnykh Voronezhskoj oblasti. Voronezh, 2005. S. 276–316]
- Добролюбова Т.В. Предварительные сведения по фауне насекомых заповедника «Приволжская лесостепь» // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 81–88. (Тр. государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь») [Dobrolyubova T.V. Predvaritel'nye svedeniya po faune nasekomykh zapovednika Privolzhskaya lesostep' // Biologicheskoe raznoobrazie i dinamika prirodnykh protsessov v zapovednike "Privolzhskaya lesostep'". Penza, 1999. Vyp. 1. S. 81–88. (Tr. gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Privolzhskaya lesostep'")]
- Дюжаева И.В. Итоги изучения полужесткокрылых насекомых (Insecta, Heteroptera) Средневолжского биосферного резервата // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. 2011. № 12. С. 25–30 [Dyuzaeva I.V. Itogi izucheniya poluzhestkokrylykh nasekomykh (Insecta, Heteroptera) Srednevolzhskogo biosfernogo rezervata // Vestnik Volzhskogo universiteta im. V.N. Tatischeva 2011. N 12. S. 25–30]
- Каменев А.Г. Макрозообентос // Биопродуктивность и биоиндикация водотоков правобережного Средневолжья. Саранск, 1993. 226 с. [Kamenev A.G. Makrozoobentos // Bioproduktivnost' i bioindikatsiya vodotokov pravoberezhnogo Srednevolzh'ya. Saransk, 1993. 226 s.]
- Каменев А.Г. Макрозообентос // Биопродуктивность и биоиндикация малых водотоков Междуречья Суры и Мокши. Саранск, 2002. 121 с. [Kamenev A.G. Makrozoobentos // Bioproduktivnost' i bioindikatsiya malykh vodotokov Mezhdurech'ya Sury i Mokshi. Saransk, 1993. 226 s.]
- Курицын И.И., Жаков С.И. Физико-географические районы // Природа Пензенской области. Пенза, 1970. С. 204–212 [Kuritsyn I.I., Zhakov S.I. Fiziko-geograficheskie rajony // Priroda Penzenskoj oblasti. Penza, 1970. S. 204–212]
- Мильков Ф.Н. Физико-географическое описание // Среднее Поволжье. М., 1953. 262 с. [Mil'kov F.N. Fiziko-geograficheskoe opisanie // Srednee Povolzh'e. M., 1953. 262 s.]
- Нагорнов К.И. Данные о распространении и численности вредной черепашки в Пензенской области // Вопросы географии Пензенской области. Вып. 2. Л., 1969. С. 117–119 [Nagornov K.I. Dannye o rasprostranenii i chislennosti vrednoj cherepashki v Penzenskoj oblasti. Vyp. 2. L., 1969. S. 117–119]
- Николаева А.М., Ручин А.Б. Новые виды полужесткокрылых (Insecta, Heteroptera) в фауне Республики Мордовия. Т. 22. Чебоксары, 2009.

- С. 7–10. (Тр. государственного природного заповедника «Присурский») [Nikolaeva A.M., Ruchin A.B. Novye vidy poluzhestkokrylykh (Insecta, Heteroptera) v faune Respubliki Mordoviya. Т. 22. Cheboksary, 2009. S. 7–10] Николаева А.М., Самохин Д.М. Дополнение к видовому составу полужесткокрылых насекомых (Insecta, Heteroptera) Воронинского заповедника // Биоразнообразие и роль особо охраняемых природных территорий в его сохранении: мат. международн. научн. конф. Тамбов, 2009. С. 165–166 [Nikolaeva A.M., Samokhin D.M. Dopolnenie k vidovomu sostavu poluzhestkokrylykh nasekomykh (Insecta, Heteroptera) Voroninskogo zapovednika // Bioraznoobrazie i rol' osobo okhranyaemykh prirodnykh territorij v ego sokhraneni: mat. Mezhdunarodn. nauchn. Konf. Tambov, 2009. S. 165–166]
- Павлов И.Ф., Прозорова К.П. Меры борьбы с вредителями сельского хозяйства. Пенза, 1951. 113 с. [Pavlov I.F., Prozorova K.P. Mery bor'by s vreditelyami sel'skogo khozaystva. Penza, 1951. 113 s.]
- Пономарева А.А. Членистоногие // Природа Пензенской области. Пенза, 1955. С. 428–452 [Ponomareva A.A. Chlenistonogie // Priroda Penzenskoj oblasti. Penza, 1955. S. 428–452]
- Попов В.П. Насекомые // Справочная книга Пензенской губернии на 1901 г. Т. II. Пенза, 1901. С. 39–41 [Popov V.P. Nasekomye // Spravochnaya kniga Penzenskoj gubernii na 1901 g. T. II. Penza, 1901. S. 39–41]
- Рекомендации по борьбе с вредителями, болезнями и сорной растительностью на посевах сельскохозяйственных культур и прогноз появления их на территории Пензенской области в 2002 году. Пенза, 2002. 59 с. [Rekomendatsii po bor'be s vreditelyami, bolesnyami i sornoj rastiel'nost'yu na posevakh selskokhozaystvennykh kultur i prognoz poyavleniya ikh na territorii Penzenskoj oblasti v 2002 godu. Penza, 2002. 59 s.]
- Спрыгин И.И. Некоторые сведения о фауне степи около д. Поперечной // Материалы к описанию степи около д. Поперечной Пензенского уезда и заповедного участка на ней. Вып. 1. Пенза, 1923. С. 43–45 [Sprygina I.I. Nekotorye svedeniya o faune stepi okolo d. Poperechnoj Penzenskogo uезда i zapovednogo uchastka na nej. Vyp. 1. Penza, 1923. S. 43–45]
- Сталь Н.Е. Беспозвоночные животные // Материалы для географии и статистики России. Пензенская губерния. Часть I. СПб., 1867. С. 295 [Stal' N.E. Bespozvonochnye zhivotnye // Materialy dlya geografii i statistiki Rossii. Penzenskaya guberniya. Chast' I. SPb., 1867. S. 295]
- Стойко Т.Г., Мазей Ю.А., Леонтьев А.В. Фауна гидробионтов озера Круглое (Мертвое) // Экологические проблемы наследия «холодной войны» и пути их преодоления: Материалы международной научной конференции (Пенза, 13–17 июня 2003 г.). Пенза, 2004. С. 75–79 [Stojko T.G., Mazej Yu.A., Leont'ev A.V. Fauna gidrobiontov ozera Krugloe (Mertvoe) // Ekologicheskie problemy naslediya "kholodnoj vojny" i puti ikh preodoleniya: Materialy mezhdunarodnoj nauchnoj konferentsii (Penza, 13–17 iyunya 2003 g.). Penza, 2004. S. 75–79]
- Стойко Т.Г., Пашкова Г.Ф., Ильин И.В., Мазей Ю.А. Гидробионты малых рек в окрестностях города Пензы // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2012. Вып. 29. С. 165–172 [Stojko T.G., Pashkova G.F., Il'in I.V., Mazej Yu.A. Gidrobionty malykh rek v okrestnostyakh goroda Penzy // Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V.G. Belinskogo. 2012. Vyp. 29. S. 165–172]
- Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region (B. Aukema, Chr. Rieger, W. Rabitsch eds.). Amsterdam, 2013. Vol. 6. 629 pp.

Поступила в редакцию / Received 11.05.2016
Принята к публикации / Accepted 30.01.2017

TO THE FAUNA OF TRUE BUGS (HETEROPTERA) OF THE PENZA REGION (RUSSIA)

A.N. Zinovyeva¹, O.A. Polumordvinov²

Data on heteropteran fauna of the Penza Region (Russia) is provided on original material. The records of 62 species from 52 genera and 15 families, data on Stenocephalidae, Alydidae, Cydnidae and Acanthosomatidae are given for the first time. Species with west-central-palaearctic distribution are dominated (32%). Polyzonal species (66 %) prevail in the zonal aspect. Annotated list with new species for the Penza Region with arealogical distribution for each species is given.

Key words: Heteroptera, true bugs, fauna, Penza Region, species new for region, distribution.

Acknowledgement. This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant 13-04-00660-a).

¹ Zinovyeva Aurika Nikolaevna, laboratory invertebrate ecology, Institute of Biology Komi Scientific Center Ural Branch of Russian Academy of Sciences (aurika_z@mail.ru); ² Polumordvinov Oleg Aleksandrovich, Zoological museum, department of Zoology and ecology, faculty of Physico-mathematical and natural sciences, Penza state university (entomol-penza@yandex.ru).

УДК 574.587(262.5)

МАКРОЗООБЕНТОС БИОТОПОВ ЗОНЫ ПСЕВДОЛИТОРАЛИ БУХТЫ КАЗАЧЬЯ (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)

В. Г. Копий¹, Л.В. Бондаренко², И.Н. Аннинская³

Приведены данные о развитии макрозообентоса биотопов зоны псевдолиторали в бухте Казачья. Зарегистрирован макрозообентос, относящийся к классам Polychaeta, Mollusca, Crustacea, Oligochaeta, Nemertina и Turbellaria. Доминирующие виды в зоне заплеска – полихеты *Saccocirrus papillocercus* и ракообразные *Orchestia gammarella*. Наибольшим видовым богатством и высокими показателями численности характеризуется биотоп ракуши. Наименьшие количественные показатели свойственны животным, обнаруженным в районе, расположенном выше уреза воды, наибольшие – ниже уреза воды.

Ключевые слова: псевдолитораль, макрозообентос, биотоп.

Бухта Казачья является западной частью Двойной бухты, расположенной в северо-восточной части мыса Херсонес. Это акватория полузамкнутого эстуарного типа с малой изрезанностью береговой линии (Копий, Заика, 2009; Справочник по климату..., 1969).

Бухта считается наиболее чистой и служит фоном для других бухт Севастополя. В условиях полузамкнутой акватории способность к биологической очистке здесь весьма ограничена. Поэтому при использовании ресурсов бухты должны соблюдаться условия по охране ее чистоты (Михайлова, Беляева, 2005).

Существенное влияние на состояние биоты района заплеска оказывает рекреационная нагрузка в связи с возведением и вводом в эксплуатацию коттеджей на берегу бухты, а также использованием прибрежной территории для проведения военных учений.

Цель данной работы – исследование качественного состава и количественных показателей макрозообентоса разных биотопов зоны псевдолиторали бухты Казачья.

Материал и методика

Отбор проб осуществляли в летний период 2007 г. в зоне псевдолиторали бухты Казачья с использованием в двух повторностях ручного дночерпателя площадью захвата 0,04 м². Материал фиксировали 4%-м раствором формалина. На

каждом из трех участков пробы отбирали в трех точках: в зоне уреза воды, ниже и выше уреза воды (рис. 1).

Урезом воды мы считали среднюю линию между верхним и нижним краями заплеска. Расстояние между смежными точками составляло 50 см (Копий, Заика, 2009).

В лаборатории грунт промывали через сито с диаметром ячеек 0,5 мм и просматривали под биноклем, затем макрозообентос распределяли по группам и идентифицировали до вида полихет, ракообразных и моллюсков.

Гранулометрический анализ проводили с помощью системы сит, каждую фракцию грунта взвешивали, а затем рассчитывали процент содержания фракции в пробе (Петелин, 1967).

Результаты

Районы отбора проб в наших исследованиях различались по гранулометрическому составу, грунт представлен разными фракциями: гравий, песок и ил (табл. 1).

Первый разрез располагался в кутовой части бухты. Это мелководный участок, для которого характерен подъем температуры воды в летнее время до высоких показателей (30 °С) и незначительное волновое воздействие. Донные осадки этого района на участке уреза и ниже уреза воды представлены гравием с примесью песка и ила, а на участке выше уреза воды преобладают гравий

¹ Копий Вера Георгиевна – науч. сотр. Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, канд. биол. наук (verakopiy@gmail.com); ² Бондаренко Людмила Васильевна – мл. науч. сотр. Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН (bondarenko.luda@gmail.com); ³ Аннинская Ирина Николаевна – вед. инженер Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН (irinaanninskaya@mail.ru).

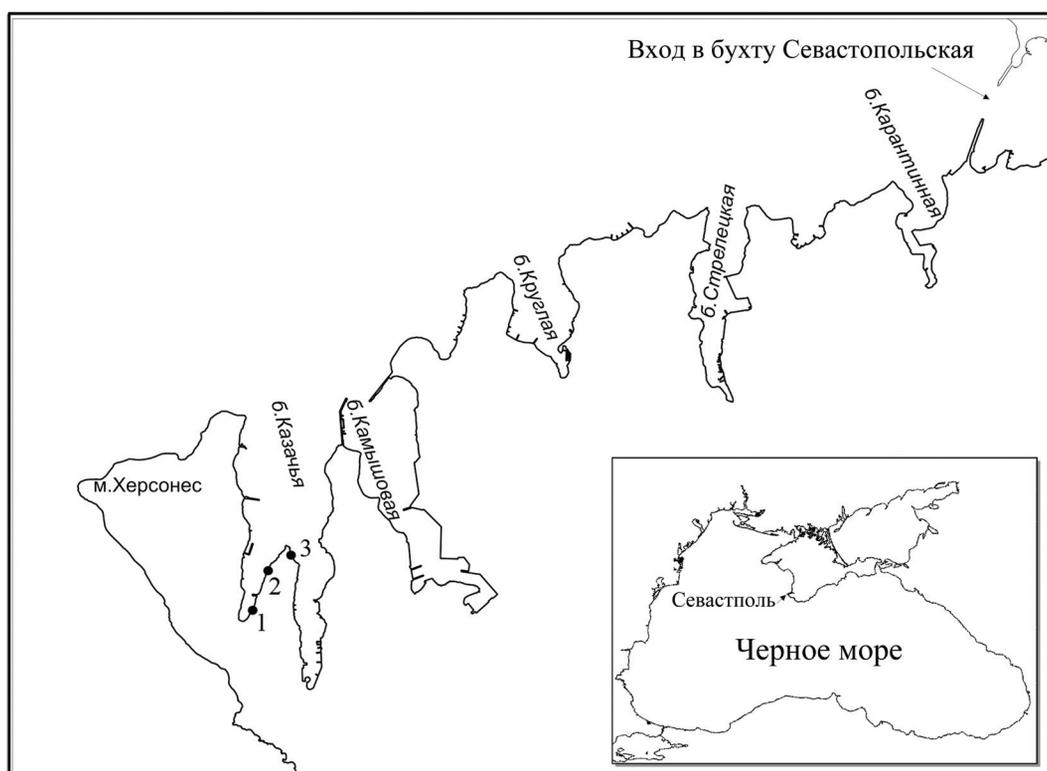


Рис. 1. Картограмма районов исследования

с песком. Отмечены выбросы водорослей и бытовой мусор.

Второй разрез располагался в западном рукаве бухты на небольшом пляже, ширина которого колебалась от 2 до 3 м. Гранулометрический анализ показал, что для участка ниже уреза воды характерен крупный, средний и мелкий гравий, крупный и средний песок, для уреза воды – крупный,

мелкий гравий и песок. Выше уреза воды отмечен высокий процент (53,6%) содержания среднего гравия. Для всех участков характерно наличие значительного количества битой ракушки.

Третий разрез располагался в восточном рукаве, ближе к выходу из бухты. Этот участок подвергается воздействию волн в большей степени, чем остальные. Здесь расположен небольшой

Таблица 1

Гранулометрический состав донных осадков в бухте Казачья (зона псевдолиторали)

Фракции (мм)	Доля данной фракции (%) от общего веса всех фракций								
	I разрез			II разрез			III разрез		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Гравий крупный (> 5)	6,4	32,7	30,2	10,6	38,4	–	3,2	12,8	67,2
Гравий средний (3–5)	10,6	8,5	16,2	14,2	7,2	53,6	23,3	0,4	12,3
Гравий мелкий (1–3)	28,2	26,5	27,3	31,5	26	28,4	69,6	3,6	19,3
Песок крупный (0,5–1)	16,2	15,9	16,3	23,3	23,9	15,1	3,5	72,6	0,9
Песок средний (0,25–0,5)	21,2	8,4	7,3	17,6	4,4	2,4	0,4	10,6	0,3
Песок мелкий (0,1–0,25)	10,3	2,5	1,5	2,7	0,1	0,5	–	–	–
Ил (<0,25)	7,1	5,5	1,2	–	–	–	–	–	–

Примечание. 1 – ниже уреза воды, 2 – урез воды, 3 – выше уреза воды.

пляж, представляющий собой террасу из прочного материала, на которую намывается песок. Во время шторма песок почти полностью смывается, но затем снова восстанавливается. Для этого разреза на участке ниже уреза воды характерен мелкий гравий, на участках уреза – крупный песок, а выше уреза – крупный гравий.

В исследуемой зоне идентифицирован макрозообентос, относящийся к разным таксономическим категориям: Polychaeta, Mollusca, Crustacea, Oligochaeta, Turbellaria и Nemertini.

Средние значения численности и биомассы представителей бентосного сообщества рыхлых грунтов зоны заплеска бухты Казачья варьируют в пределах от 8260 до 21 экз./м² и от 24,5 до 0,013 г/м² соответственно (рис. 2).

Макрозообентос биотопа песка и ила (I разрез) представлен четырьмя видами полихет и моллюсков, двумя видами ракообразных, немертинами и олигохетами. По численности доминируют олигохеты (67%), по биомассе – моллюски (99%).

На долю полихет приходится 8% от общей численности обитающих в данном районе представителей макрозообентоса. Основной вклад в данный показатель вносит *Capitella capitata*, средняя численность и биомасса которого достигают соответственно 213 экз./м² и 0,0833 г/м². Этот вид полихет считается космополитическим, обитающим в прибрежных морских зонах и устьях рек. *C. capitata* может достигать длины 10 см, но чаще всего встречаются экземпляры длиной

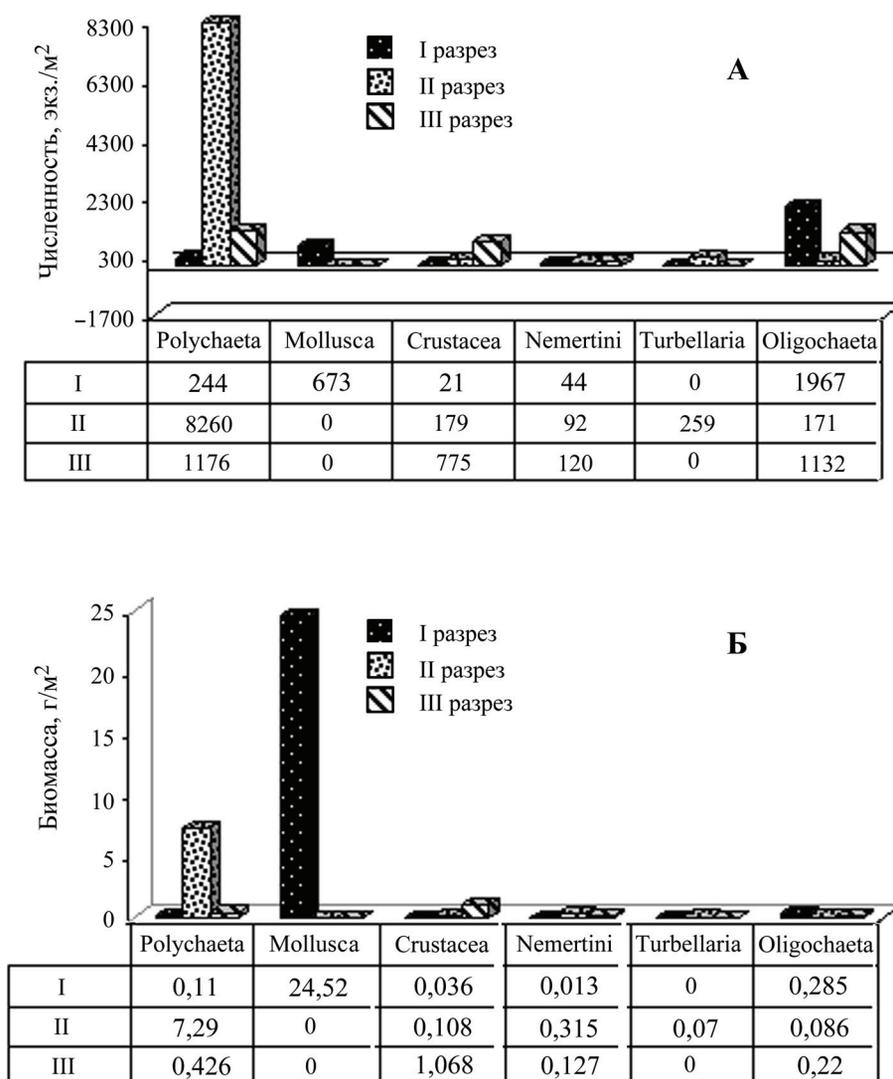


Рис. 2. Численность (А) и биомасса (Б) представителей макрозообентоса в бухте Казачья

около 2 см. Это эвригалинный вид и может переносить колебания солености от 41,5‰ до уровня почти пресной воды. Относится к группе грунтоедов-глоталыщиков, в лабораторных условиях они хорошо утилизируют детрит растительного происхождения (Виноградов, 1949; Киселева, 2004; Grassle, Grassle, 1976; Tenore, 1975, 1977; Tenore, Chesney, 1985).

Среди моллюсков по численности доминирует *Hydrobia acuta* (318 экз./м²). В Черном и Азовском морях этот вид обитает от уреза воды до глубины 11–20 м среди водорослей и морских трав, на каменистых и заиленных грунтах. В огромных количествах он встречается в кутювых частях бухт, где ил подходит к самому урезу воды. Это моноциклический, эвригалинный и эвритермный вид, который очень устойчив к недостатку кислорода и даже способен жить в условиях загнивания. *H. acuta* – детритоядный вид, питается разлагающимися остатками в выбросах zostеры (Голиков, Старобогатов, 1972; Чухчин, 1984). По биомассе доминирует *Cerastoderma glaucum* (21,2 г/м²). Представители этого рода являются типичными фильтраторами. В Черном море кардиумы являются характерными формами биоценозов песка и ракушечника, но встречаются и на илистом дне. Кардииды отличаются эвригалинностью, поэтому переносят значительное опреснение и осолонение. Некоторые представители рода *Cardium* способны переносить кратковременный дефицит кислорода, но большинство видов предпочитают хорошо аэрируемые воды (Справочник по экологии..., 1966).

Были зарегистрированы также два вида амфипод с низкими показателями численности и биомассы. *Monocorophium acherusicum* – обитатель песчаных грунтов прибрежной зоны, в Черном море впервые найден Н.М. Милославской в 30-е годы прошлого столетия. *Orchestia gammarella* – амфибионт, населяет супралиторальную зону, обитает в верхней зоне заплеска и выше на галечных и песчаных пляжах, под камнями и в выбросах водорослей. Избегает погружения в воду, но предпочитает увлажненный субстрат, является типичным фитофагом (Грезе, 1985).

Макрозообентос биотопа ракуши (II разрез) в бухте Казачья представлен полихетами (6 видов) и ракообразными (8 видов), отмечены также турбеллярии, олигохеты и немертины. По численности и биомассе доминируют полихеты, на их долю приходится 92% численности и 93% биомассы обнаруженных здесь бентосных организмов.

Среди полихет доминирует *Saccocirrus papillocercus*, средняя численность которого достигает 8040 экз./м² при биомассе 7,1957 г/м². Данный вид обитает в зоне псевдолиторали на грунтах с крупнозернистым песком. В наших пробах он встречался в бухте Казачья в течение всего года и на всех точках (Киселева, 2004; Копий, Заика, 2009).

На этом же участке обнаружена и полихета *Microphthalmus fragilis*, численность которой достигала 167 экз./м², а биомасса – 0,031 г/м². Этот вид описан Бобрецким (1872), но в списке Якубовой (1930) отсутствует. Обитает на песчаном грунте и под камнями в прибойной зоне на глубине 0,5–1 м. В Севастопольской бухте отмечен у самого берега под камнями, в сообществе с *S. papillocercus*, *C. capitata*, *Polygordius neapolitanus ponticus* Salensky, 1882. В районе Карадага встречается в литоральной зоне не глубже 0,5 м в грунте между прибрежными камнями, причем не часто и в небольшом количестве (Киселева, 2004).

Вклад Malacostraca в общую численность и биомассу на исследуемом участке не велик и составляет всего 2 и 1% соответственно. Среди ракообразных по численности доминирует *O. gammarella* (77 экз./м²), а по биомассе *Eurydice pontica* (0,047 г/м²) – нектобентический псаммофильный вид, обитающий обычно в зоне заплеска и питающийся водорослями и бактериями обрастания.

В бухте Казачья только на данном участке были обнаружены Turbellaria, средняя численность и биомасса которых составили 259 экз./м² и 0,0688 г/м² соответственно.

Макрозообентос биотопа песка (III разрез) представлен полихетами (7 видов) и ракообразными (5 видов), отмечены также олигохеты и немертины. Доля полихет и олигохет почти одинакова – 37 и 35% численности обнаруженных здесь бентосных организмов, соответственно. По биомассе доминируют ракообразные, на их долю приходится 58% от общей биомассы макрозообентоса, основной вклад в формирование данного показателя вносит *O. gammarella* (729 экз./м², 0,5 г/м²).

На исследуемом участке по численности доминируют два вида полихет – *Protodorvillea kefersteini* и *M. fragilis*, (490 и 465 экз./м² соответственно), основной вклад в формирование биомассы вносит *C. capitata* (0,1625 г/м²).

Нами обнаружен также *Namanereis pontica*, который в течение длительного времени не был зарегистрирован вдоль крымского побережья

(Копий, 2010). Его отсутствие связывали с загрязнением прибрежных участков (Киселева, 2004). Следует отметить, что и горизонтальное распределение представителей макрозообентоса в псевдолиторали неравномерно (рис. 3).

Выявлено, что в пробах, взятых из акватории бухты в районе I и III разрезов, наибольший показатель численности макрозообентоса отмечен на урезе воды. Тогда как численность бентосных организмов в биотопе ракуши наиболее высока на участке выше уреза воды и превышает данный показатель на урезе воды в 8 раз, а ниже уреза – в 17 раз.

Распределение биомассы макрозообентоса на трех разрезах так же различно. Выявлено, что наибольший показатель биомассы отмечен у животных, обнаруженных в пробах грунта I разреза. Высокий показатель биомассы на участке ниже уреза воды (80%) связан с наличием здесь моллюсков. Самая низкая биомасса макрозообентоса зарегистрирована в биотопе песка (III разрез).

Наименьшие количественные показатели свойственны большинству видов бентосных организ-

мов, обнаруженных выше уреза воды (табл. 2). Однако, численность и биомасса *S. papillocercus* и *Nemertini* на порядок выше, чем на участках ниже и на урезе воды. *Medicorophium runcicorne* и эвригалинный прибрежный вид *Jaera nordmanni* зарегистрированы только на участке выше уреза воды.

В зоне уреза воды по количественным показателям доминируют *P. kefersteini* (433 экз./м²; 0,09 г/м²), *M. fragilis* (465 экз./м²; 0,11 г/м²), *A. ovata* (108 экз./м²; 0,1 г/м²), *Oligochaeta* (2713 экз./м²; 0,4 г/м²). На этом участке зарегистрированы представители рода *Eurydice*.

В зоне ниже уреза воды обитают многие виды полихет и ракообразных. Следует отметить, что полихеты *E. longissima*, *S. filicornis* и амфипода *M. acherusicum* были встречены только на данном участке.

Таким образом, в районе заплеска бухты Казачья идентифицированы 10 видов ракообразных, 10 видов полихет и 4 вида моллюсков. Также был зарегистрирован макрозообентос, относящийся к разным таксономическим категориям:

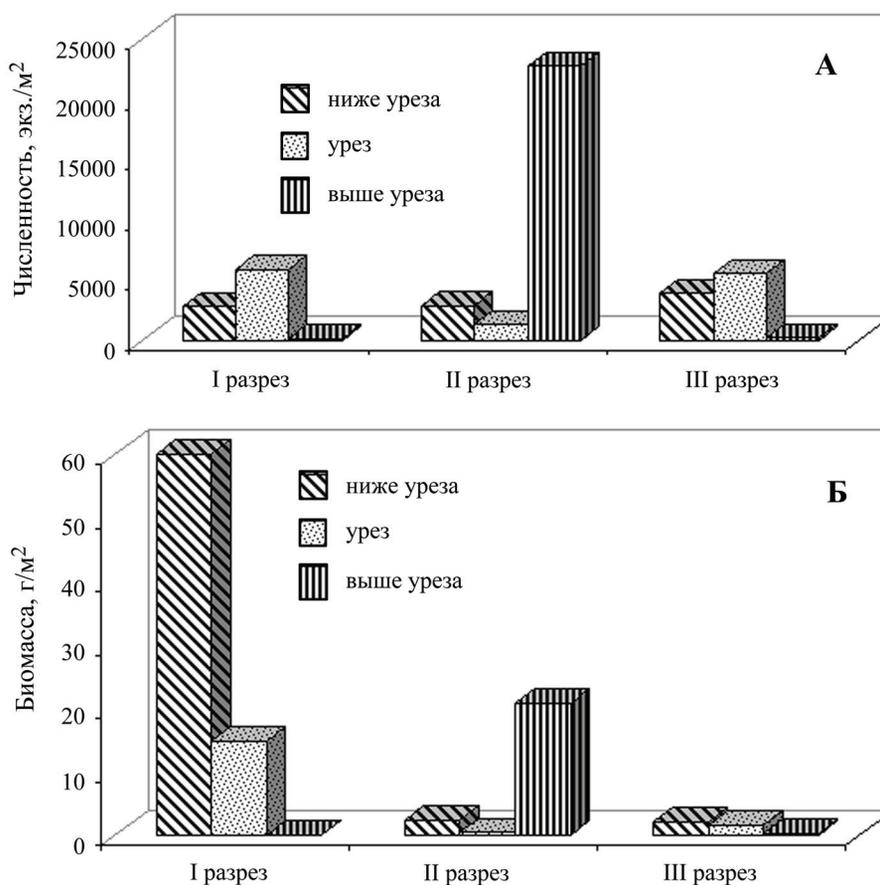


Рис. 3. Численность (А) и биомасса (Б) представителей макрозообентоса по горизонтам псевдолиторали в различных биотопах бухты Казачья

Т а б л и ц а 2

Значения численности (N, экз./м²) и биомассы (B, г/м²) представителей макрозообентоса зоны псевдолиторали бухты Казачья

Таксон	Ниже уреза		На урезе		Выше уреза	
	N	B	N	B	N	B
Polychaeta	–	–	–	–	–	–
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	232	0,129	109	0,119	0	0
<i>Eunereis longissima</i> Johnston, 1840	13	0,006	0	0	0	0
<i>Microphthalmus fragilis</i> Bobretzky, 1872	105	0,031	465	0,111	63	0,015
<i>Namanereis pontica</i> (Bobretzky, 1872)	54	0,015	0	0	17	0,004
Nereidae g.sp	9	0,017	0	0	0	0
<i>Pisione remota</i> (Southern, 1914)	2	0,008	6	0,006	11	0,033
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	61	0,019	433	0,088	4	0,002
<i>Saccocirrus papillocercus</i> Bobretzky, 1872	777	0,717	52	0,008	7233	6,492
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparede, 1863)	9	0,004	33	0,007	0	0
<i>Spio filicornis</i> (Muller, 1776)	6	0,002	0	0	0	0
Mollusca	–	–	–	–	–	–
<i>Abra ovata</i> (Philippi, 1836)	77	0,199	108	0,097	0	0
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Poiret, 1789)	94	17,12	51	4,08	0	0
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	287	0,783	32	0,095	0	0
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	8	1,72	17	0,418	0	0
Crustacea	–	–	–	–	–	–
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	4	0,002	0	0	0	0
<i>Medicorophium runcicorne</i> (Della Valle, 1893)	0	0	0	0	6	0,001
<i>Echinogammarus</i> sp.	2	0,0004	2	0,002	0	0
<i>Eurydice dollfusi</i> Monod, 1930	0	0	6	0,011	0	0
<i>Eurydice pontica</i> (Czerniavsky, 1868)	2	0,0006	29	0,047	0	0
<i>Iphinoe tenella</i> Sars, 1878	0	0	0	0	17	0,005
<i>Jaera (Jaera) nordmanni</i> (Rathke, 1837)	0	0	0	0	31	0,088
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	21	0,007	2	0,0002	0	0
<i>Orchestia gammarella</i> (Pallas, 1766)	754	0,526	15	0,019	54	0,025
<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)	8	0,505	4	0,001	0	0
Oligochaeta	515	0,115	2713	0,406	42	0,03
Turbellaria	88	0,021	96	0,019	88	0,035
Nemertini	67	0,060	58	0,069	132	0,325

Oligochaeta, Nemertini и Turbellaria. Доминирующими видами в зоне заплеска являются полихеты *S. papillocercus* и ракообразные *O. gammarella*.

Наибольшим видовым богатством и высокими показателями численности характеризуется биотоп ракуши (II разрез). Основной вклад в формирование этого показателя на данном участке вносят полихеты. Относительно высокий показатель

биомассы отмечен в пробах, взятых на I разрезе (песок, ил). Формируют его моллюски.

Анализ горизонтального распределения представителей макрозообентоса показал, что наименьшие количественные показатели свойственны животным, обнаруженным в районе, расположенном выше уреза воды, наибольшие – ниже уреза воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бобрецкий Н. В. *Saccocirrus papillocercus* n. gen. et sp. – тип нового семейства аннелид. Сравнительно-анатомический очерк // Зап. Киевского о-ва естествоиспыт. Киев, 1872. Т. 2. Вып. 2. С. 21–259 [Bobreckij N.V. *Saccocirrus papillocercus* n. gen. et sp. – tip novogo semejstva annelid. Sravnitel'no-anatomicheskij ocherk // Zap. Kievskogo o-va estestvoispyt. Kiev, 1872. T. 2. Vyp. 2. S. 21–259].
- Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Черного моря // Тр. Карадагск. биостанции. 1949. Вып. 8. С. 18–56 [Vinogradov K.A. K faune kolchatykh chervej (Polychaeta) Chernogo morya // Tr. Karadagskoj biostantsii. 1949. Vyp. 8. S. 18–56].
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Брюхоногие моллюски // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. Киев, 1972. С. 65–66. [Golikov A.N., Starobogatov Ya.I. Bryukhonogie mollyuski // Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morej. T. 3. Kiev, 1972. S. 65–66].
- Грезе И. И. Высшие ракообразные. Бокоплавы. // Фауна Украины. Т. 26. Вып. 5. Киев, 1985. 172 с. [Greze I.I. Vysshie rakoobraznye. Vokoplavy // Fauna Ukrainy. T. 26. Vyp. 5. Kiev, 1985. 172 s.].
- Киселева М. И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты, 2004. 409 с. [Kiselyova M.I. Mnogoshchetinkovye chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morej. Apatity, 2004. 409 s.].
- Копий В. Г. Годичная динамика численности популяции полихеты *Namanereis pontica* (Nereidae) в зоне псевдолиторали бухты Казачья (Севастополь, Черное море) // Биоразнообразии и устойчивое развитие: междунар. науч.-практ. конф. Крым, Симферополь, 19–22 мая 2010 года. Симферополь, 2010. С. 56–58. [Kopij V.G. Godichnaya dinamika chislennosti populyatsii polichety *Namanereis pontica* (Nereidae) v zone psevdolitorali bukhty Kazach'ya (Sevastopol, Chernoe more) // Bioraznoobrazie i ustojchivoe razvitie: mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Krum, Simferopol', 19–22 maya 2010 goda. Simferopol', 2010. S. 56–58].
- Копий В. Г., Заика В. Е. Годичная динамика популяции полихеты *Saccocirrus papillocercus* (Archiannelida) в интерстициали зоны заплеска (Черное море, Севастопольская бухта) // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8. № 2. С. 49–52 [Kopij V.G., Zaika V.E. Godichnaya dinamika populyatsii polichety *Saccocirrus papillocercus* (Archiannelida) v interstitsi-
- ali zoni zapleska (Chernoe more, Sevastopol'skaya bukhta) // Morskoy ekologicheskij zhurnal. 2009. T. 8. № 2. S. 49–52].
- Михайлова Т. В., Беляева О. И. Изучение распределения макрозообентоса в бухте Казачьей (Черное море) // Морские биотехнические системы. Вып. 3. Севастополь, 2005. С. 91–96 [Mikhajlova T.V., Belyaeva O.I. Izuchenie raspredeleniya makrozoobentosa v bukhte Kazach'ej (Chernoe more) // Morskie biotekhnicheskie sistemy. Vyp. 3. Sevastopol', 2005. S. 91–96].
- Петелин В. П. Гранулометрический анализ морских донных осадков. М., 1967. 126 с. [Petelin V.P. Granulometricheskij analiz morskikh donnykh osadkov. M., 1967. 126 s.].
- Справочник по климату СССР / Под ред. Л. И. Мисюры. Т. 4. № 10. Л., 1969. 695 с. [Spravochnik po klimatu SSSR / Pod red. L.I. Misyuy. L., 1969. T. 4. № 10. 695 s.].
- Справочник по экологии морских двустворок / Отв. ред. Л. Ш. Давиташвили, Р. Л. Мерклин. М., 1966. 352 с. [Spravochnik po ekologii morskikh dvustvorok / Otv. red. L.Sh. Davitashvili, R.L. Merklin. M., 1966. 352 s.].
- Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев, 1984. 176 с. [Chukhchin V.D. Ekologiya bryukhonogikh molluskov Chernogo morya. Kiev, 1984. 176 s.].
- Якубова Л. И. Список Archiannelidae и Polychaeta в Севастопольской бухте Чёрного моря // Изв. АН СССР. Сер. 7. Отд. физ.-матем. наук. № 9. 1930. С. 863–881 [Yakubova L.I. Spisok Archiannelidae i Polychaeta v Sevastopolskoj bukhte Chernogo morya // Izv. AN SSSR. Ser. 7. Otd. fiz.-matem. nauk. 1930. № 9. S. 863–881].
- Grassle J.P., Grassle J.F. Sibling species in the marine pollution indicator *Capitella* (Polychaeta) // Science. 1976. 192. P. 567–569.
- Tenore K.B. Detrital utilization by the polychaete *Capitella capitata* // J. Mar. Res. 1975. 33. N 3. P. 261–274.
- Tenore K.B. Utilization of aged detritus derived from different sources by the polychaete *Capitella capitata* // Mar. Biol. 1977. N 1. P. 51–55.
- Tenore K.B., Chesney E.J.. The effects of interaction of rate of food supply and population density on the bioenergetics of the opportunistic polychaete, *Capitella capitata* (type I) // Limnology and Oceanography. 1985. Vol. 30. P. 1188–1195.

**MACROZOOBENTHOS FROM DIFFERENT BIOTOPS
OF PSEUDOLITORAL ZONE AT KAZACH'YA BAY
(BLACK SEA, CRIMEA)**

*V.G. Kopyi*¹, *L.V. Bondarenko*², *I.N. Anninskaya*³

The data of macrozoobenthos development from different habitats of splash water zone at Kazach'ya Bay was shown. Polychaeta, Mollusca, Crustacea, Oligochaeta, Nemertina and Turbellaria taxa classes of macrobenthos was registered. The dominating species from splash water zone were polychaetes *Saccocirrus papillocercus* and crustaceans *Orchestia gammarella*. The higher species diversity and macrozoobenthos abundance was found at the shell sand biotope. The minimum of macrozoobenthos densities was characterized for habitats upper the water's edge and the maximum – for habitats below the water's edge.

Key words: pseudolitoral, macrozoobenthos, biotope.

¹ Kopyi Vera Georgievna, A.O. Kovalevsky-Institution of the Sea Biological Studies of RAN (vera-kopyi@gmail.com); ² Bondarenko Lyudmila Vasil'evna, A.O. Kovalevsky-Institution of the Sea Biological Studies of RAN (bondarenko.luda@gmail.com); ³ Anninskaya Irina Nikolaevna, A.O. Kovalevsky-Institution of the Sea Biological Studies of RAN (irinaanninskaya@mail.ru).

УДК 581.524.3

ПОСТПАСТИБИЩНОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ СУБАЛЬПЬСКИХ ЛУГОВ НА ЛАГОНАКСКОМ НАГОРЬЕ (ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

В.В. Акатов¹, Т.В. Акатова²

Проанализировано постпастбищное восстановление субальпийских лугов на Западном Кавказе (Лагонакское нагорье). Результаты показали, что в течение 15–20 лет отсутствия выпаса нарушенные в прошлом сообщества изменяются преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако они все еще существенно отличаются от природных сообществ, в том числе значительно более низким видовым богатством. Имеются примеры вторичной деградации пастбищных ценозов. Сделано предположение, что для полного восстановления нарушенной выпасом субальпийской растительности требуется значительно более длительный период времени.

Ключевые слова: субальпийские луга, выпас скота, пастбищная дигрессия, вторичная сукцессия, видовой состав, видовое богатство, доминанты.

Пастбища возникли несколько миллионов лет назад под воздействием крупных травоядных животных. Около 4–11 тыс. лет назад их площадь была значительно расширена человеком, и они стали одним из наиболее распространенных типов экосистем, а выпас домашних животных – одним из главных способов использования земель (Шилов, Уразов, 1984; Frank et al., 1998; Asner et al., 2004; Cingolani et al., 2008; Deng et al., 2013). Однако в последние десятилетия экономическое давление привело к отказу от выпаса во многих регионах мира, в том числе и в России (Шилов, Уразов, 1984; Тесля, 2009; Кандалова, Лысанова, 2010; Миркин, Наумова, 2012; Austin et al., 1986; Başnou et al., 2009; Hopkins, Holz, 2006; Peco et al., 2006; Gellrich et al., 2007; Golodets et al., 2010; Vassilev et al., 2011; Setten, Austrheim, 2012; Navarro, Pereira, 2012; Pornaro et al., 2013 и др.). В странах СНГ и Восточной Европы это связывают с экономическим кризисом после разрушения социалистической экономики, в странах Западной Европы и других регионах мира – с нерентабельностью традиционного экстенсивного животноводства в условиях индустриализации и глобализации сельского хозяйства (Кандалова, Лысанова, 2010; Baumann et al., 2011; Plieninger et al., 2014). В результате в последние 20–50 лет на пастбищах многих регионов широкое распространение получили восстановительные сукцессии.

Как следует из результатов исследований, общее направление таких процессов мало отличается в разных типах сообществ. На первом этапе сокращается доля однолетних, низкорослых и плохо поедаемых животными видов растений и, напротив, растет доля высоких многолетних видов, обилие первичных доминантов, проективное покрытие и продуктивность сообществ (Шилов, Уразов, 1984; Юнусбаев и др., 2001; Кандалова, Лысанова, 2010; Anderson, Holte, 1981; Golodets et al., 2010; Vassilev et al., 2011; Deng et al., 2013 и др.). В дальнейшем степные фитоценозы зарастают кустарниками, а луговые, за исключением расположенных выше границы леса, постепенно сменяются лесными сообществами (Горчарук, Семагина, 1985; Миркин, Наумова, 2012; MacDonald et al., 2000; Bielsa et al., 2005; Gellrich et al., 2007; Navarro, Pereira, 2012; Setten, Austrheim, 2012; Barrio et al., 2013 и др.). Видовое богатство сообществ на первых стадиях восстановительной сукцессии либо растет (преимущественно в малопродуктивных степных и средиземноморских сообществах), либо снижается (преимущественно в высокопродуктивных луговых ценозах в связи с ростом покрытия доминантов) (Кононов, 1960; Юнусбаев и др., 2001; Persson, 1984; Zhang, 1998; Ram, 2005; Schultz et al., 2011; Vassilev et al., 2011; Wu et al., 2012; Pornaro et al., 2013; Catorci et al., 2013; Deng et al., 2013; Plieninger et al., 2014), а затем по мере накопления ветоши или увеличения плотности кустарников и

¹ Акатов Валерий Владимирович – профессор кафедры экологии и защиты окружающей среды Майкопского государственного технологического университета, докт. биол. наук (akatovmgti@mail.ru); ² Акатова Татьяна Владиславовна – ст. науч. сотр. Кавказского государственного природного биосферного заповедника, канд. биол. наук (hookeria@mail.ru).

деревьев только снижается (Кандалова, Лысанова, 2010; Miller et al., 1999; MacDonald et al., 2000; Pornaro et al., 2013; Plieninger et al., 2014 и др.).

Скорость постпастбищных сукцессий зависит от многих факторов, в том числе от типа растительности, почвенных условий, количества осадков, истории выпаса и продолжительности отдыха (Работнов, 1984; Миркин, Наумова, 2012; Smith, Rushton, 1994; Bai et al., 2001; Ewans, 2004; Karatassiou, Koukoura, 2009). Поэтому данные об этом параметре из разных районов мира существенно различаются. Так, в некоторых работах делается вывод о высокой скорости восстановительных процессов, по крайней мере, в их начале (Тесля, 2009; Кандалова, Лысанова, 2010; Миркин, Наумова, 2012; Persson, 1984; Golodets et al., 2010); в других – о незначительных изменениях в первые 10–25 лет (Turner, Paulsen, 1976; Finegan, 1984; Ewans, 2004; Valone, Sauter, 2005; Milchunas, 2006; Vassilev et al., 2011; Pornaro et al., 2013) и ускорении в последующие годы (Finegan, 1984; Valone, Sauter, 2005; Pornaro et al., 2013). В некоторых случаях лесной покров формируется в течение 10–20 лет после прекращения выпаса (Finegan, 1984). В других даже после 20 лет отдыха плотность деревьев на участках не превышала этот параметр на рядом расположенных пастбищах (Vassilev et al., 2011). Имеются данные, что луговые пастбища восстанавливаются быстрее, чем степные; среднегорные и субальпийские пастбища восстанавливаются быстрее, чем альпийские; сообщества восстанавливаются быстрее на более плодородных почвах, чем на менее плодородных (Миркин, Наумова, 2012; Costin, 1967; Milchunas, 2006). Для полного естественного восстановления растительности на сильно сбитых пастбищах необходимы, вероятно, десятилетия (Гаджиев, 1979; Шилов, Уразов, 1984; Горчарук, Семагина, 1985; Кандалова, Лысанова, 2010). При этом высказывается мнение, что полное прекращение выпаса означает нарушение эволюционно сложившихся отношений между растительным покровом и травоядными животными. Поэтому естественными условиями существования для таких сообществ следует считать умеренный выпас, а не его отсутствие (Кононов, 1960). По данным Г.Т. Кандаловой и Г.И. Лысановой (2010), длительный (более 20–25 лет) заповедный режим деградированных пустынных и степных пастбищ обуславливает их вторичную деградацию, что выражается в мезофитизации экотопа, снижении продуктивности и видового богатства сообществ.

Одним из результатов постпастбищных сукцессий можно считать повсеместное увеличение

площади лесов и сокращение площади лугов. Например, в Западной Европе за последние 20 лет пастбищные сообщества сократились на 12% (Soussana, Duru, 2007). По ряду причин данный процесс рассматривается как неблагоприятный. В первую очередь это связывают со снижением видового разнообразия регионов, поскольку экстенсивно используемые пастбища относятся к одним из наиболее богатых в этом отношении растительных сообществ и поэтому имеют большое природоохранное значение (Miller et al., 1999; MacDonald et al., 2000; Başnou et al., 2009; Ewans, 2004; Bielsa et al., 2005; Peco et al., 2006; Gellrich et al., 2007; Cingolani et al., 2008; Metera et al., 2010; Tzanopoulos et al., 2011; Setten, Austrheim, 2012; Barrio et al., 2013; Plieninger et al., 2014). В частности, в Румынии на пастбищах произрастает более 60% видов сосудистых растений и более 90% эндемиков, субэндемиков и угрожаемых видов этой страны (Başnou et al., 2009). К другим негативным последствиям восстановительных сукцессий относят гомогенизацию ландшафтов, рост вероятности возникновения природных пожаров, распространение инородных видов растений (Ewans, 2004; Barrio et al., 2013; Plieninger et al., 2014). В связи с этим часто подчеркивается необходимость учета данных процессов при разработке планов управления сельскохозяйственными ландшафтами и сохранения их биоразнообразия (Ewans, 2004; Hopkins, Holz 2006; Golodets et al., 2010; Metera et al., 2010; Vassilev et al., 2011; Xystrakis et al., 2014; Plieninger et al., 2014). При этом более или менее полно информация о постпастбищном восстановлении собрана только в Центральной и Западной Европе (Vassilev et al., 2011; Plieninger et al., 2014). Данные по другим регионам мира (Восточная Европа, Северная Америка, Восточная и Центральная Азия), в том числе и по Кавказу, остаются ограниченными (Кононов, 1960; Гаджиев, 1979; Горчарук, Семагина, 1985; Юнусбаев и др., 2001; Austin et al., 1986; Wu et al., 2012; Catorci et al., 2013; Vassilev et al., 2011).

Высокогорные луга Западного Кавказа использовались под выпас домашних животных (коров, овец, лошадей, коз) в течение тысячелетий. Интенсивность использования пастбищ увеличилась в начале XX в., достигла максимума в его середине (в результате их закрепления за коллективными хозяйствами) и резко снизилась после начала экономических реформ в конце прошлого века (Амирханов и др., 2002; Semenov, Petelin, 2004). Одним из пастбищных массивов этого региона является Лагонакское нагорье. Выпас, нередко чрезмерный и бессистемный, привел к трансформации струк-

туры и состава субальпийских лугов, снижению их продуктивности (Горчарук, Семагина, 1985; Акатов и др., 2002). При этом вышерасположенные альпийские фитоценозы из-за менее интенсивного использования (удаленность от стойбищ, отсутствие постоянных водоемов) и высокой природной устойчивости к выпасу (Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985; Milchunas, 2006) почти не пострадали (Акатов, Акатова, 1991). После возвращения в 1992 г. высокогорной части Лагонакского нагорья в состав Кавказского заповедника выпас скота здесь практически был прекращен. Цель данного исследования – определение на примере Лагонакского нагорья характера и скорости процессов восстановления субальпийских лугов на Западном Кавказе в течение последних двух десятилетий.

Район исследования, материал и методы

Лагонакское нагорье – самый северо-западный высокогорный массив Кавказа (43°56'–44°08' с.ш., 39°50'–40°02' в.д.), расположенный между реками Пшеха и Белая. Оно сформировано известняковыми породами (в основном верхнеюрскими) и включает ряд вершин (Фишт – 2867 м над ур. моря, Оштен – 2804 м над ур. моря, Пшеха-Су – 2744 м над ур. моря и др.) и платообразных хребтов (Абадзеш-Мурзикао – наивысшая точка 2287 м над ур. моря, Нагой-Чук – 2467 м над ур. моря, Лагонакский – 1995 м над ур. моря и др.). Высокогорная часть Лагонакского нагорья представлена двумя высотными поясами: альпийским и субальпийским. Альпийский пояс простирается в интервале высот 2300–2867 м над ур. моря. Несмотря на суровые условия, его растительность сформирована значительным числом сообществ. Наиболее распространены гераниевые луга (класс *Calluno-Ulicetea* Braun–Blanquet et Tüxen ex Klika et Nadač 1944) (здесь и далее по: Onipchenko, 2002), ковры (*Salicetea herbaceae* Braun–Blanquet 1948) и пустоши (*Juncetea trifidi* Nadač 1946). Субальпийскому поясу соответствуют высоты 1700–2300 м над ур. моря. Преобладающий тип растительных сообществ – среднетравные луга (класс *Mulgedio-Aconitetea* Nadač et Klika in Klika, Nadač 1944).

В основу работы положены 223 геоботанических описания высокогорных травяных сообществ, выполненных на площадках 15 (16) м² в периоды с 1988 по 1993 г. и с 2010 по 2014 г.; 87 описаний выполнены в течение обоих периодов времени на участках субальпийских среднетравных лугов и других типов сообществ, не используемых под выпас из-за их плохой доступности для

животных (условно – природные сообщества); 90 описаний сделаны в 1988–1993 гг. на участках субальпийских лугов с выпасом – нарушенные сообщества (при этом стойбища скота и скотопрогоны не рассматривались); 46 описаний были сделаны в 2010–2014 гг. на участках субальпийских лугов, которые использовались под выпас в прошлом (восстанавливающиеся сообщества).

Используя табличный метод обработки геоботанических описаний Браун–Бланке, мы сгруппировали природные, нарушенные и восстанавливающиеся сообщества в безранговые типы (фитоценоны). Участие видов растений в ценозах разных типов оценивали через их проективное покрытие и постоянство. На основе первого показателя мы определяли доминирующие виды, на основе второго – участие сопутствующих видов в формировании сообществ. Характер и скорость постпастбищных процессов оценивали путем сопоставления общего проективного покрытия, высоты травостоя, видовой насыщенности (на 16 м²) и участия видов растений в типах природных, нарушенных и восстанавливающихся сообществ. Непосредственным объектом стали те виды, которые имели постоянство более 40% (III–V) хотя бы в одном из выделенных фитоценонов. Названия видов даны по: Зернов (2006); Зернов, Онипченко (2011).

Результаты и обсуждение

В результате табличной обработки описаний природные (малонарушенные), нарушенные и восстанавливающиеся растительные сообщества были объединены в типы, характеристика которых представлена в табл. 1, 2.

Природные (малонарушенные) сообщества

Природные сообщества были объединены в шесть типов, два из которых относятся к субальпийским среднетравным лугам, по одному – к гераниевым лугам и к альпийским коврам, два – к альпийским пустошам. Сообщества субальпийских лугов (типы 1, 2) использовались нами в качестве эталона, другие рассматривались как возможный источник миграции видов для нарушенных сообществ.

На Лагонакском нагорье малонарушенные участки субальпийских среднетравных лугов сохранились лишь в труднодоступных для животных местах. Они расположены преимущественно на крутых южных и юго-западных склонах горы Абадзеш и в ущелье р. Армянка. Эти сообщества характеризуются высоким постоянством ряда видов (*Achillea millefolium*, *Anem-*

Т а б л и ц а 1

Характеристика природных, нарушенных и восстанавливающихся растительных сообществ высокогорной зоны Лагонакского нагорья

Номер типа сообщества	<i>n</i>	Доминирующие виды	Высота над ур. моря, м	<i>H</i> , см	ОПП, %	<i>S</i>
Природные (малонарушенные) сообщества (1993 г., 2010–2013 гг.)						
1	10	не выражены	1900–2400	50	85–100	47.1 (41–59)
2	14	<i>Festuca varia</i>	1900–2260	50	95–100	44.1 (25–56)
3	14	<i>Geranium gymnocaulon</i>	1890–2200	30	95–100	20.7 (10–26)
4	8	не выражены	2350–2400	10	70–90	14.3 (10–21)
5	27	не выражены	2200–2800	15	85–100	22.6 (18–28)
6	14	не выражены	2250–2800	15	85–100	25.7 (21–32)
Нарушенные сообщества (1988–1993 гг.)						
7	25	<i>Trifolium ambiguum</i>	1950–2100	50	90–100	30.5 (18–43)
8	15	<i>Trifolium ambiguum</i>	2050–2150	50	95–100	32.6 (27–46)
9	25	<i>Bromopsis variegata</i>	1900–2100	40	90–100	33.0 (25–37)
10	25	<i>Trifolium ambiguum</i>	2100–2150	35	80–99	23.8 (19–30)
Восстанавливающиеся сообщества (2010–2014 гг.)						
11	13	не выражены	1950–2150	80	95–100	22.5 (17–26)
12	5	<i>Agrostis vinealis</i>	1850–1900	40	95–98	18.6 (17–22)
13	15	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1900–2100	40	98–100	20.7 (14–31)
14	13	<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.	2100–2150	40	100	6.4 (3–10)

П р и м е ч а н и е. Сообщества: 1, 2, 7–14 – субальпийские среднетравные луга; 3 – гераниевые луга; 4 – альпийские ковры; 5 и 6 – альпийские пустоши); *n* – число геоботанических описаний; *H* – высота травостоя, см; ОПП – общее проективное покрытие травостоя, %; *S* – среднее число видов на 16 м² (в скобках показаны предельные значения).

one narcissiflora, *Anthemis macroglossa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Astrantia maxima*, *Vupleurum falcatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Campanula collina*, *Festuca varia*, *Geranium sylvaticum*, *Linum hypericifolium*, *Psephellus dealbatus*, *Rumex alpestris*, *Solidago virgaurea*, *Stachys macrantha*), которые являются диагностическими для ассоциации *Betonici macranthae – Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002, описанной в бассейне р. Теберда (Onipchenko, 2002), союза *Calamagrostion arundinaceae* Oberd 1950, порядка *Calamagrostietalia villosae* Pawlowski et al. 1928 и класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadac, Klika in Klika, Hadac 1944. Вероятно, данные ценозы можно отнести к этим синтаксонам. Многие из перечисленных выше видов (*Geranium sylvaticum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Linum hypericifolium*, *Anthemis macroglossa* и др.) следует также рассматривать как диагностические или константные для ассоциации *Poa longifolii–Calamagrostietum arundinaceae* Semagina

1992, описанной в бассейнах рек Белая и Малая Лаба (Семагина, 1992).

Выделены два типа этих лугов: с *Poa longifolia* и *Festuca varia* (для точного определения их синтаксономического положения требуется специальный анализ). Сообщества с *Poa longifolia* (тип 1) распространены на склонах со средними условиями увлажнения и снегонакопления. Отчетливо выраженные доминанты отсутствуют. Сообщества с *Festuca varia* (тип 2) распространены на более крутых и сухих склонах. Доминирующий вид – *Festuca varia*, субдоминант – *Calamagrostis arundinacea*. Оба варианта сообществ характеризуются проективным покрытием, близким к 100%, высотой травостоя около 50 см и относительно высоким видовым богатством – в среднем 47,1 и 44,1 видов на 16 м² соответственно (табл. 1).

Гераниевые луга (тип 3, табл. 1, 2) характеризуются доминированием и высоким постоянством *Geranium gymnocaulon*. Физиономически и экологически они сходны с сообществами ассоциа-

Т а б л и ц а 2

Постоянство видов в природных, нарушенных и восстанавливающихся растительных сообществах высокогорной зоны Лагонакского нагорья

Виды	Сообщества													
	Природные						Нарушенные				Восстанавливающиеся			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Характерные для субальпийских лугов в целом или их вариантов														
<i>Stachys macrantha</i>	IV	V	II				V	V	V	V	V	V	V	I
<i>Anemone narcissiflora</i>	IV	V	I		I		IV	IV	III		I	I	V	
<i>Centaurea abbreviata</i>	V	III	I				IV	V	III		V	II	II	
<i>Cephalaria gigantea</i>	V	III					IV	III	I		III	II	I	
<i>Knautia involucrata</i>	III	III	I				III	III	I				II	
<i>Pimpinella rhodantha</i>	V	III	I						V		II	III	IV	
<i>Vicia tenuifolia</i>	III	V	I						V				V	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	III	V	I						III		II	II	V	
<i>Vicia truncatula subsp. balansae</i>	V	V					II	II	II		I	II	I	
<i>Festuca varia</i>	IV	V			I	II	II	III	III	IV	II		IV	
<i>Geranium sylvaticum</i>	IV	V					III	III	I		IV	I	II	
<i>Asyneuma campanuloides</i>	III	III							IV			I	I	
<i>Cruciata laevipes</i>	V	V	I							I		III	II	
<i>Trifolium canescens</i>	IV	V					I		II		III		II	
<i>Stachys balansae</i>	IV	III					I				II			
<i>Linum hypericifolium</i>	IV	III									I			
<i>Anthemis macroglossa</i>	V	IV												
<i>Poa longifolia</i>	V	I	I				III	IV	I		IV	V		II
<i>Trisetum flavescens</i>	III		II				III				III			
<i>Carduus adpressus</i>	IV	II					III	IV						
<i>Aconitum nasutum</i>	IV	II					III	III			I		I	
<i>Rhinanthus minor</i>	III								I					
<i>Helictotrichon pubescens</i>	III	II							II				I	
<i>Solidago virgaurea</i>	V	I					II				III			
<i>Chaerophyllum aureum</i>	V	I					I				II	I	II	
<i>Silene vulgaris</i>	V						III				I			
<i>Trollius ranunculinus</i>	III										V			
<i>Bupleurum polyphyllum</i>	V	II											I	
<i>Dactylis glomerata</i>	III											II		
<i>Cirsium arachnoideum</i>	V										II			
<i>Euphorbia oblongifolia</i>	III	I									I			
<i>Thalictrum minus</i>	IV													

Продолжение табл. 2

Виды	Сообщества													
	Природные						Нарушенные				Восстанавливающиеся			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Clinopodium vulgare</i>	V	I												
<i>Delphinium pyramidatum</i>	IV	I												
<i>Cerastium davuricum</i>	III													
<i>Doronicum macrophyllum</i>	III													
<i>Pastinaca armena</i>		IV					IV	IV	I	I			I	
<i>Fritillaria collina</i>	I	IV			I			I	IV		I			
<i>Polygala caucasica</i>	I	IV					II	II	III					
<i>Achillea millefolium</i>	I	IV	I				II	II	V	III	I	V	III	
<i>Veratrum album</i>	II	III					V	V	III	III	III	V	III	II
<i>Tragopogon reticulatus</i>	I	III					II	II	III					
<i>Cerastium purpurascens</i>		III	II				V	V	II	IV				
<i>Thymus nummularius</i>	I	V						I	I	I			II	
<i>Campanula collina</i>	II	IV					I		II				I	
<i>Scabiosa caucasica</i>		III			I									
<i>Psephellus dealbatus</i>	II	IV											I	
<i>Lathyrus cyaneus</i>		V											III	
<i>Hypericum hirsutum</i>	I	IV												
Константные в сообществах субальпийских лугов и других типах сообществ														
<i>Astrantia maxima</i>	V	III	IV				III	V	I	III	IV		I	
<i>Ranunculus caucasicus</i>	III	V	IV				V	V	V	V	V			II
<i>Polygonum carneum</i>	V	V	V		III	III	V	V	V	III	V	V	IV	IV
<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.	V	V	V				V	V	V	V	V	V	V	V
<i>Primula amoena</i>	III	V	III		I	I	III	III	V	III	I			
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	III	IV	V	III	I		III	III	IV	V	II		I	
<i>Bromopsis variegata</i>	I	V	I		III	III			V	IV	II	V	III	II
<i>Myosotis alpestris</i>	IV	III	IV	II	I		IV	V	III	III	I			
<i>Veronica gentianooides</i>	III	IV	IV		V	II	IV	IV	III	V	II			
<i>Helictotrichon versicolor</i>		III	II		V	V	I		I	I				
<i>Carex huetiana</i>		IV		I	IV	III		II	I					
<i>Gentiana septemfida</i>	II	II	IV	II	II		IV	IV	IV	II	V		II	
<i>Pedicularis condensata</i>	I	II	I	IV	I			IV	V	I			I	
<i>Luzula multiflora</i>	I	III	II	V	V	III	IV	IV	V	V			I	
<i>Festuca ovina</i>		III		V	V	V	II	II	V				I	
Константные в сообществах с доминированием <i>Geranium gymnocaulon</i>														
<i>Geranium gymnocaulon</i>			V								IV			
<i>Agrostis vinealis</i>		I	IV		I			I	V		V	V	V	I

Окончание табл. 2

Виды	Сообщества													
	природные						нарушенные				восстанавливающиеся			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Chaerophyllum rubellum</i>		I	IV				IV	IV		V	V			
<i>Deschampsia caespitosa</i>		II	V	II	I		IV	V	III	V	III	V		V
<i>Phleum alpinum</i>		II	V	I			V	V		V	II			I
<i>Trifolium ambiguum</i>			IV				V	V	III	V	II	II		
<i>Cirsium simplex</i>			V	II	IV		III	II	I	III	II			I
Константные в сообществах альпийских ковров и пустошей														
<i>Taraxacum stevenii</i>				V			I	II				I		
<i>Sibbaldia parviflora</i>			II	V			I			II				
<i>Gnaphalium supinum</i>				IV	I					II				
<i>Taraxacum porphyranthum</i>		I		IV	I		V		I	II				
<i>Potentilla erecta</i>			II	IV		I			II		I		III	
<i>Nardus stricta</i>			II	V	I		II	II	I	V	I			
<i>Ranunculus oreophilus</i>			I			III	III			I	I			I
<i>Alchemilla caucasica</i>					V	V			III	I			I	
<i>Carex tristis</i>		I			V	V			II	I				
<i>Pedicularis sibthorpii</i>		II			V	V	III	II						
<i>Potentilla gelida</i>		II			III	IV	I	I		I				
<i>Gentiana pyrenaica</i>				II	III	V	I		I					
<i>Alyssum trichostachyum</i>		II			V	III	II	I		I				
<i>Valeriana alpestris</i>		I			III	II	I	I	I					
<i>Viola oreades</i>			I		IV	II			I	II				
<i>Euphrasia ossica</i>		I			III	I	I	II	II					
Редкие в природных сообществах														
<i>Taraxacum ceratophorum</i>		II			I			IV	IV	V				IV
<i>Sanguisorba officinalis</i>			I						IV			II		IV
<i>Phleum phleoides</i>							IV			II	I			
<i>Koeleria sp.</i>		I							IV					II
<i>Cerastium arvense</i>							I			IV				
<i>Galium verum</i>							II	I	III					III
<i>Phleum pratense</i>		I					II	I				IV		
<i>Cirsium obvallatum</i>			I						I	III	IV			
<i>Peucedanum pschawicum</i>									III			V		
<i>Vicia sepium</i>												V		
<i>Veronica chamaedrys</i>												III		

Примечание. Сообщества: 1, 2, 7–14 – субальпийские среднетравные луга, 3 – гераниевые луга, 4 – альпийские ковры, 5 и 6 – альпийские пустоши. Классы постоянства: I – до 20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%.

ции *Hedysaro caucasicae-Geranietum gymnocauli* Onipchenko, 2002 (для точного определения их синтаксономического положения требуется специальный анализ). Описаны в интервале высот 1890–2200 м над ур. моря. Приурочены к небольшим понижениям мезорельефа со значительной аккумуляцией снега в зимний период.

Альпийские ковры объединяют низкотравные сообщества местообитаний с обильным снегонакоплением зимой (тип 4, табл. 1, 2). Описаны в цирках и на склонах карстовых воронок в интервале высот от 2350 до 2400 м над ур. моря. По характеру занимаемых местообитаний, видовому составу и физиономически эти сообщества близки к ассоциациям *Ranunculetum brachilobi* Pokarzhevskaya et Onipchenko, 2002 и *Hyalopoo ponticae-Pedicularietum nordmanniana* Rabotnova et Onipchenko, 2002.

Сообщества альпийских пустошей (типы 5 и 6, табл. 1, 2) развиваются на выпуклых участках склонов и гребнях хребтов в условиях малой мощности или отсутствия снежного покрова в интервале высот 2200–2800 м над ур. моря. Выделены два типа этих сообществ: с *Valeriana alpestris* (тип 5) и *Minuartia oreina* (тип 6). В тип 5 объединены пустоши с сомкнутым задернованным травостоем, распространенные на пологих склонах и платообразных поверхностях. К типу 6 относятся сообщества, распространенные преимущественно на крутых каменистых склонах. Флористически, физиономически и экологически сообщества этих типов сходны с сообществами описанных ранее ассоциаций *Pediculari comosae* – *Eritrichietum caucasici* Minaeva et Onipchenko 2002 и *Campanulo-Chamaesciadietum acaulis* Minaeva et Onipchenko 2002.

Нарушенные сообщества

Нарушенные сообщества были объединены в четыре типа (7–10), которые затем были встроены в диагностическую таблицу для природных сообществ (табл. 2). Они характеризуются разной степенью нарушенности и приурочены к склонам разной экспозиции: сообщества типов 7 и 8 – к южным и юго-восточным склонам горы Абдзеш, 9 – к северо-восточным склонам хребта Мурзикао, 10 – к более или менее ровным участкам подножья горы Оштен. По характеру занимаемых местообитаний к природным (малонарушенным) субальпийским лугам, используемым нами в качестве эталона, наиболее близки нарушенные сообщества 7-го и 8-го типов. Однако можно ожидать, что константные виды сообществ этого типа,

имеющие высокое постоянство в разных районах Западного Кавказа, должны также иметь высокое постоянство на свойственных им местообитаниях Лагонакского нагорья. Сопоставление природных и нарушенных сообществ позволило сделать определенные выводы.

1. Общее проективное покрытие и высота травостоя в нарушенных выпасом сообществах субальпийских лугов почти не отличаются от таковых в природных сообществах, однако видовое богатство в них в 1,5–2 раза ниже (табл. 1).

2. В период выпаса в большинстве нарушенных сообществ Лагонакского нагорья, так же как и других районов Западного Кавказа (Onipchenko, 2002), доминировал устойчивый к выпасу низкорослый вид – *Trifolium ambiguum*. На склонах северо-восточной экспозиции в качестве вторичного доминанта выступал злак *Bromopsis variegata* (табл. 1, тип 9), который по данным Е.А. Овчинниковой (1948) хорошо адаптирован к умеренному выпасу.

3. Многие виды растений, характерные для природных субальпийских лугов в целом, либо для их вариантов (группы 1 и 2, табл. 2), на всех или некоторых участках нарушенных выпасом сообществ имели относительно низкое постоянство или отсутствовали. Среди них виды, считающиеся неустойчивыми к выпасу (по: Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953; Горчарук, Семагина, 1985): *Calamagrostis arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Vicia truncatula* subsp. *balansae*, *Trifolium canescens* и др. Постоянство видов, считающихся устойчивыми к выпасу (*Anemone narcissiflora*, *Aconitum nasutum*, *Carduus adpressus*, *Cerastium purpurascens*, *Stachys macrantha*, *Veratrum album* и некоторые другие), в нарушенных сообществах было примерно таким же или более высоким, чем в природных.

4. В составе нарушенных лугов, в отличие от природных, присутствовали и имели высокое постоянство многие виды растений, характерные для гераниевых лугов и низкотравных альпийских ковров и пустошей. Считается, что это один из признаков пастбищной дигрессии (по: Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953).

5. На отдельных участках пастбищ высокого участия достигали некоторые виды растений с относительно низким постоянством (или отсутствующие) в природных сообществах различных типов, в частности *Taraxacum ceratophorum*, *Cerastium arvense*, *Sanguisorba officinalis* и *Cirsium obvallatum* (табл. 2).

6. Постоянство широко распространенных видов в разных типах высокогорных природных со-

обществ на нарушенных и ненарушенных участках субальпийских лугов примерно одинаково (табл. 2).

Таким образом, как следует из полученных результатов, к началу 90-х годов прошлого века вследствие выпаса сообщества субальпийских лугов Лагонакского нагорья были в разной, но существенной степени трансформированы. Это выразилось в смене первичных доминантов на пастбищные, снижении участия в их составе большинства типичных для природных сообществ видов растений, увеличении доли плохо поедаемых и низкорослых растений, существенном снижении видовой насыщенности. Как видно из табл. 1, 2, среди описанных сообществ наиболее нарушенными являются принадлежащие к типу 10. Они сформированы преимущественно устойчивыми к выпасу видами растений (*Veratrum album*, *Nardus stricta*, *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium ambiguum*, *Festuca varia*, *Alchemilla vulgaris* aggr., *Cerastium purpurascens* и др.); в них почти полностью отсутствуют виды, характерные для природных субальпийских лугов; они имеют самое низкое видовое богатство, несомкнутый и относительно низкий травостой. По сравнению с ними другие описанные нами пастбищные сообщества можно рассматривать как менее нарушенные (типы 7–9), в том числе фитоценозы типа 9 – как умеренно нарушенные (характеризуются наиболее высоким видовым богатством, доминированием *Bromopsis variegata*, относительно низким постоянством *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium ambiguum*, *Veratrum album*, *Nardus stricta* и относительно высоким – *Calamagrostis arundinacea*).

Следует отметить, что природные и нарушенные фитоценозы были описаны нами на разных местообитаниях (первые – на недоступных для животных участках, вторые – на доступных), и поэтому различия между ними в определенной степени обусловлены данным обстоятельством. Однако в целом характер выявленных изменений хорошо соответствует представлениям о воздействии выпаса на растительные сообщества, изложенным во многих работах (Овчинникова, 1948; Шифферс, 1953; Работнов, 1984; Шилов, Уразов, 1984; Горчарук, Семагина, 1985; Юнусбаев и др., 2001; Díaz et al., 2007; Golodets et al., 2010; Wu et al., 2012; Catorci et al., 2013). Это касается и устойчивости к таким нарушениям широко распространенных видов растений. Аналогичная ситуация была выявлена на луговых пастбищах Западных Балкан (Болгария) (Vassilev et al., 2011). По мне-

нию авторов, это результат длительного существования видов-генералистов в условиях пастбищного режима.

Восстанавливающиеся сообщества

Восстанавливающиеся сообщества разделены на четыре типа (11–14), которые также встроены в диагностическую таблицу для природных сообществ (табл. 2). По характеру занимаемых местообитаний сообщества 11-го и 12-го типов соответствуют нарушенным сообществам 7-го и 8-го типов (южные и юго-восточные склоны горы Абадзеш), 13-го типа – сообществам 9-го (северо-восточные склоны хребта Мурзикао) и 14-го – сообществам 10-го типа (подножье горы Оштен). При сопоставлении природных, нарушенных и восстанавливающихся сообществ мы оценили характер и скорость восстановительных процессов, при этом был выявлен ряд изменений.

1. Высота травостоя за более чем 20 лет отдыха изменилась незначительно, общее проективное покрытие несколько увеличилось и достигло 100%, видовая насыщенность еще более снизилась (в 1,5–4 раза) (табл. 1).

2. Существенно снизилось покрытие пастбищных доминантов (*Trifolium ambiguum* и *Bromopsis variegata*), однако только в одной из четырех групп восстанавливающихся сообществ высокого покрытия достиг первичный доминант субальпийских лугов – *Calamagrostis arundinacea* (табл. 1).

3. Произошел рост постоянства у некоторых видов, характерных для субальпийских среднетравных лугов (*Calamagrostis arundinacea*, *Trifolium canescens*, *Cruciata laevipes*, *Pimpinella rhodantha*, *Lathyrus cyaneus*). При этом у некоторых других видов из этой группы, преимущественно устойчивых к выпасу, постоянство снизилось (*Veratrum album*, *Cerastium purpurascens*) (табл. 2).

4. Некоторые виды растений, типичные для субальпийских лугов (*Knautia involucrata*, *Pastinaca armena*, *Polygala caucasica*, *Tragopogon reticulatus*), и большинство широко распространенных видов с относительно высоким постоянством в природных и нарушенных сообществах за период отсутствия выпаса существенно снизили свое участие в ценозах.

5. Выпали из травостоя или снизили постоянство многие (преимущественно низкорослые) виды растений, характерные для альпийских сообществ (гераниевых лугов, ковров и пустошей). Однако один из них (*Agrostis vinealis*) существенно его увеличил и даже стал доминировать на некоторых участках восстанавливающихся со-

обществ (табл. 1, 2). По данным В.Н. Кононова (1960), этот вид становится более конкурентоспособным после накопления в фитоценозах мощного слоя ветоши.

6. Участие в травостое видов, характеризующихся относительно низким постоянством в природных сообществах различных типов, существенно не изменилось (табл. 2).

В процессе восстановительной сукцессии большинство (около 70%) видов, которые в нарушенных сообществах имели явно более высокое постоянство, чем в природных, снизили этот показатель, а 15% видов, имеющих более низкое постоянство в нарушенных сообществах, его повысили. Снизилось постоянство растений, преимущественно устойчивых к выпасу, а также относительно низкорослых видов, повысилось постоянство преимущественно типичных луговых видов растений. Все вышесказанное, а также снижение покрытия пастбищных доминантов, позволяют сделать вывод, что нарушенные в прошлом сообщества изменяются преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако вторичная сукцессия осложняется рядом процессов. Так, увеличение участия *Agrostis vinealis* практически на всех участках восстанавливающихся сообществ может свидетельствовать об увеличении слоя ветоши. Возможно, по этой причине в них снизилось постоянство не только устойчивых к выпасу, но также и некоторых типичных луговых и большинства широко распространенных видов. На участках наиболее нарушенных в прошлом ценозов (типы 10 и 14) за период отсутствия выпаса очень высокого участия достигла *Alchemilla vulgaris* aggr. (ее покрытие в настоящее время составляет более 75%), которая почти полностью вытеснила из ценозов остальные виды растений. Поскольку в течение последних 20 лет на участках изученных сообществ процессы выпадения и снижения постоянства одних видов в значительной мере преобладали над процессами появления и роста постоянства других, в настоящее время состав восстанавливающихся сообществ все еще значительно отличается от природных, а их видовое богатство является более низким, чем в период выпаса. В связи с этим отметим, что замедление вторичной сукцессии и снижение видового богатства сообществ из-за значительного роста проективного покрытия некоторых видов, а также увеличения слоя ветоши отмечено в разных частях Европы (Sedláková, Fiala 2001; Házi et al., 2011).

Таким образом, наши данные в целом согласуются с представлением о невысокой скорости

восстановительных процессов, по крайней мере, в первые 20 лет отдыха пастбищных сообществ, и необходимости для завершения вторичной сукцессии более длительного периода времени. Этот вывод, вероятно, может быть экстраполирован на растительность других пастбищных районов Северного Кавказа. Однако необходимо учитывать, что сообщества известняковых массивов из-за особенностей их видового состава и почвенных условий менее устойчивы к воздействию выпаса и для их восстановления требуется больший период времени (Сохадзе, 1982; Ваşnou et al., 2001).

На вопрос, какие ценозы на Лагонакском нагорье должны сформироваться в итоге восстановительных процессов – луговые или лесные, ответить сложно по нескольким причинам. Во-первых, считается, что субальпийские луга Западного Кавказа имеют разное происхождение. Некоторые из них формируются в результате зарастания осыпей и россыпей, другие связаны с лесом и развиваются в местах недавнего его произрастания. Причем, и первичные и вторичные луга включают одновременно виды травяного яруса субальпийских лесных формаций и типично луговые виды, свойственные вышерасположенным горным поясам (Шифферс, 1953; Тумаджанов, 1963). Поэтому их трудно идентифицировать в природе (Тумаджанов, 1963), а значит, и прогнозировать дальнейшее направление восстановительных сукцессий. Во-вторых, сомкнутый травяной покров и слой ветоши препятствуют прорастанию семян древесных растений, нередко надолго останавливая вторичную сукцессию на луговой стадии (механизм ингибирования: Бигон и др., 1989). В результате на многих высокогорных массивах Кавказского заповедника положение искусственно сниженной когда-то верхней границы леса существенно не меняется в течение, по крайней мере, многих десятилетий.

Заключение

Длительный выпас на Лагонакском нагорье привел к существенной трансформации сообществ субальпийских лугов. После возвращения высокогорий этого массива в 1992 г. в состав Кавказского заповедника началось их восстановление. Как следует из наших данных, изменения идут преимущественно в направлении к допастбищному состоянию. Однако вторичная сукцессия осложняется рядом процессов (накоплением ветоши, появлением промежуточных доминантов), сопровождается снижением видового богатства сообществ и к настоящему времени все еще далека от завершения.

При этом имеется ряд обстоятельств (неясность происхождения субальпийских лугов, ингибирование вторичных сукцессий и пр.), которые не позволяют точно прогнозировать – луговые или лес-

ные ценозы сформируются в итоге этого процесса.

Авторы благодарны С.М. Ямалову за ознакомление с рукописью и рекомендации по ее опубликованию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Акатов В.В., Акатова Т.В.* О современном состоянии фитогеофонда альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Тр. ВГИ. 1991. Вып. 84. С. 114–124 [*Akatov V.V., Akatova T.V.* O sovremennom sostoyanii fitogenofonda al'piiskikh nizkotravnykh lugov i lishainikovykh pustoshei na vysokogornykh pastbishchakh Zapadnogo Kavkaza // Vysokogornye ekosistemy pod vozdeistviem cheloveka. Tr. VGI. 1991. Vyp. 84. S. 114–124].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Глушков В.Д.* Влияние выпаса скота на видовой состав и богатство субальпийских фитоценозов Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Тр. Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Новочеркасск, 2002. Вып. 16. С. 310–317 [*Akatov V.V., Akatova T.V., Glushkov V.D.* Vliyanie vypasa skota na vidovoi sostav i bogatstvo subal'piiskikh fitotsenozov Lagonakskogo nagor'ya (Zapadnyi Kavkaz) // Tr. Kavkazskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika. Novocherkassk, 2002. Vyp. 16. S. 310–317].
- Амирханов А.М., Тишков А.А., Белоновская Е.А.* Сохранение биологического разнообразия гор России / Министерство природных ресурсов Российской Федерации, Институт географии РАН, Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия». М., 2002. 80 с. [*Amirkhanov A.M., Tishkov A.A., Belonovskaya E.A.* Sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya gor Rossii / Ministerstvo prirodnykh resursov Rossiiskoi Federatsii, Institut geografii RAN, Proekt GEF «Sokhranenie bioraznoobraziya». M., 2002. 80 s.].
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М., 1989. 477 с. [*Bigon M., Harper Dzh., Taunsend K.* Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva. T. 2. M., 1989. 477 s.].
- Гаджиев В.Д.* Особенности восстановления сообществ в высокогорьях Кавказа // Проблемы ботаники. Т. 14. Вып. 1. Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, 1979. С. 178–182 [*Gadzhiev V.D.* Osobennosti vosstanovleniya soobshchestv v vysokogoryakh Kavkaza // Problemy botaniki. T. 14. Vyp. 1. Flora i rastitel'nost' vysokogorii. Novosibirsk: Nauka, 1979. S. 178–182].
- Горчарук Л.Г., Семagina Р.Н.* Влияние хозяйственной деятельности на высокогорные луга Западного Кавказа // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов-на-Дону, 1985. С. 130–145 [*Gorcharuk L.G., Semagina R.N.* Vliyanie khozyaistvennoi deyatelnosti na vysokogornye luga Zapadnogo Kavkaza // Ekologicheskie issledovaniya v Kavkazskom biosfernom zapovednike. Rostov-na-Donu, 1985. S. 130–145].
- Зернов А.С.* Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с. [*Zernov A.S.* Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006. 664 s.].
- Зернов А.С., Онипченко В.Г.* Сосудистые растения Карачаево-Черкесской Республики. (Конспект флоры). М., 2011. 240 с. [*Zernov A.S., Onipchenko V.G.* Sosudistye rasteniya Karachaevo-Cherkesskoi Respubliki. (Konspekt flory). M., 2011. 240 s.].
- Кандалова Г.Т., Лысанова Г.И.* Восстановление степных пастбищ Хакасии // География и природ. ресурсы. 2010. № 4. С. 79–85 [*Kandalova G.T., Lysanova G.I.* Vosstanovlenie stepnykh pastbishch Khakasii // Geografiya i prirod. resursy. 2010. № 4. S. 79–85].
- Кононов В.Н.* Естественные кормовые угодья бассейна верховьев Кубани, вопросы их заповедности и хозяйственного использования // Проблемы ботаники. Т. 5. Мат-лы по изучению флоры и растительности высокогорий. М.; Л., 1960. С. 140–148 [*Kononov V.N.* Estestvennye kormovye ugod'ya basseina verkhov'ev Kubani, voprosy ikh zapovednosti i khozyaistvennogo ispol'zovaniya // Problemy botaniki. T. 5. Mat-ly po izucheniyu flory i rastitel'nosti vysokogorii. M.; L., 1960. S. 140–148].
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа, 2012. 488 с. [*Mirkin B.M., Naumova L.G.* Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti. Ufa, 2012. 488 s.].
- Овчинникова Е.А.* К вопросу о сменах луговой растительности высокогорий Западного Кавказа под влиянием выпаса // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 4. С. 443–451 [*Ovchinnikova E.A.* K voprosu o smenakh lugovoi rastitel'nosti vysokogorii Zapadnogo Kavkaza pod vliyaniem vypasa // Bot. zhurn. 1948. T. 33. № 4. S. 443–451].
- Семagina Р.Н.* К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. ВИНТИ (рукопись № 2831-B2). М., 1992. 30 с. [*Semagina R.N.* K sintaksonomii vysokogorno-lugovykh soobshchestv Kavkazskogo biosfernogo zapovednika. VINITI (rukopis' № 2831-B2). M., 1992. 30 s.].
- Работнов Т.А.* Луговедение. М., 1984. 320 с. [*Rabotnov T.A.* Lugovedenie. M., 1984. 320 s.].
- Сохадзе Е.В.* Известняки и растительность. Тбилиси, 1982. 162 с. [*Sokhadze E.V.* Izvestnyaki i rastitel'nost'. Tbilisi, 1982. 162 s.].
- Тумаджанов И.И.* Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). Тбилиси, 1963. 240 с. [*Tumadzhanov I.I.* Opyt drobnogo geobotanicheskogo raionirovaniya severnogo sklona Bol'shogo Kavkaza (na primere Karachaya). Tbilisi, 1963. 240 s.].
- Шилов М., Уразов И.* Охрана лугов. Иваново, 1984. 95 с. [*Shilov M., Urazov I.* Okhrana lugov. Ivanovo, 1984. 95 s.].
- Шифферс Е.В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л., 1953. 400 с.

- [Shiffers E.V. Rastitel'nost' Severnogo Kavkaza i ego prirodnye kormovye ugod'ya. M.; L., 1953. 400 s.]
- Юнусбаев У.Б., Баширова Э.В., Мусина Л.Б. Особенности пастбищной дигрессии и демутиации степей Зауралья // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России / под ред. А.А. Чибилева и др. М., 2001. С. 75–83. [Yunusbaev U.B., Bashirova E.V., Musina L.B. Osobennosti pastbishchnoi digressii i demutatsii stepei Zaural'ya // Sovremennaya dinamika komponentov ekosistem pustynno-stepnykh raionov Rossii / pod red. A.A. Chibileva i dr. M., 2001. S. 75–83].
- Anderson J.E., Holte K.E. Vegetation development over 25 years without grazing on Sagebrush-Dominated Rangeland in Southeastern Idaho // *J. Range Management*. 1981. Vol. 34. N 1. P. 25–29.
- Asner G.P., Andrew J.E., Olander L.P., Martin R.E., Harris A.T. Grazing systems, ecosystem responses and global change // *Ann. Rev. Environmental Resources*. 2004. Vol. 29. P. 261–299.
- Austin D.D., Urness P.J., Riggs R.A. Vegetal change in the absence of livestock grazing, Mountain Brush Zone, Utah // *J. Range Management*. 1986. Vol. 39. P. 514–517.
- Bai Y.G., Zoheir A., Robert E.R. Relationship between plant species diversity and grassland condition // *J. Range Management*. 2001. Vol. 54. P. 177–183.
- Barrio I.C., Bueno C.G., Nagy L., Palacio S., Grau O., Munilla I., Garcia M.B., Garcia-Cervigón A.I., Gartzia M., Gazol A., Lara-Romero C., Anadon-Rosell A., Ninot J.M., Chocarro C., Alados C.L., Fillat F., Zamora R.R. Alpine ecology in the Iberian Peninsula: what do we know, and what do we need to learn? // *Mountain Research and Development*. 2013. Vol. 33. N 4. P. 437–442.
- Başnou C., Pino J., Šmilauer P. Effect of grazing on grasslands in the Western Romanian Carpathians depends on the bedrock type // *Preslia*. 2009. Vol. 81. P. 91–104.
- Baumann M., Kuemmerle T., Elbakidze M., Ozdogan M., Radeloff V.C., Keuler N.S., Prishchepov A.V., Kruhlov I., Hostert P. Patterns and drivers of post-socialist farmland abandonment in Western Ukraine // *Land Use Policy*. 2011. Vol. 28. P. 552–562.
- Bielsa I., Pons X., Bunce B. Agricultural abandonment in the north eastern Iberian Peninsula: the use of basic landscape metrics to support planning // *J. Environmental Planning and Management*. 2005. Vol. 48. N 1. P. 85–102.
- Catorci A., Cesaretti S., Gatti R. Effect of long-term abandonment and spring grazing on floristic and functional composition of dry grasslands in a Central Apennine armland // *Pol. J. Ecol.* 2013. Vol. 61. N 3. P. 505–518.
- Cingolani A.M., Renison D., Tecco P.A., Gurrich D.E., Cabido M. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach // *J. Biogeogr.* 2008. Vol. 35. P. 538–551.
- Costin A.B. Alpine ecosystems of the Australasian regions // *Arctic and Alpine environments* / Eds H.E. Wright, W.H. Osburn/ Bloomington, 1967. P. 55–87.
- Deng L., Sweeney S., Shanguan Z.-P. Grassland responses to grazing disturbance: plant diversity changes with grazing intensity in a desert steppe // *Grass and Forage Science*. 2013. Vol. 69. P. 524–533.
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe Ch., Sternberg G.R., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B. Plant traits responses to grazing: a global synthesis // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 313–341.
- Ewans R. Effects of removing grazing from native grasslands in the eastern South Island of New Zealand: a literature review // *DOC Science Internal Series 168*. Department of Conservation, Wellington. 2004. 25 p.
- Finegan B. Forest succession // *Nature*. 1984. Vol. 312. P. 109–114.
- Frank D.A., McNaughton S.J., Tracy B.F. Tracy the ecology of the earth's grazing ecosystems // *Bio Science*. 1998. Vol. 48. N 7. P. 513–521.
- Gellrich M., Baur P., Koch B., Zimmermann N.E. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: a spatially explicit economic analysis // *Agriculture Ecosystems and Environment*. 2007. Vol. 118. P. 93–108.
- Golodets C., Kigel J., Sternberg M. Recovery of plant species composition and ecosystem function after cessation of grazing in a Mediterranean grassland // *Plant Soil*. 2010. Vol. 329. P. 365–378.
- Házi J., Bartha S., Szentes S., Wichmann B., Penksza K. Seminatural grassland management by mowing of *Calamagrostis epigejos* in Hungary // *Plant Biosystems*. 2011. Vol. 145. P. 699–707.
- Hopkins A., Holz B. Grassland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality // *Agron Res.* 2006. N 4. P. 3–20.
- Karatassiou M., Koukoura Z. Protection from grazing: a way to restore vegetation in semiarid grasslands in Northern Greece // *Nutritional and foraging ecology of sheep and goats* / Eds T.G. Papachristou, Z.M. Parissi, H. Ben Salem, P. Morand-Fehr Zaragoza: CIHEAM / FAO / NAGREF. 2009. P. 99–104.
- MacDonald D., Crabtree J. R., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Lazpita J.G., Gibon A. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response // *J. Environmental Management*. 2000. Vol. 59. P. 47–69.
- Metzger E., Sakowski T., Słoniewski K., Romanowicz B. Grazing as a tool to maintain biodiversity of grassland – a review // *Animal Science Papers and Reports*. 2010. Vol. 28. N 4. P. 315–334.
- Milchunas D.G. Responses of plant communities to grazing in the southwestern United States. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-169. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 2006. 126 p.
- Miller G.R., Geddes C., Mardon D.K. Response of the alpine gentian *Gentiana nivalis* L. to protection from grazing by sheep. *Biological Conservation*. 1999. Vol. 87. P. 311–318.
- Navarro L.M., Pereira H.M. Rewilding abandoned landscapes in Europe // *Ecosystems*. 2012. Vol. 15. P. 900–912.
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, The Northwestern Caucasus // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübél, Zürich*, 2002. H. 130. 168 p.
- Peco B., Sánchez A.M., Azcárate F.M. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil // *Agr. Ecosyst. Environ.* 2006. Vol. 113. P. 284–294.
- Persson S. Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden // *Vegetatio*. 1984. Vol. 55. N 2. P. 65–92.
- Plieninger T., Hui C., Gaertner M., Huntsinger L. The impact of land abandonment on species richness and abundance in the Mediterranean Basin: a meta-analysis // *PLoS*

- ONE. 2014. Vol. 9. N 5: e98355. doi:10.1371/journal.pone.0098355.
- Pornaro C., Schneider M.K., Macolino S.* Plant species loss due to forest succession in Alpine pastures depends on site conditions and observation scale // *Biological Conservation*. 2013. Vol. 161. P. 213–222.
- Ram J.* Biodiversity and conservation of high altitude meadows of Uttaranchal Himalaya // *Bulletin of the National Institute of Ecology*. 2005. Vol. 15. P. 11–17.
- Schultz N.L., Morgan J.W., Lunt I.D.* Effects of grazing exclusion on plant species richness and phytomass accumulation vary across a regional productivity gradient // *J. Vegetation Science*. 2011. Vol. 22. N 1. P. 130–142.
- Sedláková I., Fiala K.* Ecological degradation of alluvial meadows due to expanding *Calamagrostis epigejos* // *Ekológia (Bratislava)*. 2001. Vol. 20. N 3. P. 226–333.
- Semenov I.K., Petelin D.A.* Human activity: history of land use // *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus* / Eds Onipchenko V.G. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2004. P. 355–359.
- Setten G., Austrheim G.* Changes in land use and landscape dynamics in mountains of northern Europe: challenges for science, management and conservation // *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*. 2012. Vol. 8. N. 4. P. 287–291
- Smith R.S., Rushton S.P.* The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England // *J. Appl. Ecol.* 1994. Vol. 31. P. 14–24.
- Soussana J.-F., Duru M.* Grassland science in Europe facing new challenges: biodiversity and global environmental change // *Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. 2007. Vol. 2. N 2. P. 1–11.
- Turner G.T., Paulsen Jr.H.A.* Management of mountain grasslands in the central Rockies: the status of our knowledge. Res. Pap. RM-161. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. 1976. 24 p.
- Tzanopoulos J., Kallimanis A.S., Bella I., Labrianidis L., Sgardelis S., Pantis J.D.* Agricultural decline and sustainable development on mountain areas in Greece: Sustainability assessment of future scenarios // *Land Use Policy*. 2011. Vol. 28. P. 585–593.
- Valone T.J., Sauter P.* Effects of long-term cattle enclosure on vegetation and rodents at a desertified arid grassland site // *Journal of Arid Environments*. 2005. Vol. 61. P. 161–170.
- Vassilev K., Pedashenko H., Nikolov S.C., Apostolova I., Dengler J.* Effect of land abandonment on the vegetation of upland semi-natural grasslands in the Western Balkan Mts., Bulgaria // *Plant Biosystems*. 2011. Vol. 145. N 3. P. 654–665.
- Wu J., Zhang X., Shen Z., Shi P., Yu C., Song M., Li X.* Species richness and diversity of alpine grasslands on the Northern Tibetan Plateau: effects of grazing exclusion and growing season precipitation // *J. Resour. Ecol.* 2012. Vol. 3. N 3. P. 236–242.
- Xystrakis F., Theodoropoulos K., Eleftheriadou E., Samaras D. A., Damianidis C., Papadopoulos T.* Succession rates and patterns twelve years after land use abandonment in the estuary of the River Aliakmon, N. Greece // *Acta Bot. Croat.* 2014. Vol. 73. N 1. P. 21–35.
- Zhang W.* Changes in species diversity and canopy cover in steppe vegetation in Inner Mongolia under protection from grazing // *Biodiversity and Conservation*. 1998. Vol. 7. N 10. P. 1365–1381.

Поступила в редакцию / Received 04.05.2016
Принята к публикации / Accepted 30.03.2017

POST-GRAZING RECOVERY OF SUBALPINE MEADOWS ON LAGONAKI UPLAND (THE WEST CAUCASUS)

V.V. Akatov¹, T.V. Akatova²

Post-grazing recovery of subalpine meadows in the West Caucasus (Lagonaki upland) was analyzed. The results show that for last 15–20 years of “rest” earlier disturbed the subalpine communities have changed mainly towards the pre-pasture state. However, they still differ greatly from natural communities, including lower species richness. There are examples of secondary degradation of pasture communities. It is hypothesized that recovery of overgrazed subalpine vegetation requires considerably more time.

Key words: subalpine meadows, livestock grazing, digression, secondary succession, species composition, species richness, dominants.

¹ Akatov Valeriy Vladimirovich, Department of ecology and environmental protection, Maikop State Technological University (akatovmgti@mail.ru); ² Akatova Tatjana Vladislavovna, Caucasus State Nature Biosphere Reserve (hookeria@mail.ru).

УДК 582.948.2:581.4:581.8

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРОПИЧЕСКИХ РОДОВ *COLDENIA* L. И *TIQUILIA* PERS. (BORAGINACEAE) В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ, ЖИЗНЕННОЙ ФОРМОЙ И СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

Р.П. Барыкина¹, В.Ю. Алёнкин²

Микроскопическое изучение вегетативных органов *Coldenia procumbens* L., *Tiquilia canescens* (DC.) A.T. Richardson, *T. palmeri* (A. Gray) A.T. Richardson, *T. nuttallii* (Hook.) A.T. Richardson позволило установить наличие у них (несмотря на принадлежность к разным родам) многих общих черт структурной организации. На их фоне выделяется ряд видовых анатомических признаков, отражающих экологию местообитания, тип жизненной формы растения и систематическое положение. Для *Coldenia procumbens* характерна гигромезофильная структура, для видов *Tiquilia* – ксероморфная. Большое сходство в анатомическом строении побега и корня однолетних *Tiquilia palmeri* и *T. nuttallii* подтверждает их близкое родство. В то же время *T. canescens*, будучи кустарничком, заметно отличается от однолетних представителей рода револютивным типом листовой пластинки, своеобразным строением палисадных клеток, феллемы, включающей наряду с тонкостенными клетками толстостенные лигнифицированные феллоиды, а также отсутствием в осевых органах, как у *Coldenia procumbens*, столь характерных для однолетних *Tiquilia* внутренней флоэмы на границе с сердцевинной и участков внутриксилемной флоэмы.

Ключевые слова: Boraginaceae, Ehretioideae, *Coldenia*, *Tiquilia*, анатомия, ассимилирующие листья, стебель, корень.

На протяжении продолжительного времени в зарубежной и отечественной литературе род *Coldenia* L., входящий в состав пантропического подсемейства Ehretioideae семейства *Boraginaceae* Juss., понимался в широком смысле и включал разное число видов. В систематической сводке «Die natürlichen Pflanzenfamilien» (1897) M. Guerke указывает 12 видов, а в сборнике «Жизнь растений» (1981) Д.Н. Доброчаева отмечает уже 21 вид. А.Т. Richardson (1977) по совокупности ряда признаков, таких как область распространения, характер жизненной формы растения, строение пластинки листа и цветка, в пределах *Coldenia* s.l. выделяет два отдельных рода – *Coldenia* L. и *Tiquilia* Pers. Первый монотипный род из Южной Азии местами встречается на Мадагаскаре и в Северной Австралии; второй включает 27 видов, произрастающих в тропических областях Нового Света (Северная и Южная Америка). В настоящее время по обоим родам в литературе имеется обшир-

ная информация, касающаяся экологии местообитания, физиологии, эмбриологии, молекулярной генетики, морфологии вегетативных и репродуктивных органов представителей отдельных видов (Humphrey, 1932; Venkateswarlu, Atchutamamurti, 1955; Richardson, 1977; Gottschling, Hilger, 2001; Moore, Jansen, 2006; Stevens, 2012 и др.). Так, на основе молекулярных данных был сделан вывод (Richardson, 1977; Stevens, 2012) о сестринском отношении *Coldenia procumbens* с Cordioideae и исключении этого монотипного рода из Ehretioideae.

Остается слабо изученной микроструктура вегетативных органов, особенно корней, дефинитивных особей разных жизненных форм. Приводимые сведения по анатомии листа и стебля не подтверждены иллюстрациями, часто фрагментарны, а порой не лишены погрешностей. Отсутствуют данные сравнительного морфологического исследования отдельных видов. Получение новых дополнительных сведений позволит не только

¹ Барыкина Римма Павловна – профессор кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (barykina28@mail.ru); ² Алёнкин Виталий Юрьевич – мл. науч. сотр., куратор коллекции тропических растений Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова (boraginaceae@mail.ru).

расширить биолого-морфологическую характеристику этой группы тропических растений, познать пути и механизмы структурной адаптации, но и помочь в уточнении систематического положения отдельных видов. Все это определило важность предпринятого нами микроскопического исследования.

В данной работе приведены результаты сравнительного анатомического анализа листа, стебля и корня у четырех представителей: *Coldenia procumbens* L., *Tiquilia canescens* (DC.) A.T. Richardson, *T. palmeri* (A. Gray) A.T. Richardson и *T. nuttallii* (Hook.) A.T. Richardson.

Материал и методика

Материалом для работы послужили гербарные образцы коллекций Ботанического сада БИН им. В.Л. Комарова РАН: *Coldenia canescens* DC. Arizona, IV, 1883, C.G. Pringle, s.n. [LE]; *Coldenia nuttallii* Hook. California, VI, 1882, M.E. Jones, s.n. [LE]; *Coldenia palmeri* Grey. Arizona, VI, 1882, C.G. Pringle, s.n. [LE]; *Coldenia procumbens* L. [Indonesia] Plantae Javanicae, Wall, № 550 [LE], а также гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: *Coldenia canescens* DC., Arizona, III, 1970, C. Leo Hitchcock, s.n. [МНА]; *Coldenia nuttallii* Hook., Argentina, I, 1963, O. Boelcke, N. Bacigalupo, M.N. Correa, s.n. [МНА].

Размягчение гербарного материала, приготовление временных анатомических препаратов, определение наличия в листьях, стебле, корне лигнина, крахмала, жироподобных и дубильных веществ проведены в соответствии с рекомендациями справочника по микротехнике (Барыкина и др., 2004). Срезы просматривали под световым микроскопом «Микромед 3». Для микросъемки срезов применяли световой микроскоп «Ахиоплан-2». Фотографии выполняли с помощью камеры «AxioCamMRC», а для редактирования использовали Adobe Photoshop.

Результаты

Coldenia procumbens

Тонкие листовые пластинки бифациальные. Медианная и крупные латеральные жилки резко выступают снизу; выступ превосходит толщину пластинки в 2–3 раза (рис. 1, А). Отчетливо выражена гладкая кутикула. Среди относительно крупных покровных водоносных эпидермальных клеток обеих сторон имеются мелкие, слегка приподнятые устьица и очень длинные тонкостенные живые простые волоски, превосходящие в 1–3 раза толщину листа. Бульбообразно расширенное основание волоска образовано выделяющейся

большими размерами пузыревидной эпидермальной клеткой (рис. 1, Б). Есть и более короткие железистые трихомы, состоящие из 2–3-клеточной ножки и округлой головки с коричневым содержимым. Они приурочены преимущественно к абаксиальной поверхности пластинки. Мезофилл включает один слой узких относительно коротких палисадных клеток со слегка извилистыми антиклинальными стенками, крупными хлоропластами и 4–5-слойную губчатую паренхиму. Коэффициент палисадности в среднем равен 45%. Длина палисадных клеток в разных участках пластинки неодинакова, что определяет небольшую волнистость ее адаксиальной поверхности.

В области медианной жилки мезофилл прерывается, замещается колленхиматозной тканью. Жилка однопучковая, реже из двух сближенных разной величины пучков. Ее проводящие ткани образуют мощную подковообразную дугу с почти полностью сходящимися краями; преобладает ксилема, флоэма с небольшими тяжами протофлоэмных волокон. Крупные пучки обычно биколлатеральные (рис. 1, А), но в отдельных случаях при смыкании участков флоэмы становятся амфивазальными, а мелкие пучки, полностью погруженные в мезофилл, амфикибральными.

Стебель вертикального побега в поперечном сечении округлый, а стебли полегающего, лежачего и укореняющегося побегов и цветоноса – плоско-выпуклые или овальные (рис. 1, В, Г). В эпидерме множество очень длинных простых волосков, папилл и железистых трихом. В полости клеток эпидермы и субэпидермальном слое 7–8-слойной первичной коры содержатся дубильные вещества, что обуславливает их естественную темно-бурую окраску. Крупноклеточная наружная часть коры представлена рыхло-уголковой колленхимой, содержащей хлоропласты (рис. 1, Д). Проводящие ткани образуют почти сплошной цилиндр (рис. 1, Е), разделенный относительно узкими сердцевидными лучами. Выделяющаяся коричневым цветом вторичная флоэма с небольшими группами толстостенных волокон. Мелкоклеточная перимедуллярная зона, по окраске и структурным элементам несколько похожая на наружную флоэму, резко разграничена с крупноклеточной сердцевиной. В вертикальном побеге в связи с быстрым вытягиванием междоузлий значительная часть последних разрушается с образованием крупной воздухоносной полости.

Главный корень тетра-пентархный, что подтверждается и характером ризотаксиса. *Coldenia procumbens*, будучи стержнекорневым длительно вегетирующим однолетником с сильно раз-

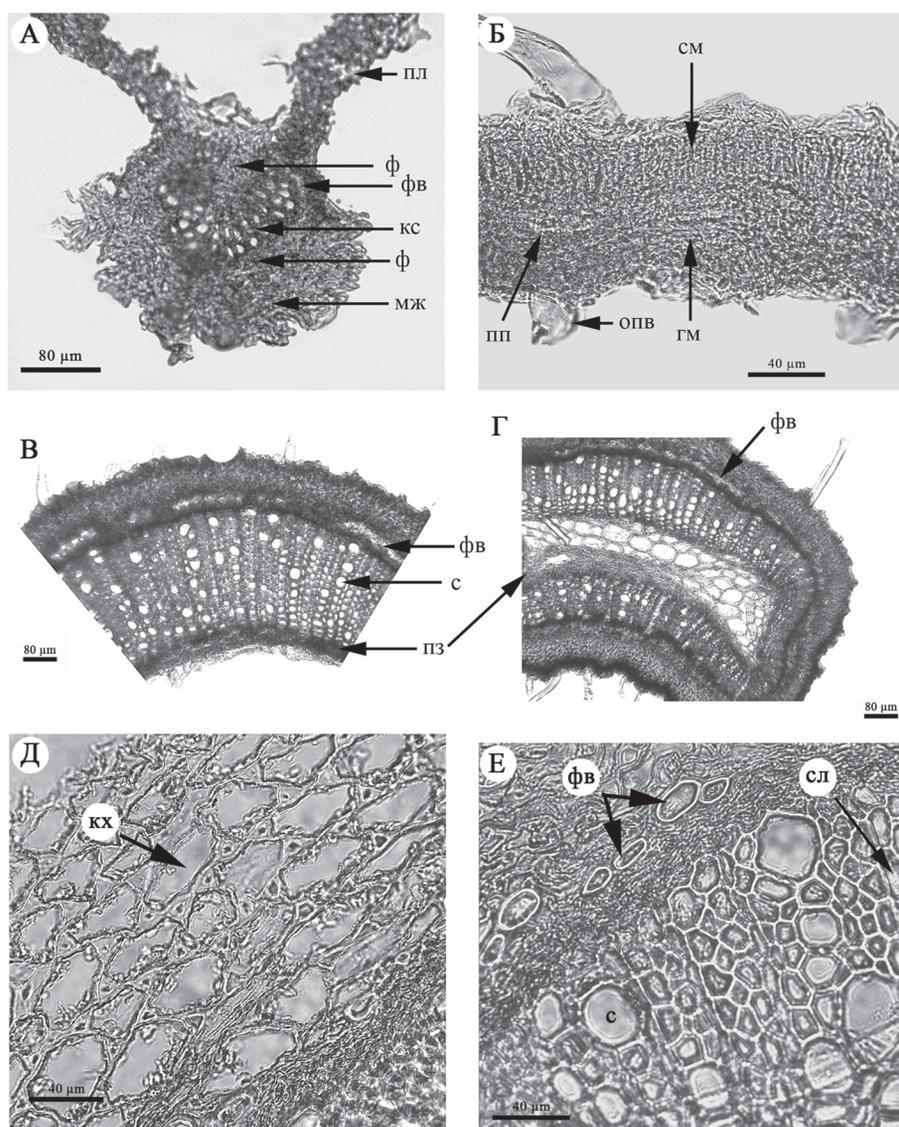


Рис. 1. *Coldenia procumbens*. А – анатомическое строение листа в области медианной жилки; Б – фрагмент поперечного среза пластинки; В, Г, Д, Е – поперечные срезы стебля однолетнего побега. Условные сокращения: *бпп* – биколлатеральный проводящий пучок; *в* – волосок; *вксф* – внутриксилемная флоэма; *вф* – внутренняя флоэма; *ггп* – граница годичного прироста; *гм* – губчатый мезофилл; *жс* – жилка; *жв* – железистый волосок; *кв* – крахмалонасное влагалище; *кс* – ксилема; *ксп* – ксилемная паренхима; *кх* – колленхима; *лп* – лучевая паренхима; *мж* – медианная жилка; *опв* – основание простого волоска; *ошв* – основание щетинистого волоска; *п* – палисады; *пв* – простой волосок; *пз* – перимедулярная зона; *пк* – первичная кора; *пл* – листовая пластинка; *пм* – палисадный мезофилл; *пп* – проводящий пучок; *прп* – простая перфорация членика пористого сосуда; *пск* – поперечная складчатость палисад; *р* – розетка клеток в основании простого волоска; *с* – сосуд; *сд* – сердцевина; *сл* – сердцевинные лучи; *ск* – склереиды; *см* – столбчатый мезофилл; *сп* – ситовидная пластинка; *тэ* – трахеальные элементы; *у* – устье; *ф* – флоэма; *фв* – флоэмные волокна; *фг* – феллоген; *фд* – феллоиды; *фл* – феллодерма; *фм* – феллема; *ффл* – феллоидная феллема; *чс* – членик сосуда с простой перфорацией; *чст* – членик ситовидной трубки; *э* – эпидерма

ветвленным полурозеточным монокарпическим побегом, характеризуется мощным вторичным утолщением стелы корня (рис. 2, А). Интенсивное функционирование камбия стимулируется ростом и ветвлением фотофильного побега. Особенно велик прирост вторичной ксилемы, в которой преобладают крупнопросветные трахеальные элементы. Членики сосудов с простыми перфорационными

пластинками и очередной межсосудистой поровостью (рис. 2, В) объединены (по 2–6 члеников) в горизонтальные группы (рис. 2, Б), реже они объединяются в косо ориентированные группы. Вторичные сердцевинные лучи 1–2-рядные гомогенные. Во вторичной ксилеме, как и у некоторых других стержнекорневых розеткообразующих растений, например *Consolida regalis* Gray из Ranunculaceae

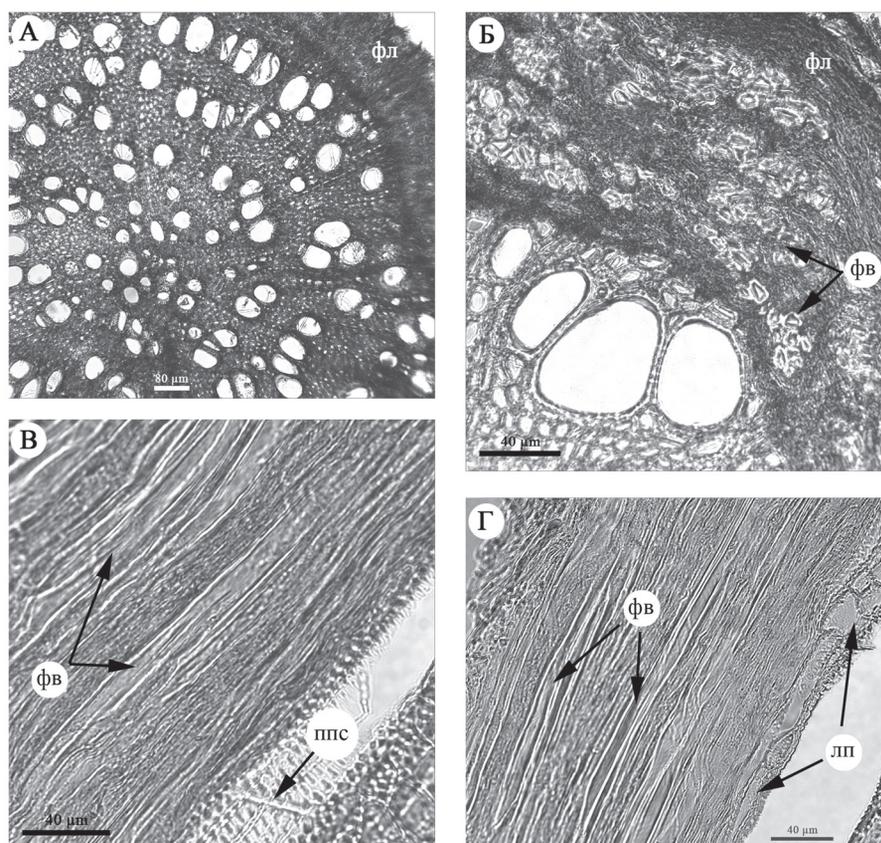


Рис. 2. *Coldenia procumbens*. Главный корень. А – поперечный срез, иллюстрирующий диархность корня и 4 прироста вторичной ксилемы; Б – фрагмент поперечного среза на границе ксилемы и флоэмы; В, Г – тангентальные срезы этой же зоны корня. Условные сокращения см. в подписи к рис. 1

(Барыкина, 1992), отчетливо выражены 3–4 слоя прироста. Аналогичная картина наблюдается и во вторичной флоэме, где формируются группы волокон с относительно слабо лигнифицированными толстыми оболочками, расположенными также в 3–4 слоя (рис. 2, Б–Г). Такое строение васкулатуры стелы корня указывает на ритмичность работы камбия, связанную с последовательным образованием первых активно фотосинтезирующих розеточных листьев, затем удлиненных олиственных метамеров главного и боковых вегетативных побегов, а также паракладиев с репродуктивными органами. Разрастание центрального цилиндра сопровождается деформацией клеток первичной коры, которая рано слущивается. Роль покровной ткани во вторично утолщенном корне выполняет периклического происхождения пробка, включающая несколько слоев тонкостенных суберинизированных клеток.

Tiquilia palmeri

Небольшие овально-продолговатые короткочерешковые листья обильно опушены длинными щетинистыми простыми и железистыми волоска-

ми. Листовые пластинки амфистоматические. Эпидермальные клетки мелкие, толстостенные, с прямыми антиклинальными стенками. Внешняя адаксиальная, реже абаксиальная, поверхность листа крупноволнистая (рис. 3, А). Это связано с особенностями дифференциации изопалисадного мезофилла, длина клеток и число слоев которого меняются вдоль пластинки над пучками и между ними (2 слоя очень длинных палисадных клеток чередуются с 1 слоем коротких), а также с развитием крупных медианной и 5–6 латеральных жилок, несколько углубленных сверху и резко выступающих снизу. Выступ может превышать толщину пластинки в 3–4 раза. В области крупных жилок 6–7-слойный мезофилл замещается на абаксиальной стороне листа компактной колленхиматозной тканью уголкового типа (рис. 3, Б). Средняя часть пластинки более светлая из-за присутствия здесь паренхимных обкладок проводящих пучков и меньшего по сравнению с субэпидермальным слоем числом хлоропластов в палисадных клетках (рис. 3, А). Проводящие ткани крупных жилок располагаются широкой дугой, образуя один, реже два сближенных разной величины биколлатеральных

пучка. Относительно тонкие жилки полностью погружены в мезофилл и представлены обычно амфикирибральными пучками.

Черешок листа на поперечном срезе округлый, сильно опушенный, с 1 крупным биколлатеральным пучком, сходным по строению с пучком медианной жилки листовой пластинки. Узел однолакунный, листовая след однопучковый.

Стебель молодого вегетативного побега близ верхушки и цветонос имеют сходное анатомиче-

ское строение. Округлые в поперечном сечении (рис. 3, В) они снабжены гладкой кутикулой и обильно опушены толстостенными щетинистыми простыми волосками с остатками живого содержимого, а также железистыми волосками. Последние имеют ножку из нескольких клеток и одноклеточную головку. Один-два слоя первичной коры, прилегающие к толстостенной эпидерме, окрашены дубильными веществами в коричневый цвет. Глубже расположена тонкостенная кортикальная

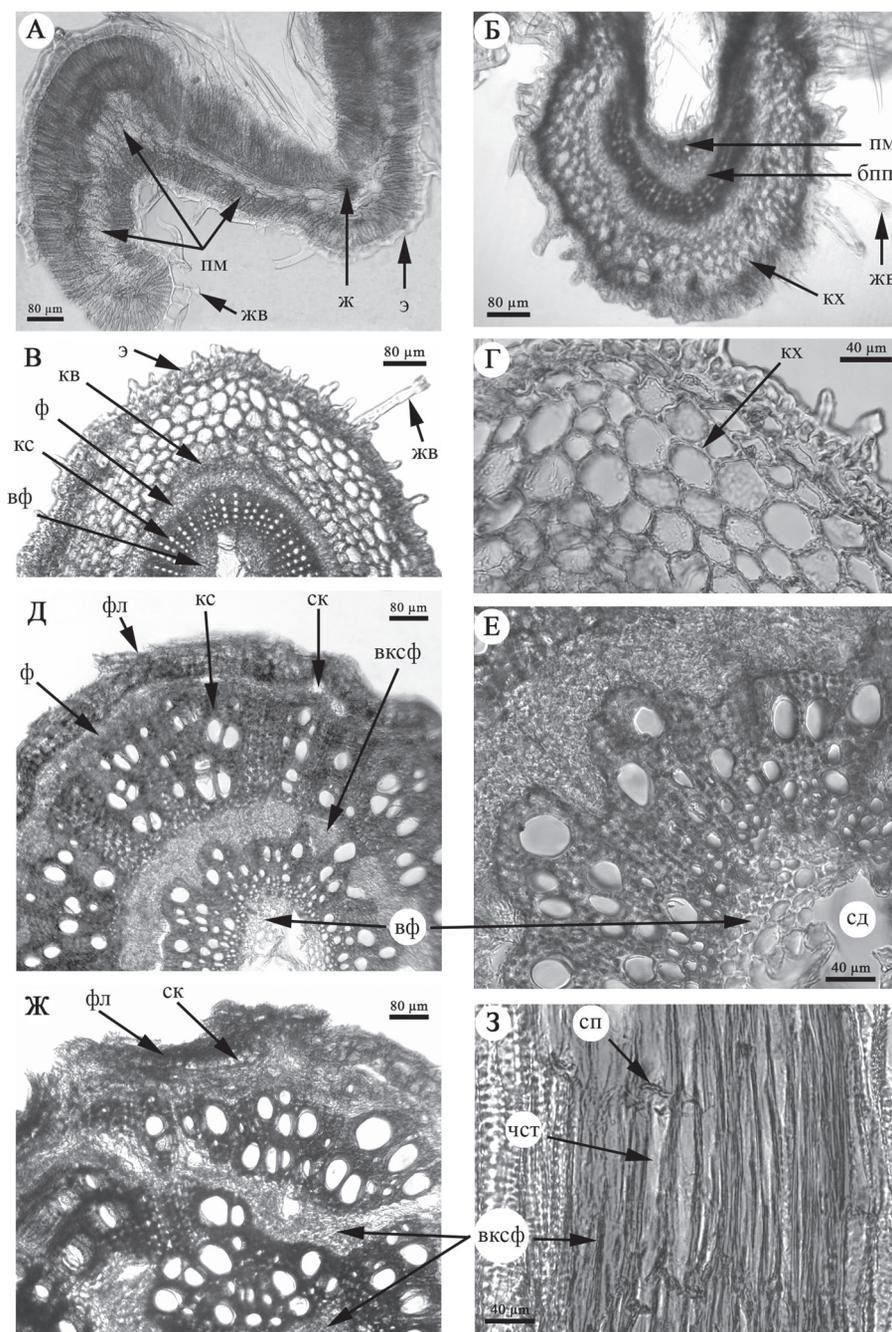


Рис. 3. *Tiqulia palmeri*. Поперечные срезы пластинки листа: А – близ края, видна волнистость адаксиальной поверхности; Б – в области медианной жилки. Поперечные срезы стебля и отдельные их фрагменты на ранней (В, Г) и более поздней (Д, Е) стадиях активности васкулярного камбия. Ж – часть поперечного среза корня; З – продольный срез вторичной ксилемы с включёнными в неё тяжами вторичной флоэмы. Условные сокращения см. в подписи к рис. 1

паренхима с системой небольших межклетников и четко выраженным крахмалоносным влагалищем. Вторичные флоэма и ксилема располагаются почти сплошным кольцом. Ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками. В радиальной цепочке ксилемы до 7 трахеальных элементов, преобладают сосуды с простыми перфорационными пластинками и очередной межсосудистой поровостью. Разделяющие их широкие сердцевинные лучи частично склерифицированы. Небольшая по объему сердцевина округло-треугольных очертаний, с 3–4 участками мелкоклеточной внутренней флоэмы, граничащими с крупными клетками основной паренхимы.

Вдоль побега сверху вниз отмечены структурные изменения в стебле, связанные с возрастающей интенсификацией камбиальной деятельности и усилением опорной функции. В междоузлиях средних участков фотофильного побега первоначально тонкостенная первичная кора преобразуется в рыхлую колленхиму (рис. 3, Г). Во флоэме обозначаются небольшие группы волокнистых склереид со слабо лигнифицированными оболочками. Во вторичной ксилеме, существенно разрастающейся в объеме, появляются небольшие островки внутриксилемной флоэмы. Сердцевина, а также участки внутренней флоэмы разрушаются, стебель становится полым.

Более существенные анатомические преобразования претерпевают базальные метамеры монокарпического побега (рис. 3, Д), которые обусловлены не только интенсивностью работы васкулярного камбия, сопровождающейся аномальным вторичным ростом, но и заложением во внутренних слоях первичной коры феллогена, производящего перидерму. В этой части однолетнего побега на поверхности стебля видны 3–4 слоя, отсекающие кору однородной пробки, и слой феллодермы, содержащий дубильные вещества. В центральном цилиндре преобладает вторичная ксилема. В ее массив погружена внутриксилемная флоэма в виде почти непрерывной горизонтальной полосы (рис. 3, Д, Е). По составу элементов «включенная флоэма» не отличается от флоэмы, расположенной по периферии стелы; ситовидные трубки с горизонтальными простыми ситовидными пластинками.

Диархный, вторично утолщенный главный корень (рис. 3, Ж, З) с 5-слойной перидермой происхождения пробкой, оболочки клеток которой лигнифицированы и суберинизированы, а полости содержат дубильные вещества. Вторичная флоэма с небольшими группами волокнистых склереид. Широкопросветные сосуды ксилемы объединены по 3–4 в тангентальные группы. Как и в основании

стебля хорошо выражена внутриксилемная флоэма, но здесь она образует небольшие островки, а в более старой части корня подвергается склерификации.

Tiquilia nuttallii

В микроструктуре вегетативных органов этого вида много общих с *T. palmeri* признаков. Поверхность листа обильно опушена относительно короткими (в 2 раза превышающими толщину пластинки) простыми шиловидными и железистыми волосками. Шиловидные волоски на большом протяжении толстостенные с узкой полостью, которая резко расширена в основании. Железистые волоски, расположенные в окружении розетки эпидермальных клеток, отличаются шаровидной формой, тонкостенностью и наличием протоплазматического содержимого (рис. 4, А). Пластинка амфистоматическая, ее адаксиальная поверхность мелковолнистая. Мезофилл изопалисадный, 4–5-слойный, пронизан многочисленными (20 и более) полностью погруженными в него амфикирибральными и/или коллатеральными проводящими пучками, снабженными паренхимными обкладками. Медианная однопучковая жилка (рис. 4, Б) и более крупные латеральные жилки слегка выступают снизу. Выступ почти таких же размеров, что и толщина пластинки, на нижнем расширенном конце несколько уплощен. В области медианной жилки столбчатый мезофилл замещается 2–3-слойной паренхимой, содержащей дубильные вещества; пучок биколлатеральный, в углублении ксилемной дуги имеется небольшой тяж флоэмы.

Стебель однолетнего побега в поперечном сечении округлый, слабо ребристый, полый (рис. 4, В). Эпидермальный комплекс включает мелкие опорные клетки изодиаметрической формы с толстыми оболочками и прямыми антиклинальными стенками, слегка погруженные устьица, многочисленные одно-, реже двухклеточные шиловидные волоски, несколько превышающие по длине диаметр стебля, и более короткие железистые. 5–7-слойная первичная кора на периферии имеет характер колленхиматозной ткани с системой небольших межклетников. Отчетливо выражено крахмалоносное влагалище. Вторичная флоэма располагается узким слоем, в нее вкраплены одиночные или небольшие группы относительно крупных склереид со слабо утолщенными лигнифицированными оболочками. Ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками. В центральном цилиндре преобладает вторичная ксилема, имеющая вид почти сплошного массива; сердцевинные лучи 1–2-рядные. Широкопросветные сосуды пре-

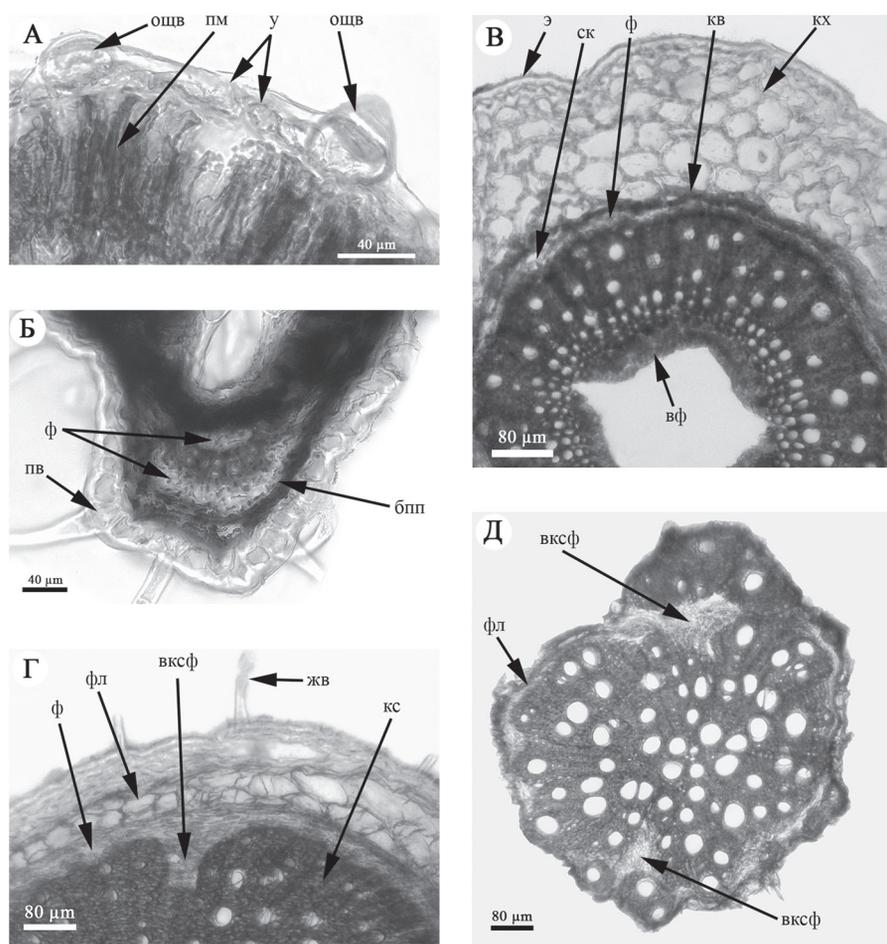


Рис. 4. *Tiqulia nittallii*. Поперечные срезы части листа (А – близ края и Б – в области средней жилки); В, Г – срезы стебля однолетнего побега; Д – срезы корня. Условные сокращения см. в подписи к рис. 1

имущественно одиночные или объединены в радиальные группы по 2–5. К первичной ксилеме изнутри примыкают несколько участков внутренней первичной флоэмы (рис. 4, В). В средних междоузлиях побега близ камбиальной зоны во вторичную ксилему встраиваются 3–4 тяжа мелкоклеточной нелигнифицированной внутриксилемной флоэмы (рис. 4, Г). В конце вегетационного сезона в базальных метамерах годичного побега наблюдаются периклиальные деления кортикальных клеток, прилегающих к наружной флоэме, что приводит к образованию феллогена с последующим формированием, как и в побеге *T. palmeri*, тонкостенной пробки.

Корень диархный. Пробка однородная. Вторичная флоэма образует узкий слой, в котором дифференцируются тяжи более крупных, чем ситовидные элементы, склерид с относительно тонкими лигнифицированными оболочками. Преобладает сильно склерифицированная вторичная ксилема. Широкопросветные сосуды рассеяны по всей площади поперечного сечения корня, одиночные или соединены по два; членики короткие с простыми

перфорационными пластинками на поперечных стенках. Ближе к камбию видны 3–4 участка внутриксилемной флоэмы (рис. 4, Д).

Tiqulia canescens

Среди исследованных нами видов Нового Света особо выделяется *T. canescens*. Листья с резко выраженными чертами световой ксероморфной организации. Пластинки относительно небольшие, овальные, ланцетные или обратнойцевидные, иногда низбегающие на черешок, с округло расширенными краями, загнутыми вниз (револютивный тип), где имеются мощные трихомы, в основании окруженные несколькими сравнительно крупными эпидермальными клетками. В пределах одной особи адаксиальная поверхность может быть плоской или чаще слегка волнистой в связи с локальным чередованием групп палисадных клеток разной высоты. Медианная и некоторые крупные латеральные жилки заметно выступают снизу (рис. 5, А). Пластинки сильно опушены, особенно на абаксиальной стороне (рис. 5, Б), длинными одноклеточными щетинистыми волосками со

следами живого содержимого и более короткими 2–3-клеточными железистыми, развивающимися в меньшем числе. Небольших размеров толстостенные эпидермальные клетки имеют прямые антиклинальные стенки (рис. 5, Г). Устьица непогруженные, а нередко слегка приподнятые, располагаются на обеих сторонах, так что листья амфистоматические, а не гипостоматические, как это описывает Humphrey (1932); подустыичная полость небольшая. Плотность устьиц в верхней и нижней эпидерме колеблется от 146 до 160 на 1 мм^2 .

Мезофилл 3–6-слойный, изопалисадный. Плотнорасположенные палисадные клетки на адаксиальной стороне узкие и очень высокие; один их

слой занимает до 1/2 толщины пластинки и достигает паренхимных обкладок многочисленных проводящих пучков. Над медианной жилкой число слоев мезофилла может увеличиваться до двух, но палисадные клетки здесь, как и на абаксиальной стороне, более короткие. Антиклинальные стенки всех палисадных клеток волнистые, с хорошо выраженными тонкими поперечными складками в виде балок, окрашивающимися рутением красным в розовый цвет (рис. 5, В). Столбчатый мезофилл прерывается лишь на абаксиальной стороне в области медианной жилки, замещаясь крупноклеточной бесцветной паренхимой с системой очень небольших межклетников. Тяжи паренхимы отчетливо выражены как обкладки многочисленных (22

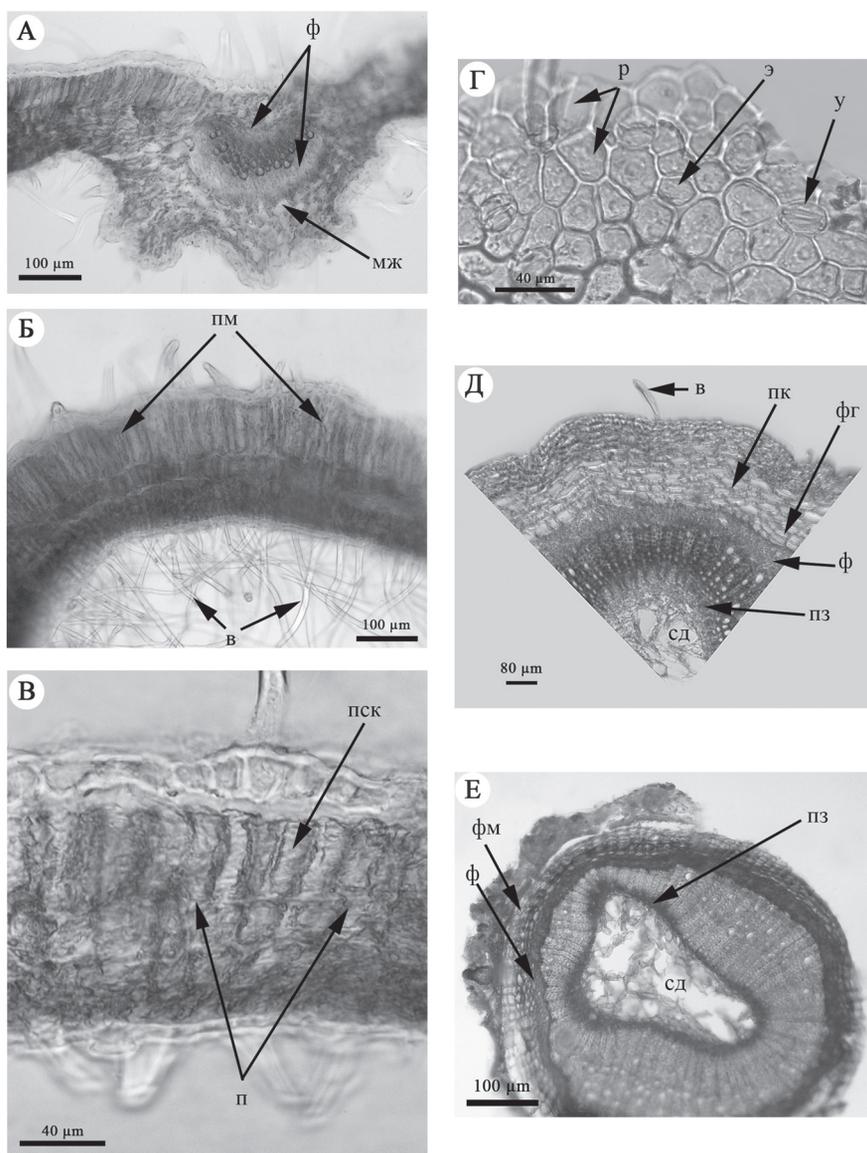


Рис. 5. *Tiquilia canescens*. Поперечные срезы пластинки листа: А – медианная жилка; Б – густое опушение абаксиальной поверхности, В – строение палисадных клеток; Г – парадермальный срез через верхнюю эпидерму листа; Д, Е – поперечные срезы стебля однолетнего побега. Условные сокращения см. в подписи к рис. 1

и более на поперечном срезе пластинки) латеральных проводящих пучков, полностью погруженных в мезофилл. Вероятно, эта зона иногда ошибочно принимается за губчатый мезофилл (Humphrey, 1932).

Медианная жилка одно-, реже двухпучковая (рис. 5, А). В углублении васкулярной дуги и несколько выше дифференцируется мелкоклеточная ткань, весьма сходная с наружной флоэмой, что свидетельствует о биколлатеральном типе пучка. Тонкий черешок листа, длина которого колеблется от 1,5 до 7,5 мм, в поперечном сечении полукруглый, а близ избегающих участков пластинки ассиметричный, сильно опушенный, с одним крупным биколлатеральным пучком. Вдоль черешка, от пластинки до его основания, прослеживается склерификация части клеток наружной и внутренней флоэмы, а также тенденция к переходу от биколлатеральной организации пучка к амфи-

крибральной. Узел однолакунный, листовой след однопучковый.

Стебель однолетнего побега имеет мощное войлочное опушение из длинных простых волосков с примесью железистых. Широкая первичная паренхимная кора с отчетливо выраженным крахмалоносным влагилищем. Сплошной цилиндр проводящих тканей пересечен преимущественно однорядными крахмалсодержащими вторичными сердцевинными лучами. Сердцевина в поперечном сечении округло-треугольная (рис. 5, Е), на периферии с несколькими участками мелкоклеточной ткани. В отличие от других видов, рано происходящее вторичное утолщение стелы сопровождается заложением феллогена во внутренних слоях первичной коры (рис. 5, Д) и образованием перидермы. Формирование 4–5-слойной феллемы распространяется акропетально от нижних метамеров побега к верхним,

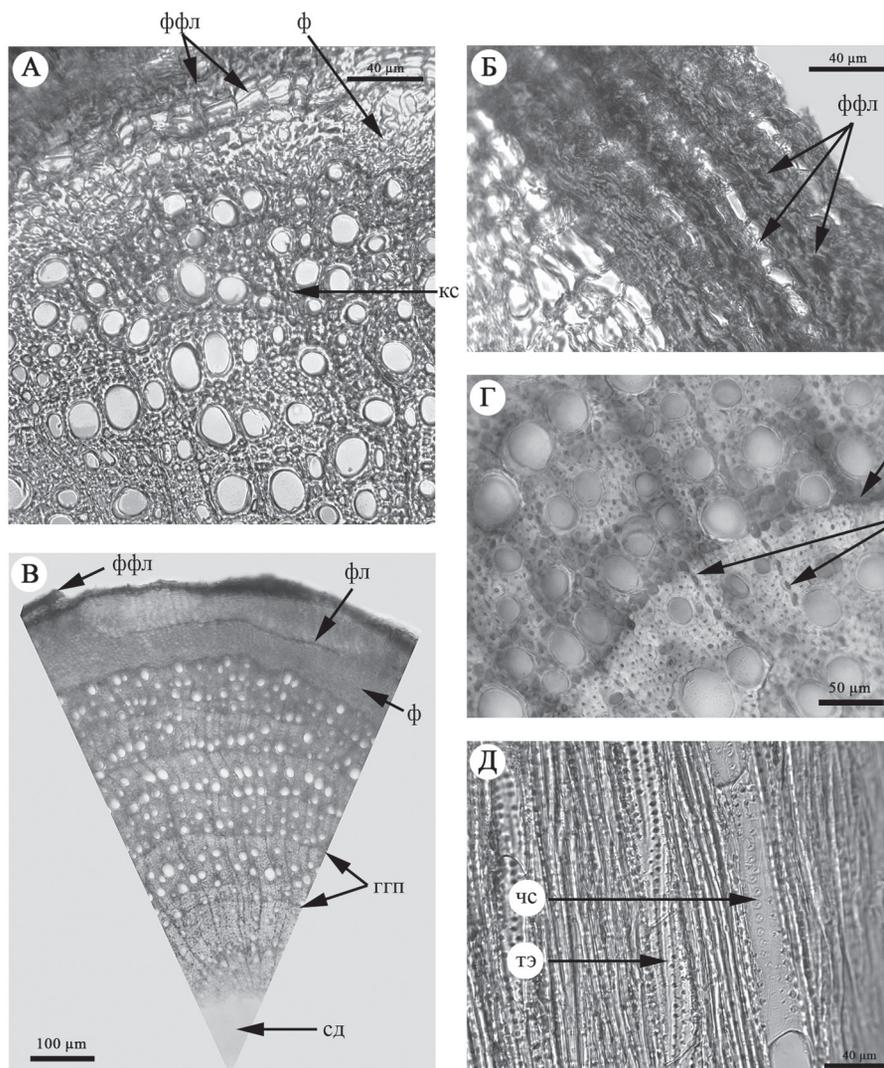


Рис. 6. *Tiqulia canescens*: части поперечных срезов стебля многолетнего побега (А–Г) и радиальный срез (Д). Условные сокращения см. в подписи к рис. 1

отсекая наружные участки отмирающей коры (рис. 5, Е).

Побеги сохраняются в течение 15 и более лет (Humphrey, 1932). Число чередующихся слоев толстостенных и тонкостенных клеток феллемы в 5–6-летнем стебле может достигать 14–16; оболочки и полости некоторых толстостенных клеток естественно окрашены в темно-бурый цвет из-за содержания дубильных веществ (рис. 6, А–В). На отдельных экземплярах были видны следы формирования чешуйчатой корки. Феллему подстилает узкая зона вторичной коры феллодермального происхождения. Вторичная флоэма располагается почти сплошной широкой полосой с небольшими воздухоносными полостями на периферии, группами слабо лигнифицированных склереид и ситовидными элементами, снабженными простыми ситовидными пластинками. Вторичная рассеянно-кольцесосудистая ксилема с отчетливо выраженными границами годовых приростов (рис. 6, В, Г). В ее состав входят короткие членики как широкопросветных, так и узкопросветных сосудов с простыми перфорационными пластинками и очередной межсосудистой поровостью (рис. 6, Д). Первые часто объединены по 2–4 в тангентальные группы (рис. 6, А, В, Г), отделенные друг от друга однорядными сердцевинными лучами. Наряду с сосудами имеются относительно узкие толстостенные трахеидоподобные элементы с многочисленными окаймленными порами, а также вертикальная древесинная, преимущественно терминальная (рис. 6, Г), и лучевая паренхимы. Центральная зона сердцевины подвергается лизису с образованием небольшой воздухоносной полости.

Макроструктура и частично микроструктура корневой системы *T. canescens* описана Humphrey (1932). Она аллоризного типа. Анатомия корней, рано претерпевающих вторичное утолщение, весьма сходна с таковой стеблевой части побега.

Итак, все особенности анатомического строения осевых органов *T. canescens* свидетельствуют о древесной их организации, черты которой проявляются на ранних стадиях морфогенеза растения, имеющего жизненную форму типичного кустарничка или низкорослого кустарника.

Обсуждение

Проведенный сравнительный микроскопический анализ показал, что *Coldenia procumbens*, произрастающая преимущественно по берегам часто затопляемых рек, а также на рисовых высохших полях (Humphrey, 1932), в соответствии с выявленными нами анатомическими особенностями вегетативных органов может быть отнесена

к экологической группе однолетних тропических световых гигромезофитов. Комплекс адаптивных признаков листа включает: крупноклеточность эпидермальных тонкостенных водоносных клеток; небольшую толщину кутикулы; немногочисленность устьиц, расположенных чуть выше покровных клеток на адаксиальной и абаксиальной сторонах пластинки; наличие, как и в стебле, очень длинных тонкостенных живых простых и железистых трихом.

Многие из этих признаков направлены на повышение влагоотдачи. Не исключена роль железистых трихом у *C. procumbens* в качестве простых гидатод. Для пластинки листа также характерны дорзивентральность, дифференцированный мезофилл (один слой палисадного и 4–5 слоев губчатого), биколлатеральный тип пучка с мощно развитой ксилемой в медианной жилке, резко выступающей снизу.

Широкая зона крупноклеточной первичной коры в стебле, как вертикального, так и лежащего побега, представлена рыхло-угловатой колленхимой. Субэпидермальный слой, а также эпидерма и вторичная флоэма выделяются темно-бурой окраской из-за присутствия в них дубильных веществ. Вторичные проводящие ткани образуют почти сплошной цилиндр, пересеченный 1–2-рядными сердцевидными лучами. Флоэма с небольшими группами волокон. Преобладает вторичная ксилема. На границе с крупноклеточной быстро разрушающейся сердцевиной выделяется мелко-клеточная зона, по окраске и структуре внешне несколько похожая на наружную флоэму. Однако эта кажущаяся идентичность нуждается в более тонких гистологических исследованиях не гербарного, а живого материала. Стебли удлиненных побегов полые с крупной воздухоносной полостью.

Стержневой главный корень *C. procumbens* отличается своеобразным строением стелы, которая имеет во вторичной флоэме и ксилеме несколько (до четырех) приростов, что присуще и ряду других стержнекорневых длительно вегетирующих однолетников (Барыкина, 1992) и тесно связано, как это было отмечено нами ранее, с особенностями морфогенеза полурозеточного сильно разветвленного монокарпического побега. Мощное развитие вторичных васкулярных и склеренхимных элементов, обеспечивающих повышенную эффективность проводящей и опорной функций, адаптивно значимо для растения с большой парусной поверхностью, произрастающего на влажном относительно мягком субстрате, при вступлении его в репродуктивную фазу развития.

Исследованные нами травянистые и древесные представители рода *Tiquilia* засушливых областей Нового Света, обитающие в условиях не только недостаточного водоснабжения, но и интенсивного освещения, представляют собой типичные пустынные ксерофиты (Richardson, 1977). Для них характерны мелкие листья с небольшой транспирирующей поверхностью; толстый слой кутикулы; толстостенная эпидерма; густое опушение, защищающее от больших потерь влаги и частично отражающее солнечные лучи, не допуская перегрева; содержание в большом количестве дубильных веществ; изопалисадность мезофилла; интенсивное развитие проводящей системы и др.

Черты ксероморфной и гелиоморфной организации проявляются в микроструктуре как листа, так и стеблевой части побега, что хорошо иллюстрируют однолетние длительно вегетирующие *Tiquilia palmeri* и *T. nuttallii*, принадлежащие к одной и той же секции *Tiquiliopsis* Gray. подрода *Tiquilia*. Общими для обоих видов анатомическими признаками (наряду с ранее отмеченными) можно считать густое опушение не только листовой пластинки, черешка, но и междоузлий; мелкоклеточность; многоугольную форму покровных эпидермальных клеток с толстыми тангентальными и относительно тонкими прямыми антиклинальными стенками; плотность изопалисадного мезофилла и связанную с ней небольшую внутреннюю транспирирующую поверхность. Этим видам также присуще формирование в качестве механических элементов во флоэме стебля и корня склерид (в отличие от волокон у *Coldenia procumbens*); наличие на границе с крупноклеточной сердцевинной мелкоклеточной внутренней первичной флоэмы (возникает внешнее сходство с амфифлоидной сифоностелой); нарушение в стебле и корне нормальной деятельности васкулярного камбия, временами откладывающего конутри отдельные участки внутриксилемной («включенной») флоэмы, состав которой, размеры клеточных элементов, их строение не отличаются от таковых флоэмы, расположенной на периферии ксилемы органа; диархность корней; присутствие во многих тканях всех вегетативных органов таннинов, обуславливающих их темно-коричневый цвет.

Выявленные в небольшом числе видовые различия носят в основном количественный характер. Адаксиальная поверхность листа *T. palmeri* крупноволнистая, *T. nuttallii* – мелковолнистая, что связано с большей плотностью жилок у последнего вида. Медианная жилка листовой пластинки *T. palmeri* однопучковая или двухпучковая (рядом с крупным находится мелкий пучок) более резко

выступает снизу; выступ полукруглой формы превышает толщину пластинки в 3–4 раза. У *T. nuttallii* жилка однопучковая; выступ, несколько уплощенный на нижнем конце, лишь слегка превосходит толщину пластинки. Механическая ткань во флоэме стебля и корня *T. palmeri* представлена относительно длинными волокнистыми склереидами, а у *T. nuttallii* – более короткими макросклереидами. Участки включенной во вторичную ксилему флоэмы у *T. palmeri* менее крупные, чем у *T. nuttallii*.

Весьма характерно для обоих однолетних видов *Tiquilia* замещение в нижних участках стебля эпидермы вторичной покровной тканью – пробкой. Это можно расценить или как подготовку растения к более продолжительному циклу развития (согласно Richardson, 1977, в природе они часто являются травянистыми поликарпиками), или как тенденцию к формированию полудревесной жизненной формы, или, как случай ретенции – удержания признаков предковых древесных форм у основания побега.

T. canescens, будучи кустарничком, наряду со многими общими с однолетними представителями рода чертами структурной организации имеет и ряд специфических особенностей адаптивной специализации, связанной с древесным габитусом и систематическим положением (подрод *Eddya*).

Тонкие пластинки небольших овальных или обратнояйцевидных листьев, иногда низбегающие на черешок, с загнутыми вниз (револютивный тип) округло расширенными краями, с плоской или слабо волнистой адаксиальной поверхностью, амфистоматические, а не гипостоматические (согласно Humphrey, 1932). Как высокие, так и относительно низкие палисадные клетки мезофилла имеют характерные мелковолнистые антиклинальные стенки и пересекающие полость клетки поперек тонкие складки, окрашивающиеся рутением красным в розовый цвет. В анатомической энциклопедии Meyer (1962) такая не совсем обычная структура ассимиляционной ткани не отмечена. Остается неясным и ее адаптивное значение. Необходимы более тщательные, тонкие микроскопические исследования. Возможно, что это защита протопласта палисадных клеток от деформации при потере воды во время длительных засушливых периодов, но не исключена и другая роль складок, в том числе в газопроведении.

В отличие от травянистых представителей *Tiquilia* Нового Света в однолетнем стебле *T. canescens* вторичное утолщение стелы сопровождается образованием на границе с ней перидермы. Она формируется по всей окружности стебля, распространяясь акропетально от ниж-

них междоузлий к расположенным выше по мере окончания их первичного удлинения. К концу вегетационного сезона происходит полное вызревание всех метамеров годичного прироста, которые имеют на поверхности мощный слой феллоидной феллемы. Вторичная ксилема многолетних побегов с отчетливо выраженными границами годичных приростов.

Итак, у *T. canescens* отсутствует столь характерная для осевых органов двух однолетних видов *Tiquilia* внутриксилемная флоэма, которая, согласно литературным источникам (Mullenders, 1947; Mikesell, 1979; Carlquist, 1981, 2002; Patil et al., 2011), нередко обнаруживается у представителей разных семейств, в том числе тропической флоры. Нет и четких следов наличия первичной флоэмы в перимедулярной зоне сердцевины стебля. Эти отличительные от однолетних *Tiquilia* анатомические особенности не свойственны также и виду *Coldenia procumbens*, который Guerke M. (1897) включал вместе с *C. canescens* в секцию *Eucoldenia* Benth. Однако сходство отдельных признаков не всегда указывает на родство таксонов.

Для всех исследованных представителей родов *Coldenia* и *Tiquilia* характерно наличие многих общих анатомических признаков в структуре вегетативных органов. К ним относятся: мощное опушение надземного побега, включающее простые и железистые трихомы; выраженная в той или иной степени волнистая адаксиальная поверхность листа, обусловленная разной высотой палисадных клеток в пучковой и межпучковой зонах листовой пластинки; амфистоматичность последней; биколлатеральный тип пучка медианной жилки и черешка листа; наличие дубильных веществ; от-

носительно слабое развитие склеренхимы; высокая специализация проводящих элементов, присутствие во вторичной ксилеме коротких члеников пористых сосудов с простой перфорацией, а во флоэме ситовидных трубок с простой ситовидной пластинкой; один и тот же тип нодальной структуры (однолакунный узел, однопучковый листовой след), который присущ и другим представителям подсемейства *Ehretioideae*, в частности, видам рода *Ehretia* (Барыкина, 2012). Для подсемейства *Cordioideae* характерен трехлакунный трехпучковый узел (Metcalfe, Chalk, 1950).

Установленные различия в анатомии изученных нами видов коррелируют с разными экологическими условиями их местообитания, жизненной формой растений и систематическим положением. Результаты проведенного сравнительного микроскопического анализа согласуются с молекулярными данными, в частности, M. J. Moore, R. K. Jansen (2006), в соответствии с которыми *Coldenia procumbens* располагается обособленно, сохраняя принадлежность к монотипному роду *Coldenia*, а три других вида, относящиеся к роду *Tiquilia*, входят в состав двух разных подродов: *Eddyia* (*T. canescens*) и *Tiquilia* (*T. nuttallii* и *T. palmeri*).

Авторы глубоко признательны куратору Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН чл.-корр. Р.В. Камелину и куратору Гербария Главного Ботанического Сада им. Н.В. Цицина докт. биол. наук, профессору А.К. Скворцову за оказанную помощь в получении необходимого материала. Самые теплые слова благодарности приносим научному сотруднику Х.Х. Джалиловой за помощь в подготовке микрофотографий.

Работа выполнена в рамках Госзадания Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Барыкина Р.П. Биолого-морфологические особенности и стратегии структурной адаптации однолетних семейств лютиковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1 С. 68-80 [Barykina R.P. Biologo-morfologicheskie osobennosti i strategii strukturnoi adaptatsii odnoletnikov semeistva lyutikovyykh. // Byul. MOIP. Otd. biol. 1992. T. 97. Vyp. 1 S. 68-80].
- Барыкина Р.П. Некоторые биоморфологические и анатомические признаки *Ehretia acuminata* и *E. corylifolia* (Boraginaceae) // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 7. С. 872-883 [Barykina R.P. Nekotorye biomorfologicheskie i anatomicheskie priznaki Ehretia acuminata i E. corylifolia (Boraginaceae) // Bot. zhurn. 2012. T. 97. № 7. S. 872-883].
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с. [Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhaliilova Kh.Kh., Il'ina G.M., Chubatova N.V. Spravochnik po botanicheskoi mikrotekhnike. Osnovy i metody. M., 2004. 312 s.].
- Доброчаева Д.Н. Сем. Boraginaceae Juss. – Бурачниковые // Флора Европ. части СССР. М., 1981. Т. 5. С. 113-179 [Dobrochaeva D.N. Sem. Boraginaceae Juss. – Burachnikovye // Flora Evrop. chasti SSSR. M., 1981. T. 5. S. 113-179].
- Carlquist S. Types of cambial activity and wood anatomy of *Stilidium* (Stilidiaceae) // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. N 6. P. 778-785.

- Carlquist S.* Wood and bark anatomy of Salvadoraceae: ecology, relationships, histology of interxylary phloem // J. Torrey Bot. Society. 2002. Vol. 129. N 1. P.10–20.
- Gottsching M., Hilger H.H.* Phylogenetic analysis and character evolution of *Ehretia* and *Bourreria* (Ehretiaceae, Boraginales) based on ITS1 sequences // Bot. Jahrb. 2001. Vol. 123. P. 249–268.
- Guerke M.* Boraginaceae (Asperifoliaceae) // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Teil 4, Abt. 3a. S. 71–131.
- Humphrey R.R.* The morphology, physiology and ecology of *Coldenia canescens*. Ecology, 1932. Vol. 13. N 2. P. 153–158.
- Meyer F.J.* Das tropische Parenchym. A. Assimilationsgewebe // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1962. Band 4. Teil. 7A. 188 S.
- Metcalf C.R., Chalk L.* Anatomy of dicotyledones. Oxford, 1950. Vol. 2.P. 945–954
- Mikesell J.E.* Anomalous secondary thickening in *Phytolacca americana* L. (Phytolaccaceae) // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. N 9. P. 997–1005.
- Moore M.J., Jansen R.K.* Molecular evidence of the age, origin, and evolutionary history of the American desert plant genus *Tiquilia* (Boraginaceae) // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2006. Vol. 39. P. 668–687.
- Mullenders W.* L'Origine du phloème interxylémien chez *Stylidium* et *Thunbergia*. Etude anatomique. Cellule, 1947. Vol. 51. N 1. P. 5–48.
- Patil V.S., Marcati C.R., Rajput K.S.* Development of intra- and interxylary secondary phloem in *Coccinia indica* (Cucurbitaceae) // IAWA Journal, 2011. Vol. 32 N 4. P. 475–491.
- Richardson A.T.* Monograph of the genus *Tiquilia* (*Coldenia*, Sensu Lato) Boraginaceae: Ehretioideae. Rhodora, 1977. Vol. 79. N 820. P. 467–572.
- Venkateswarlu J., Atchutaramamurti B.* Embryological studies in Boraginaceae // J. Indian Bot. Soc. 1955. Vol. 34. N 3. P. 235–247.
- Stevens P.F.* Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since] will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

Поступила в редакцию / Received 01.04.16
Принята к публикации / Accepted 30.03.2017

COMPARATIVE ANATOMY OF VEGETATIVE ORGANS IN SOME SPECIES OF *COLDENIA* L. AND *TIQUILIA* PERS. (BORAGINACEAE) IN RELATION TO THEIR ECOLOGY, LIFE FORMS AND SYSTEMATIC POSITION

R.P. Barykina, V.Yu. Alyonkin

A microscopic study of vegetative organs in *Coldenia procumbens* L., *Tiquilia canescens* (DC.) A.T. Richardson, *T. palmeri* (A. Gray) A.T. Richardson, *T. nuttallii* (Hook.) A.T. Richardson has shown the presence of many structural traits these species have in common, despite the fact they belong to different genera. A number of anatomical traits characteristic to the species, reflecting the habitat ecology, plants' life forms and taxonomic position, can be pointed out. *Coldenia procumbens* is known to have hygromesophilous structure, while species of *Tiquilia* are xeromorphic. Great resemblance in shoot and root anatomy of annual *Tiquilia palmeri* and *T. nuttallii* proves their close relationship. Meanwhile, *T. canescens*, being a subshrub, differs greatly from annual representatives of the genus by its revolute leaf blade, peculiar structure of the palisades and phellem, the latter including thick-walled lignified phelloids in addition to thin-walled cells. Another trait of difference is the absence of inner phloem at the edge of the pith zone and sites of intraxylary phloem in the axial organs of *T. canescens* – these features are very so typical of annual *Tiquilia* but their absence may suggest resemblance to *Coldenia procumbens*.

Key words: Boraginaceae, Ehretioideae, *Coldenia*, *Tiquilia*, anatomy, assimilative leaves, stem, root.

Acknowledgement. This work was carried out in accordance to Government order for the Lomonosov Moscow State University (projects № AAAA-A16-116021660045-2).

¹ Barykina Rimma P., Department of Higher Plants, Faculty of Biology Lomonosov Moscow State University (barykina28@mail.ru); ² Alyonkin Vitaly Yu., The Botanic Gardens of Moscow State University (boraginaceae@mail.ru).

УДК 581.4:582.929+581.522

МОРФОГЕНЕЗ И СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЭНДЕМИЧНОГО ВИДА *SCUTELLARIA TUVENSIS* (*LAMIACEAE*)

А.А. Гусева¹, В.А. Черемушкина²

В природных условиях изучен онтоморфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций эндемика Тувы *Scutellaria tuvensis*. Дана краткая эколого-фитоценотическая характеристика его местообитаний. Жизненная форма вида – вегетативно неподвижный аэроксильный симподиально нарастающий полукустарничек. Описаны фазы морфогенеза. Побеговая структура взрослой особи представлена системой разветвленных составных скелетных осей (архитектурная единица), образованных четырьмя типами частично отмирающих многолетних побегов. Онтогенез *S. tuvensis* простой, неполный, отсутствуют сенильные особи. Выявлены левосторонний, центрированный и правосторонний онтогенетические спектры ценопопуляций. Их разнообразие в разных эколого-ценологических условиях определяется изменением темпов развития особей и периодичностью семенного возобновления.

Ключевые слова: морфогенез, онтогенез, ценопопуляция, онтогенетический спектр, *Scutellaria tuvensis*, Тува.

Scutellaria tuvensis Juz. (Lamiaceae) имеет узкий эндемичный ареал, охватывающий юго-восточную часть Тувы и примыкающую к ней северо-западную территорию Монголии (Юзепчук, 1954; Камелин, Губанов, 1989; Зуев, 1997). В Туве его местообитания приурочены к Центрально-Тувинской и Убсунурской котловинам, а также юго-западной части нагорья Сангилен. Произрастание вида связано с сухими и опустыненными степями, распространенными в котловинах и окружающих их на юго-востоке низкогорьях. *S. tuvensis*, как правило, растет на каменисто-щебнистой почве, обычен на галечниках, крупнокаменистых осыпях. В сообществах выступает как ассектатор, однако может доминировать и образовывать аспект. Вид хорошо обособлен от близкородственного *S. grandiflora* по окраске венчика, форме листьев и географическому распространению (Юзепчук, 1951; Камелин, Губанов, 1989).

Наши исследования выявили, что *S. tuvensis* – полукустарничек (Гусева, 2013). Однако побегообразование, структурная организация взрослых особей *S. tuvensis* и их морфогенез недостаточно изучены, не выявлены морфологические и популяционные механизмы адаптации к разным условиям произрастания. Это и обусловило цель настоя-

щего исследования – изучение морфогенеза и онтогенетической структуры ценопопуляций в Туве.

Материалы и методы исследования

В Центрально-Тувинской котловине *S. tuvensis* распространен на северо-востоке в степном поясе на высотах 600–1000 м над ур. моря на пологих холмах (5–10°), занятых опустыненными и сухими степными сообществами, на крутых склонах (35–50°) в петрофитных вариантах степей и на осыпях. Для опустыненных сообществ с участием *S. tuvensis* характерен разреженный травяной покров с покрытием 20–30%. В кустарниковом ярусе доминирует *Caragana pygmaea* (L.) DC. s. str. Травяно-кустарничковый ярус представлен *Ephedra monosperma* С.А. Mey., *Atraphaxis pungens* (M. Bieb.) Jaub. et Spach, *Krashennikowia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Видовая насыщенность фитоценозов 20–26 видов. Среди трав преобладают *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Stipa krylovii* Roshev., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Potentilla acaulis* L., *Artemisia frigida* Willd. На крутых каменистых склонах при сходной видовой насыщенности в фитоценозах присутствуют крупные кустарники *Caragana bungei* Ledeb., *Spirea hypericifolia*

¹ Гусева Александра Алексеевна – мл. науч. сотр. Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук (guseva.sc@list.ru); ² Черёмушкина Вера Алексеевна – зав. лабораторией интродукции лекарственных и пряно-ароматических растений Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук, докт. биол. наук, профессор (cher51@mail.ru).

L., в травяном ярусе доминирование переходит к *Stipa orientalis* Trin., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Artemisia frigida* Willd. и др.

В юго-западной части нагорья Сангилен сообщества с *S. tuvensis* располагаются на высоте 1200–1900 м над ур. моря и приурочены к щебнисто-каменистым склонам разной крутизны (от 5 до 30°) и конусам выноса временных водотоков. Общее проективное покрытие составляет 30–50%. Видовая насыщенность фитоценозов колеблется от 12 до 33 видов. Кустарниковый ярус сложен *Caragana pygmaea*, *C. bungei*, *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Berberis sibirica* Pall. В травостое доминируют *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Festuca valesiaca*, *Potentilla acaulis*. В группу преобладающих видов входят полукустарнички *Artemisia frigida*, *Kochia prostrata*, иногда *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., постоянно встречаются *Ephedra monosperma*, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Мей. in Ledeb., *Potentilla bifurca* L., *Carex duriuscula* С.А. Мей.

В Убсунурской котловине *S. tuvensis* встречается в подпорье опустыненных степей (800–1000 м над ур. моря) и входит в состав галечно-ковыльных опустыненных степей с присутствием *Stipa orientalis*, *Atraphaxis pungens*, *Asterothamnus poliiifolius* Novopokr., *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljakov, *Convolvulus chinensis* Ker Gawl., распространенных по щебнистым шлейфам Восточного Танну-Ола, и встречается в несформированных сообществах на галечнике в долинах рек.

S. tuvensis изучена нами в 5 местообитаниях.

ЦП 1 Кызыльский р-н, р. Большой Теректиг-Хем, южный склон с выходами скальных пород и крупно-обломочными камнями. N 51°50'12,5"; E 094°36'32,9"; h = 920 м, крутизна склона 10°. Закустаренная сухая степь. Общее проективное покрытие (ОПП) 40%. Видовая насыщенность фитоценоза 28 видов. Кустарниковый ярус слагают *Caragana pygmaea*, *Spiraea hypericifolia*, высота яруса до 60 см. В кустарничково-травяном ярусе преобладают *Artemisia frigida*, *Atraphaxis pungens*, *Stipa orientalis*, *Elytrigia gmelinii* (Trin.) Nevski. Сообщество подвержено интенсивной пастбищной нагрузке.

ЦП 2 Тува, Кызыльский р-н, в 19 км от Эрбека, у подножья юго-западного склона, обращенного в долину р. Улуг-Хем. N 51°34'34,8"; E 094°03'31,5"; h = 607 м, крутизна склона 30°. Опустыненная степь, ОПП 25%. В кустарниковом ярусе преобладают *Caragana pygmaea*, *C. bungei*, *Atraphaxis laetevirens* (Ledeb.) Jaub. et Spach, в кустарничково-травяном ярусе покров состоит из *Ephedra monosperma*, *Artemisia frigida*, *Vicia costata* Ledeb.,

Allium tuvinicum (N.V. Friesen) N.V. Friesen и др. Всего отмечено 15 видов.

ЦП 3 Тува, Тес-Хемский р-н, в 35 км от пос. Эрзин, горные гряды по правобережью р. Тес-Хем, конус выноса. N 50°28'33,7"; E 094°55'26,7"; h = 1134 м. Сухая степь, ОПП 10%. Видовая насыщенность 24 вида. В травяном покрове присутствуют *Stipa orientalis*, *Artemisia frigida*, *Agropyron cristatum*, *Cymbaria daurica* L., *Vicia costata*, *Yougia tenuifolia* Willd., *Allium austrosibiricum* N.V. Friesen и др.

ЦП 4 Тува, Тес-Хемский р-н, Убсунурская котловина галечник в долине р. Хоолу. N 50°70'50,6"; E 093°36'26,4"; h = 878 м. ОПП 15%. В несформированном сообществе присутствуют 13 видов: *Caragana bungei*, *Asterothamnus polifolius* Novopokr., *Yougia tenuicaulis* (Babc. et Stebb.) Czer., *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne., *Scutellaria tuvensis*, *Panzerina lanata* (L.) Sojak и др.

ЦП 5 Тува, Тес-Хемский р-н, Убсунурская котловина, в долине р. Хоолу по галечнику. N 50°70'25,5"; E 093°34'80,3"; h = 805 м. ОПП 10%. В несформированном сообществе присутствуют 10 видов: *Scutellaria tuvensis*, *Yougia tenuicaulis*, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Vincetoxicum sibiricum*, единично встречаются *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Ephedra regeliana* Florin. и др.

Жизненная форма вида описана с использованием эколого-морфологической классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962). При исследовании морфогенеза опирались на представления о фазах морфогенеза (Ценопопуляции..., 1976; Серебрякова, 1980; Черемушкина, 2004; Савиных, Черемушкина, 2015). Исследование структуры взрослых особей и побегов основано на подходах И.Г. Серебрякова (1962), М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякова (1977), разработанных для древесных растений, а также представлений об архитектурной единице (Barthélémy et al., 1989; Barthélémy, Caraglio, 2007). При изучении развития особей принята концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов 1950, Уранов 1975). Онтогенетическая структура ценопопуляций исследована по общепринятым методикам (Ценопопуляции..., 1976). ЦП 2–4 изучены во второй половине июня, ЦП 1 – в середине июля, а ЦП 5 – в начале августа. Онтогенетический спектр описан на основе учета 16–108 площадок размером 1 м², заложенных регулярным способом на трансектах шириной 1 м. В изученных популяциях число проанализированных особей составляло от 250 до 420. Тип ЦП дан по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и классифика-

ции «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). Экологическая плотность установлена, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Абсолютный возраст особей определен по годичным кольцам.

Морфогенез *Scutellaria tuvensis*

В течение онтогенеза особи проходят следующие фазы морфогенеза: первичный побег – разветвленный первичный побег – первичный куст. Фаза первичного побега характерна для проростков и ювенильных особей. В имматурном состоянии особи находятся в фазе разветвленного побега. С виргинильного состояния и до конца жизни особи представлены первичным кустом.

Для *Scutellaria tuvensis* характерно надземное прорастание семян. Всхожесть эремов в целом низкая и колеблется по нашим данным от 15 до 35%. Проростки имеют удлиненный побег с парой овальных семядольных листьев и парой настоящих ассимилирующих листьев длиной 0,2–0,4 см, шириной 0,2–0,3 см (рис. 1). Переход в ювенильное состояние происходит с момента отмирания семядольных листьев. В этом состоянии особи продолжают нарастать моноподиально, побег состоит из 4–6 удлиненных метамеров с длиной междоузлий от 0,1 до 1,4 см.

В имматурное состояние особи переходят в этот же год в июле. Длина первичного побега в разных местообитаниях колеблется, на крутых склонах с крупными камнями длина побега достигает 12 см, на галечнике – от 0,8 до 2 см. Она увеличивается за счет размера междоузлия, число метамеров колеблется от 8 до 11. Из почек 4–6-го метамера разворачиваются один–два боковых удлиненных побега, состоящих из 3–4 метамеров. Формируется разветвленный побег. Эти побеги в конце года полностью отмирают.

Имматурное состояние кратковременное уже в конце вегетационного сезона из почек на срединной и базальной частях первичного побега разворачиваются боковые укороченные побеги, формируется первичный куст, особи переходят в виргинильное состояние. Боковые укороченные побеги состоят из 2–5 метамеров с листьями переходного типа, прикрывающими верхушечную почку. Листья переходного типа характеризуются небольшой сильно опушенной листовой пластинкой с очень коротким или длинным черешком, превышающим длину листовой пластинку в 3 раза. Такие побеги с уходящей в зиму короткомерной частью мы вслед за И.Г. Серебряковым (1959) будем называть озимыми. В пазухах каждого листа на укороченном побеге закладываются

почки. В конце первого вегетационного сезона первичный побег на крутых склонах с крупными камнями может достигать 14 см, принимая плагиотропное положение. На галечнике побег значительно короче (до 1,5–3,5 см) и, располагаясь среди камней, остается ортотропным. Верхушечные почки первичного и укороченных боковых побегов сохраняются и перезимовывают. На главном корне длиной до 13 см развиваются мелкие боковые эфемерные корни, отмирающие в конце года.

На второй год жизни первичный и боковые побеги продолжают нарастать моноподиально. Прошлогодние участки побегов одревесневают. Второй годичный прирост первичного побега состоит из удлиненных метамеров. Второй годичный прирост боковых побегов также удлиненный, часть укороченных метамеров прошлого года может вытягиваться, но в большинстве случаев они остаются сближенными. Таким образом, формируется боковой двухлетний озимый удлиненный побег. В структуре особей виргинильного состояния имеются 2–3 таких побега. На втором годичном приросте первичного и боковых побегов II порядка разворачиваются побеги следующих порядков. Из почек, тронувшихся в рост в начале вегетационного сезона, развиваются удлиненные побеги со сближенными метамерами в апикальной части. В конце вегетационного сезона из почек базальной части второго годичного прироста и почек первого разворачиваются озимые укороченные побеги. Нереализованные почки становятся спящими. В конце второго года жизни годичный прирост первичного побега принимает плагиотропное положение, верхушечная почка сохраняется. На следующий год побег продолжает нарастать моноподиально. Второй годичный прирост боковых побегов II порядка частично отмирает, остальная часть побега полегает. Озимые боковые побеги III порядка сохраняются, удлиненные полегают и сохраняются, нарастание системы боковых побегов симподиальное. Таким образом, особь представлена моноподиально-симподиальной системой побегов.

В редких случаях моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное на второй год жизни особей. Первичный побег под действием механических факторов перестает нарастать моноподиально, весь плагиотропный первый годичный прирост сохраняется. Боковые побеги II порядка с сохранившимися верхушечными почками продолжают нарастать, формируются вторые годичные приросты озимых двулетних удлиненных побегов, как и при выше описанном варианте. Такие особи чаще всего зацветают на 4-й год. Таким образом, в виргинильном состоянии особи находятся 1, реже

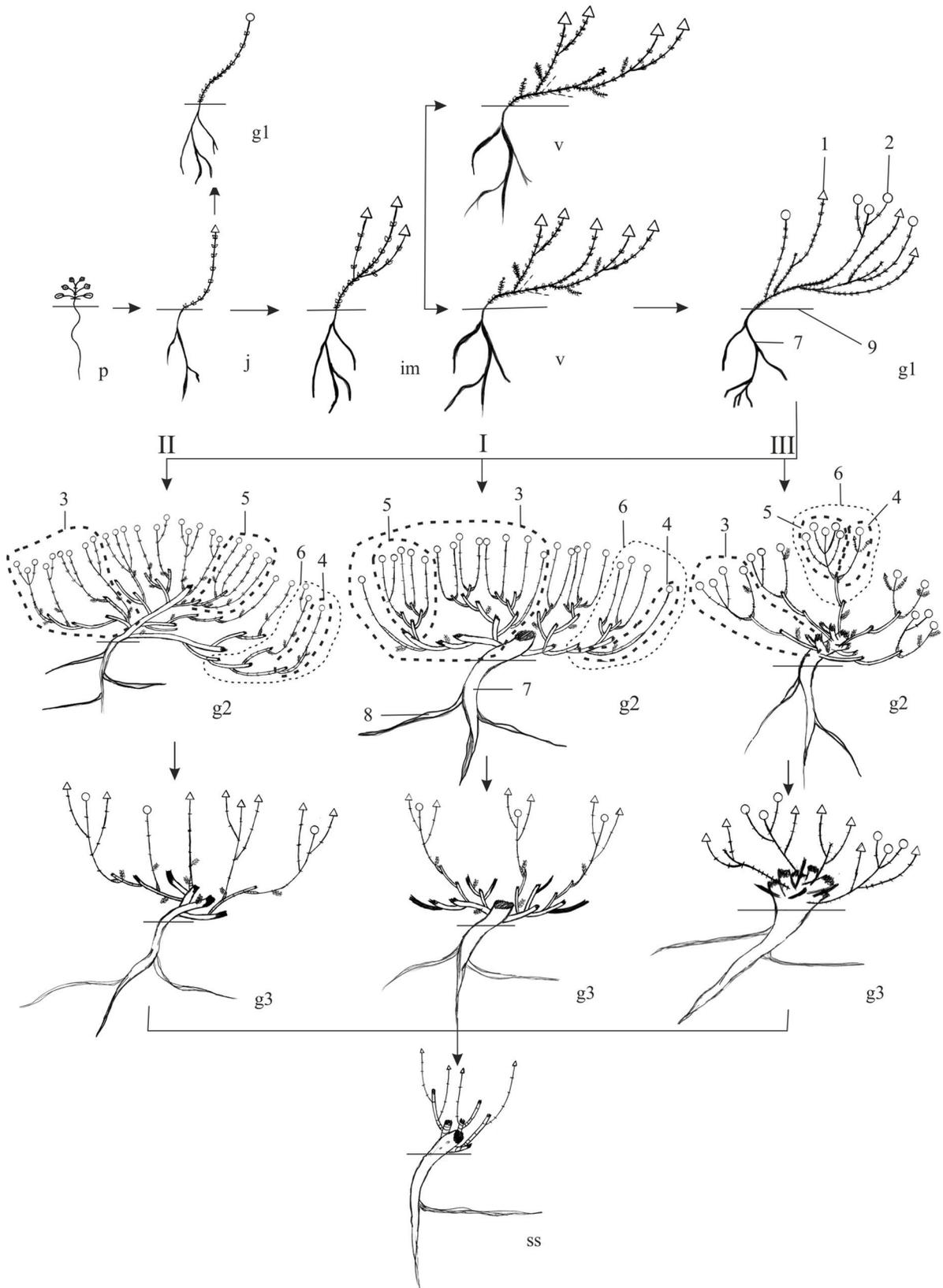


Рис. 1. Поливариантность онтогенеза *Scutellaria tuvensis*. Онтогенетические состояния: р – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное. Развитие особей: I – конус выноса, II – крутые склоны, III – галечник. 1 – вегетативный побег, 2 – генеративный побег, 3 – архитектурная единица (разветвленная составная скелетная ось ССО), 4 – побег формирования, 5 – система побега ветвления (СПВ), 6 – система побега формирования (СПФ), 7 – главный корень, 8 – боковой корень, 9 – уровень почвы, → – переходы между состояниями

2 года. Главный корень удлиняется до 20 см, на нем развиваются мелкие эфемерные корни.

На третий год жизни растения переходят в молодое генеративное состояние. Первичный побег – трехлетний, зацветает первым. Позже цветут 3–4 однолетних генеративных побега обогащения, развивающиеся из силлептических почек, располагающихся под соцветием на третьем годичном приросте первичного побега. Боковые побеги II и III порядков продолжают рост, формируется второй удлиненный годичный прирост. Побеги функционально могут быть вегетативными (1–6 (10)) и генеративными (1–3). Генеративные побеги анизотропные, мощные, после цветения отмирает только соцветие, остальная часть побега полегает и сохраняется. Эти побеги становятся побегами формирования n -порядка. На них развиваются удлиненные и озимые побеги следующих порядков. Ветвление побега формирования приводит к образованию системы побега формирования (СПФ).

Вегетативные побеги являются побегами ветвления (ПВ). На них на втором годичном приросте из пазушных пролептических почек развиваются озимые и удлиненные побеги следующих порядков, из зимующих почек на первом годичном приросте развиваются 1–2 озимых побега, остальные почки становятся спящими. Побеги ветвления, ветвь, формируют систему побега ветвления (СПВ). В конце вегетационного сезона большая часть второго годичного прироста ПВ отмирает.

После первого цветения моноподиально-симподиальное нарастание особей меняется на симподиальное. Первичный побег отмирает, длина сохраняющейся части меняется в зависимости от местообитания. На галечнике длина достигает 0,3–7 см (среднее число метамеров 7). На крутых склонах с крупными камнями сохраняется от 2,5 до 14 см побега, состоящего из 6–16 метамеров. На конусе выноса побег отмирает почти полностью, сохраняется только узел с почками в пазухах семядольных листьев. Развивающиеся из них побеги становятся побегами формирования n -го порядка.

Новые ПФ $n+1$ -го порядка развиваются из спящих и зимующих почек, закладывающихся в узлах ПФ n -го порядка. Соотношение побегов ветвления и побегов формирования, а также их взаимное расположение на ПФ n -го порядка различны и зависят от условий произрастания каждой конкретной особи. У некоторых особей каждый боковой побег, разворачиваясь, становится побегом формирования, образуя свою собственную систему. Для других особей характерны 1–3 побега формирования

на материнском побеге, развивающихся в одно и то же или разное время. За счет большого числа дочерних побегов формирования в кусте образуются сильно разветвленные составные скелетные оси (ССО), состоящие из базальных частей ПФ, согласно М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякову (1977). Главный корень утолщается до 0,5 см, на нем формируются 1–2 боковых корня, в апикальной части образуются много эфемерных тонких корней. Продолжительность молодого генеративного состояния 2–6 лет.

В средневозрастном генеративном состоянии куст состоит из разветвленных составных скелетных осей, которые представляют собой архитектурную единицу особи. Число и степень разветвленности архитектурной единицы зависят от местообитания, чаще даже от места произрастания конкретной особи. Архитектурная единица образована четырьмя типами побегов (рис. 2).

1. Однолетний генеративный удлиненный побег. Развивается из силлептических и пролептических почек. Может быть побегом ветвления и побегом обогащения.

2. Озимый двулетний удлиненный генеративный побег. Развивается из пролептических и спящих почек. По структуре побег удлиненный, с укороченным основанием, состоящим из 2–5 сближенных метамеров. Первый годичный прирост укороченный, второй удлиненный, заканчивается соцветием. Функционально может быть побегом ветвления и формирования.

3. Озимый трехлетний удлиненный генеративный побег. Развивается из спящих почек. Первый годичный прирост укороченный, формируется в конце лета – начале осени; второй годичный прирост – удлиненный с укороченной апикальной частью; третий – удлиненный с соцветием. Это побег формирования, формирует периферию кустов.

4. Двулетний удлиненный генеративный побег. Развивается из пролептических и спящих почек. Первый и второй годичные приросты удлиненные, отличаются по длине междоузлий, в первый год они короче, на второй год формируются более длинные междоузлия. Может быть, побегом ветвления и формирования.

На конусе выноса (рис 1, I) в связи с почти полным отмиранием первичного побега от центра отходят чаще всего две ССО длиной по 4–7 см (12), продолжительность жизни таких осей достигает 10 лет. В состав осей входят первый годичный прирост и часть второго прироста ПФ (1,5 см) при высоте побега 6–8 см. СПФ образована тремя–четырьмя ПВ. Их ветвление приводит к формированию СПВ. Как правило, побеги ветвятся

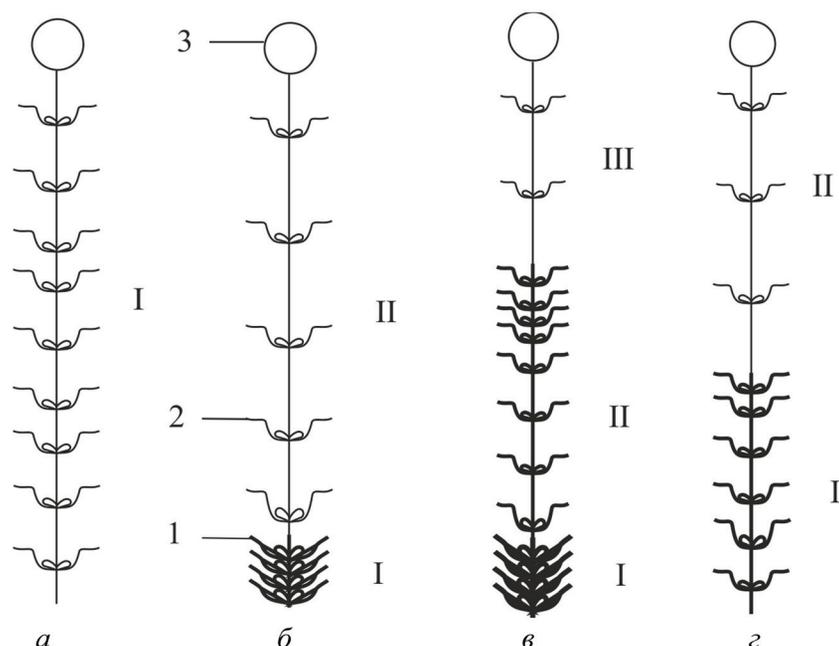


Рис. 2. Типы побегов *Scutellaria tuvensis*: а – однолетний генеративный удлиненный побег, б – озимый двулетний удлиненный генеративный побег, в – озимый трехлетний удлиненный генеративный побег, г – двулетний удлиненный генеративный побег. Годичный прирост: I – первый, II – второй, III – третий. 1 – переходные листья с пазушными почками, 2 – настоящие зеленые листья с пазушными почками, 3 – соцветие

в базальной части до 2–3-го, реже 5-го порядка: формируются побеги ветвления $n+1$ -го порядка из пролептических почек и генеративные побеги обогащения из силлептических почек. После реализации почек СПВ постепенно полностью отмирает вместе с частью ПФ. От СПФ n -го порядка отходит один ПФ $n+1$ -го порядка, он развивается из пазушных пролептических почек первого удлиненного метамера. Развитие побегов формирования из спящих почек в основании куста приводит к появлению новых молодых разветвленных ССО. Общее число разновозрастных осей в этих условиях 6–7 (10) шт. Диаметр куста 10–22 см.

На крутых склонах (рис 1, II), покрытых крупными камнями, сохраняется большая часть первичного побега, поэтому по оси развиваются разные по мощности ССО, а СПФ, соответственно, структурно отличаются. Чем ближе к основанию по оси находится СПФ, тем она более мощная. На ней каждый побег следующего порядка является ПФ. За счет большого числа дочерних ПФ формируются ССО, длительность жизни которых достигает 7 лет, а длина 8–12 (18) см. Чем дальше от основания, тем больше в СПФ формируется ПВ и тем слабее их ветвление, длительность жизни таких осей составляет 2–3 года. Диаметр куста в этих условиях 15–30 (37) см.

На галечнике (рис 1, III) от центра куста могут одновременно отходить 3–5 одновозрастных СПФ. Ветвление чаще всего акротонное, образуются два побега из супротивных почек, один из них отмирает полностью, а второй становится ПФ. ССО состоят из 2–3 СПФ, длительность их жизни не более 2–3 лет. Они полностью отмирают до базальной части. За счет небольшой длины междоузлий длина осей составляет 2–4 см. Диаметр кустов 11–16 (20) см достигается за счет анизотропного роста побегов ветвления. Из-за большого числа укороченных метамеров в базальной части ПФ в основании куста сохраняется много спящих, часто ветвящихся почек. Из них развиваются новые СПФ. Из-за небольшой длительности жизни ССО в кусте часто происходит их смена.

Главный корень в средневозрастном состоянии утолщается до 1 см, имеет светло-коричневую окраску с продольными бороздами, перекручивается. В его срединной части горизонтально поверхности почвы развиваются 2–5 боковых корней по 0,2–0,3 см толщиной.

В старом генеративном состоянии старение проявляется в изменении структуры СПФ: уменьшается длительность жизни СПФ, соотношение ПФ и ПВ меняется в сторону увеличения чис-

ла ПВ, число порядков ветвления в СПВ также уменьшается.

На конусе выноса отходящие от центра куста основные скелетные оси, благодаря неподвижности субстрата, существуют до конца жизни растения, достигая возраста 14 лет. Они отмирают медленно с апикального конца до места отхождения более молодой оси. Когда запас почек на дочерней ССО заканчивается, она полностью отмирает вместе с частью материнской оси. В этом местообитании интенсивное ветвление ПВ приводит к тому, что в центре куста накапливается много базальных частей побегов, несущих спящие почки, из которых образуются новые СПФ. Развившиеся на них ПВ однолетние удлинённые вегетативные и озимые двулетние генеративные, ветвящиеся до III порядка. После реализации почек СПВ отмирает вместе с частью ПФ. В центре куста сохраняется много ветоши.

На крутых склонах после реализации почек ССО отмирают до первого годичного прироста СПФ n -порядка и замещаются более молодыми, но слабо развитыми ССО, развивающимися из спящих почек. В СПФ, входящей в состав оси, разворачиваются 2–3 ПВ и 1, реже 2 ПФ. Длительность жизни таких осей 3–5 лет. В результате подвижности субстрата сухих остатков в кусте не остается.

На галечнике в старом генеративном состоянии особи имеют сильно разросшиеся базальные части первичного и боковых побегов разных порядков. Из сохранившихся спящих почек разворачиваются ПФ, на которых развиваются однолетние вегетативные и озимые генеративные побеги ветвления. Длительность жизни СПФ 2–3 года, она отмирает полностью. ССО в этом состоянии не образуются.

В подземной части главный корень достигает 30 см, на нем развиваются 3–6 боковых корня, ориентированных горизонтально относительно поверхности почвы.

В субсенильном состоянии оси отмирают до первого прироста СПФ n -го порядка. На остатках осей из сохранившихся спящих почек развиваются 1–2 вегетативных однолетних удлинённых побега, состоящих из 4–6 метамеров. После реализации почек особи быстро отмирают.

Также в популяциях встречаются особи с ускоренными темпами развития. Первичный побег не ветвится, и такие особи зацветают на 1–2-й год жизни. Побеги формирования начинают развиваться после отцветания первичного побега. Дальнейшее развитие не отличается от описанного выше. Абсолютный возраст особей колеблется от 7 до 24 лет.

Таким образом, онтогенез простой, неполный, отсутствуют сенильные особи. В прегенеративном состоянии особи развиваются как кустарнички, и только после смены нарастания системы побегов в молодом генеративном состоянии начинает формироваться структура полукустарничка. Онтогенез особей характеризуется быстрыми темпами развития в прегенеративном периоде, наибольшей продолжительностью жизни в средневозрастном генеративном состоянии и быстрым отмиранием в постгенеративном периоде, что приводит к отсутствию сенильных особей.

Онтогенетическая структура *Scutellaria tuvensis*

Онтогенетическая структура изученных ценопопуляций отличается разнообразием (таблица). В ЦП 1, расположенной на склоне с выходами скальных пород и крупными глыбами, средняя экологическая плотность составляла 9,6 ос./м². Онтогенетический спектр двухвершинный левосторонний с абсолютным максимумом на молодой генеративной фракции и локальным на ювенильной. Присутствие в ценопопуляции до 17,9% ювенильных особей связано с произрастанием *S. tuvensis* между крупными камнями, что обеспечивает молодым особям защиту от иссушения, повреждения при выпасе и уменьшает естественный процесс элиминации вследствие слабой корневой и побеговой систем. Поливариантность в темпах развития молодых генеративных особей (от 2 до 6 лет) способствовала их накоплению в ЦП и формированию максимального пика в онтогенетическом спектре (таблица). Средневозрастные и старые генеративные особи представлены в популяции в равных долях (12%). Постгенеративные особи отсутствовали из-за гибели в результате интенсивного выпаса. По классификации «дельта-омега» ЦП молодая ($\Delta = 0,26$; $\omega = 0,56$).

В ЦП 2 также формируется левосторонний спектр, но с максимумом на виргинильных особях (39,6%). При произрастании на полужакопленной осыпи (склон 30°), субстрат которой на 70–80% составляет мелкий и крупный щебень, часть особей уже в первый год переходит в виргинильное состояние, так как в середине лета происходит полегание первичного побега, и на его плагитропной части в рост трогаются боковые почки, что приводит к образованию куста. Наличие достаточно хорошо развитой корневой системы у особей и увеличение длительности виргинильного состояния до 2–3 лет обеспечивают их накопление в ценопопуляции. Однако в результате засыпания субстратом и естественного отмирания виргинильных особей

Распределение особей по онтогенетическим группам (%) и некоторые демографические характеристики ценопопуляций *Scutellaria tuvensis*

Номер ценопопуляции	Онтогенетические состояния							Демографические показатели			Классификация «дельта-омега»
	j	im	v	g1	g2	g3	ss	P _{экол.}	Δ	ω	
1	17,9	10,7	16,3	31,1	12	12	0	9,6	0,26	0,56	молодая
2	0,2	4,7	39,6	21,1	19,7	13,3	1,4	20,5	0,31	0,65	зреющая
3	0	0	1,8	21,2	29,7	38,8	8,5	20,2	0,57	0,81	стареющая
4	0,7	1	9,1	26,1	41,6	20,2	1,3	3	0,45	0,83	зрелая
5	0,8	1,2	14,9	13,6	66,6	2,9	0	6,2	0,41	0,86	зрелая

доля молодых генеративных растений сокращается в половину (21,1%). Экологическая плотность достаточно высокая и составляет 20,5 ос./м². По классификации «дельта-омега» ценопопуляция зреющая (Δ = 0,31; ω = 0,65).

ЦП 3 изучена в сухой степи на конусе выноса между двух горных склонов. Плотность *S. tuvensis* также высокая – 20,2 особей/м². Особи располагались неравномерно, группами на пологих участках водотока. Онтогенетический спектр ЦП правосторонний с максимумом на старых генеративных особях (38,8%). Отсутствие особей ювенильного и имматурного состояний, а также низкая доля виргинильных особей (1,8%) связаны со смыванием в период весенних паводков особей этих фракций из-за их слабой корневой системы. Как только у растений формируется мощная корневая система, они закрепляются в субстрате и не подвергаются механической гибели. В этом местообитании самая большая длительность жизни особей – до 24 лет. В молодом генеративном состоянии особи находятся 3–4 года, в средневозрастном и старом генеративном состояниях – 5–8 и 3–6 лет соответственно. Увеличение длительности жизни, вероятно, связано с формированием мощных медленно отмирающих многолетних осей на неподвижном субстрате, что приводит к накоплению старых генеративных особей в ЦП, несмотря на то что длительность жизни особей в субсенильном состоянии также увеличивается до 3 лет, численность их заметно падает (8,5%) из-за слабой побеговой и корневой систем. ЦП стареющая (Δ = 0,57; ω = 0,81).

ЦП 4 и 5 располагались на галечнике первой террасы в долине р. Хоолу. ЦП 4 находилась ниже по течению реки. Плотность особей очень низкая и составляла 3,0 и 6,2 ос./м² в ЦП 4 и 5 соответственно. В обеих ЦП формируется центрированный спектр с максимумом на средневозрастных генеративных особях (в ЦП 4 и 5 – 41,7 и 66,5%

соответственно). Низкая доля ювенильных (0,7–0,8%) и имматурных (1–1,2%) особей в ЦП определяется быстрым переходом особей в виргинильное (9,1–14,9%) и молодое генеративное (13,6–26,1%) состояния, а также засыпанием и смыванием особей в результате смещения субстрата при разливе реки. Обе ЦП по классификации «дельта-омега» являются зрелыми: для ЦП 4 Δ = 0,45 и ω = 0,83; для ЦП 5 Δ = 0,41 и ω = 0,86.

Таким образом, в изученных ценопопуляциях формируются 3 типа спектра: левосторонний, центрированный и правосторонний. В ЦП 4 и 5 в местообитаниях с подвижным полужакрепленным субстратом онтогенетический спектр центрированный с максимумом на средневозрастных генеративных особях. ЦП являются зрелыми. В условиях выпаса (ЦП 1) и на крутых крупнощелбистых склонах (ЦП 2) формируется левосторонний спектр (ЦП 1 – молодая, ЦП 2 – зреющая). В выложенных местообитаниях (ЦП 4) формируется правосторонний спектр (ЦП 4 – стареющая).

Заключение

Изучение онтогенеза вегетативно неподвижного аэроксильного полукустарничка *Scutellaria tuvensis*, произрастающего в сухих и опустыненных степях на юго-востоке Тувы, выявило сходство и отличие в морфогенезе особей в разных эколого-ценотических условиях. Во всех местообитаниях они последовательно проходят одни фазы морфогенеза: первичный побег – разветвленный первичный побег – первичный куст. До генеративного состояния особи развиваются как кустарнички без отмирания части надземных побегов. Этому способствуют быстрые темпы развития растений в прегенеративном периоде и анизотропность побегов. Структура взрослых особей представлена системой одревесневших разветвленных составных скелетных осей, побеги формирования которых нарастают моноподиально 2–3 года и частично

отмирают. Наличие повторяющихся архитектурных единиц в строении побеговой системы особи, особенности их развития свидетельствуют о возможности применения концепции реитерации, разработанной для древесных растений (Hallé et al., 1978; Barthélémy D. and Caraglio Y., 2007), и для вегетативно неподвижных аэроксильных полукустарничков. Архитектурная единица образована четырьмя типами побегов, а число и степень ее разветвленности у особи зависят от местообитания. Поливариантность онтогенеза и способность разных типов побегов участвовать в построении многолетней основы куста являются морфологи-

ческой адаптацией особей вида к разнообразным условиям произрастания.

Ценопопуляции *Scutellaria tuvensis* нормальные, большинство полночленные. Самоподдержание ценопопуляций происходит только семенным путем. Для района исследования характерна нестабильность выпадения осадков в летний период, что отражается на численности ювенильных и имматурных особей в ценопопуляциях. Формирование нескольких типов онтогенетических спектров связано с изменением темпов развития особей в разных эколого-ценотических условиях.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-02857-а), а также проекта Государственного задания № 0312-2016-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Гусева А.А. Онтогенез шлемника тувинского (*Scutellaria tuvensis* Jus.) // Онтогенетический атлас растений. Т VII. Йошкар-Ола, 2013. С. 125–127 [Guseva A.A. Ontogenez shlemnika tuvinskogo (*Scutellaria tuvensis* Jus.) // Ontogeneticheskii atlas rastenii. T VII. Ioshkar-Ola, 2013. S. 125–127].
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7 [Zhivotovskii L.A. Ontogeneticheskoe sostoyanie, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii // Ekologiya, 2001. № 1. S. 3–7].
- Зуев В.В. 3. *Scutellaria* L. – Шлемник // Флора Сибири. Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae) / под ред. Л.И. Малышева. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 165. [Zuev V.V. 3. *Scutellaria* L. – Shlemnik // Flora Sibiri. Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae) / pod red. L. I. Malysheva. Novosibirsk, 1997. T. 11. S. 165].
- Камелин Р.В., Губанов И.А. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. в Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 5. С. 109–111 [Kamelin R.V., Gubanov I.A. *Scutellaria grandiflora* Sims S. L. v Mongolii // Byul. MOIP. Otd. biol., 1989. T. 94. Vyp. 5. S. 109–111].
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарничков. М., 1977. 160 с. [Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Struktura i morfogenez kustarnikov. M., 1977. 160 s.].
- Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 209 с. [Odum Yu. Ekologiya. M., 1986. T. 2. 209 s.].
- Савиных Н.П., Черемушкина В.А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экол. журн. 2015. № 5. С. 659–670 [Savinykh N.P., Cheremushkina V.A. Biomorfologiya: sovremennoe sostoyanie i perspektivy // Sibirskii ekol. zhurn., 2015. № 5. S. 659–670].
- Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений. 1959. Вып. 5. С. 3–37 [Serebryakov I.G. Tipy razvitiya pobegov u travyanistykh mnogoletnikov i faktory ikh formirovaniya // Voprosy biologii rastenii. 1959. Vyp. 5. S. 3–37].
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с. [Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rastenii. M., 1962. 378 s.].
- Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии жизненная форма у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 80. Вып. 6. С. 75–86 [Serebryakova T.I. Eshche raz o ponyatii zhiznennaya forma u rastenii // Byul. MOIP. Otd. biol., 1980. T. 80. Vyp. 6. S. 75–86].
- Ценопопуляция растений: (Основные понятия и структура). М., 1976. 215 с. [Tsenopopulyatsiya rastenii: (Osnovnye ponyatiya i struktura). M., 1976. 215 s.].
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. М.; Л., 1950. С. 179–196 [Rabotnov T.A. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. Vyp. 6. M.; L., 1950. S. 179–196].
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34 [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Biol. nauki. 1975. № 2. S. 7–34].
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 119–134 [Uranov A.A., Smirnova O.V. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsii mnogoletnikh rastenii // Byul. MOIP. Otd. biol. 1969. T. 74. Vyp. 2. S. 119–134].
- Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск, 2004. 277 с. [Cheremushkina V.A. Biologiya lukov Evrazii. Novosibirsk, 2004. 277 s.].
- Юзепчук С.В. Шестьдесят новых шлемников // Ботанические материалы гербария ботанического института имени В.Л. Комарова АН СССР. 1951. Т. 14. С. 356–453. [Yuzepchuk S.V. Shest'desyat novykh shlemnikov // Botanicheskie materialy gerbariya botanicheskogo instituta imeni V.L. Komarova AN SSSR. 1951. T. 14. S. 356–453].

- Юзенчук С.В. Род Шлемник – *Scutellaria* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 20. С. 183–184 [Yuzepchuk S.V. Rod Shlemnik – *Scutellaria* L. // Flora SSSR. M.; L., 1954. T. 20. S. 183–184].
- Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. Architectural concepts for tropical trees // Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity / eds. L.B. Holt-Nielsen, H. Balslev. L., 1989. P. 89–100.
- Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Ann. Bot.* 2007. Vol. 99. Iss. 3. P 375–407.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests. Berlin, 1978. 442 p.

Поступила в редакцию / Received 23.03.2016
Принята к публикации / Accepted 02.09.2016

MORPHOGENESIS AND STATE OF COENOPOPULATIONS OF THE ENDEMIC SPECIES *SCUTELLARIA TUVENSIS* (LAMIACEAE)

A.A. Guseva¹, V.A. Cheryomushkina²

Ontomorphogenesis and ontogenetic structure of coenopopulations of Tuvinian endemic *Scutellaria tuvensis* were studied in natural conditions. A brief ecological and coenotic characteristic of its habitats is given. A life form of the species is vegetatively immobile fixed aeroxylemic sympodial dwarf subshrub. The phases of morphogenesis are described. The sprout structure of the mature individual is represented by a system of branched sympodial skeletal axes (an architectural unit) formed by four types of partly dying perennial shoots. The ontogeny of *S. tuvensis* is simple, incomplete, without the senile individuals. Left-hand, centered and right-hand ontogenetic spectra of the coenopopulations were revealed. Their diversity in different ecological and coenotic conditions is determined by the change in the rate of development of the individuals and periodicity of seed reproduction.

Key words: morphogenesis, ontogenesis, coenopopulation, ontogenetic spectra, *Scutellaria tuvensis*, Tyva.

Acknowledgement. The study was supported by the Russian Science Foundation (project № 15-04-02857) and by the draft state task № 0312-2016-0003.

¹ Guseva Alexandra Alexeevna, The Central Siberian Botanical Garden the Siberian Branch of the RF Academy of Sciences junior research scientist (guseva.sc@list.ru); ² Cheryomushkina Vera Alexeevna, The Central Siberian Botanical Garden the Siberian Branch of the RF Academy of Sciences (cher51@mail.ru).

УДК 581.2 : 581.524.2

ПОРАЖЕНИЕ ИНВАЗИОННЫХ РАСТЕНИЙ ФИТОПАТОГЕННЫМИ ГРИБАМИ НА ПРИМЕРЕ НЕДОТРОГИ МЕЛКОЦВЕТКОВОЙ

Е.Ю. Благовещенская¹

Представлены результаты пяти лет исследований грибных заболеваний недотроги мелкоцветковой (*Impatiens parviflora* DC.), проведенных на Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского. Обнаружены три заболевания, вызванные грибами и грибоподобными организмами: ложная мучнистая роса (возбудитель – *Plasmopara obducens* (J. Schröt.) J. Schröt.), серая гниль (возбудитель – *Botrytis cinerea* Pers.) и ржавчина (возбудитель – *Puccinia komarovii* Tranzschel). Недотрога обыкновенная поражается двумя другими патогенами (*Podosphaera balsaminae* (Wallr.) U. Braun et S. Takam. и *Puccinia argentata* (Schultz) G. Winter), первый из которых в будущем, возможно, сможет перейти к паразитированию на недотроге мелкоцветковой. Развитие патогенов имеет выраженную сезонную и многолетнюю динамику. Наиболее важными для недотроги мелкоцветковой патогены – *P. obducens* и *B. cinerea* (ранее для этого растения не отмеченные), которые снижают семенную продуктивность и могут приводить к гибели растений.

Ключевые слова: *Impatiens*, недотрога, *Puccinia komarovii*, *Plasmopara obducens*, *Botrytis cinerea*, ложная мучнистая роса, серая гниль.

Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ЗБС МГУ) расположена в Одинцовском р-не Московской обл. и вот уже в течение нескольких десятилетий служит полигоном для научных исследований и учебной базой для практики студентов разных факультетов МГУ. На территории биостанции зарегистрированы 845 видов сосудистых растений, среди которых 814 видов покрытосеменные (Алексеев и др., 2011). Из представителей семейства Balsaminaceae здесь встречаются три вида недотрог, один из которых аборигенный – это недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.), и два чужеродных вида – недотрога железистая (*I. glandulifera* Royl.) и недотрога мелкоцветковая (*I. parviflora* DC.). Недотрога мелкоцветковая – однолетнее травянистое растение, входящее в Черную книгу флоры средней России (Виноградова и др., 2010). Этот центрально-азиатский вид впервые отмечен в Женеве в 1831 г., и к середине XX в. он широко распространился по всей Европе, тяготея к синантропным местообитаниям (Trepł, 1984). В настоящее время этот вид недотроги занимает одну из ведущих позиций в списке инвазионных видов центральной Европы,

хотя и не оказывает сильного негативного влияния на видовое богатство (Hejda, 2012). В России этот вид появился в конце XIX в., в настоящее время он широко распространен на территории Российской Федерации и является массовым для Московской обл. (Марков и др., 1997). На ЗБС МГУ *I. parviflora* еще совсем недавно отмечали как редкое растение (Алексеев и др., 2011), но в настоящее время она распространилась по всей территории, вытесняя недотрогу обыкновенную. В отдельных местообитаниях плотность недотроги мелкоцветковой в настоящее время превышает 200 экз./м².

В списках фитопатогенных микромицетов *I. parviflora* редко фигурирует как растение-хозяин, в отличие от недотроги обыкновенной, и в целом отмечается, что данный вид не поражается ни грибами, ни насекомыми-вредителями (Виноградова и др., 2010). Это соответствует предположению о том, что успешность инвазионных видов во вторичном ареале обеспечивается отсутствием в них патогенов. Тем не менее в настоящее время ситуация кардинально изменилась и недотрога мелкоцветковая представляет классический пример того, как заносный вид со временем становится подвержен разным заболеваниям, которые начинают регулировать его численность.

¹ Благовещенская Екатерина Юрьевна – науч. сотр. кафедры микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (kathryn@yandex.ru).

Материалы и методы

Обследование территории ЗБС МГУ проводили маршрутным методом в июне–сентябре 2011–2015 гг. Для учета пораженности растений в местах произрастания закладывали учетные площадки величиной 1 м². Для микроскопического изучения патогенов использовали световой микроскоп «Leica DM500».

Результаты и обсуждение

На недотроге были обнаружены четыре заболевания, вызванные грибами и грибоподобными организмами: ложная мучнистая роса (возбудитель – *Plasmopara obducens* (J. Schröt.) J. Schröt.), настоящая мучнистая роса (возбудитель – *Podosphaera balsaminae* (Wallr.) U. Braun et S. Takam.), серая гниль (возбудитель – *Botrytis cinerea* Pers.) и ржавчина (возбудители – *Puccinia argentata* (Schultz) G. Winter и *P. komarovii* Tranzschel), из них три отмечены на недотроге мелкоцветковой.

Ложная мучнистая роса

В начале июля 2012 г. на ЗБС МГУ у многих растений *I. parviflora* были обнаружены утолщение и искривление цветоносов, вскоре на цветоносах и на нижней стороне листьев появился белый налет спороношения, по которому паразит был определен как *Plasmopara obducens* (Peronosporaceae, Peronosporales, Peronosporidae, Peronosporae, Incertae sedis, Oomycota, Chromista; рис. 1).

Ранее указывалось, что данный паразит поражает исключительно семядоли и подсемядольное колено растений рода *Impatiens* и развивается преимущественно на *I. noli-tangere* (Наумов, 1954; Kochman, Majewski, 1970). Но оказывается, что в настоящее время произошла кардинальная смена стратегии развития патогена и по всему миру

наблюдается сильное поражение декоративных видов рода *Impatiens* с совершенно другой симптоматикой заболевания. Болезнь обнаруживается на стадии цветения, у пораженных растений отмечают задержку роста, нарушение цветения и скручивание листьев (Vajna, 2011; Catlin, 2012; Satou et al., 2013). В ряде случаев происходит гибель посадок. В Тайване это заболевание отмечено на декоративном для нас, но инвазионном для Тайваня виде недотроги – *Impatiens walleriana* Hook. (Kirschner, 2013).

На ЗБС МГУ в 2012 г. заболевание приобрело массовый характер (распространенность от 60 до 80% в разных кварталах), продолжалось до конца августа и вело к нарушению формирования семян. В 2013 г. первые пораженные растения были отмечены уже в начале июня. Проведенный в середине июня анализ распространенности заболевания не выявил связи ни с плотностью популяции растений, ни с какими-либо другими факторами. Вероятнее всего, наблюдаемая разница в развитии болезни связана с тем, что в разных популяциях патоген находился на разных стадиях своего развития. Это подтверждается тем, что уже к середине июля распространенность болезни в большинстве мест произрастания достигла 100%. Тем не менее в 2014 и 2015 гг. столь сильного развития заболевания уже не наблюдалось, хотя патоген встречался во всех местах произрастания недотроги с июня по август.

Мучнистая роса

Мучнистая роса бальзаминов имеет очень характерную симптоматику в виде белого мучнистого налета на листьях и стеблях растения. Впоследствии на этом мучнистом налете развиваются мелкие коричневые шарики – плодовые тела паразита, так называемые «хазмотеции». Для рода *Impatiens* известен один вид мучнисторосяных грибов – *Podosphaera balsaminae* (Erysiphaceae,

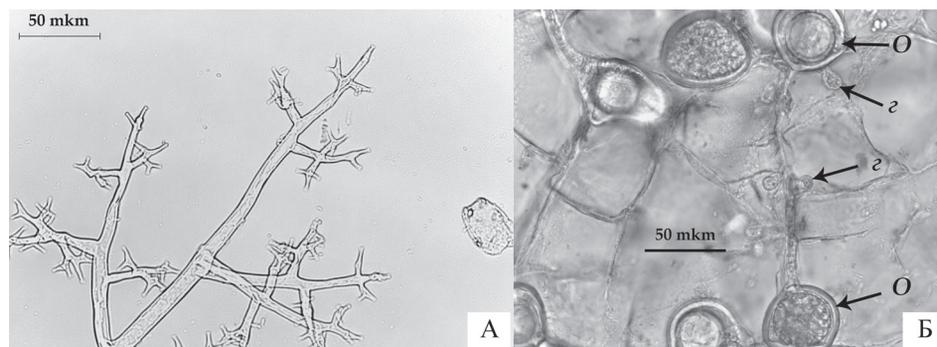


Рис. 1. *Plasmopara obducens*. А – спорангиеносец; Б – срез пораженной части стебля *Impatiens parviflora* (О – ооспоры, z – гаустории, проникающие в клетки растения)

Erysiphales, Leotiomyetidae, Leotiomyetes, Pezizomycotina, Ascomycota, Fungi). Очень сильное развитие мучнистой росы отмечено на недотроге обыкновенной в 2011 г. Ранее в качестве хозяина была ошибочно указана недотрога мелкоцветковая (Благовещенская, 2014). Вторая вспышка заболевания наблюдалась в 2014–2015 гг., в то время как в 2012 и 2013 гг. имело место весьма слабое поражение растений без формирования плодовых тел патогенным грибом.

Эпифитотия мучнистой росы в 2014–2015 гг. отмечена не только для недотроги, но и для многих других видов, что связано с засушливыми погодными условиями, благоприятствующими развитию данной группы патогенов. Возможно, если засушливые годы, сопровождающиеся эпифитотиями мучнистой росы будут повторяться, то этот патоген сможет перейти и на *Impatiens parviflora*, как это уже произошло в Польше (Ruszkiewicz-Michalska et al., 2012).

Серая гниль

Серая гниль известна для разных видов растений, в том числе она поражает сельскохозяйственным и декоративные растениям (Botrytis..., 2007). Возбудителем этой болезни считается анаморфный гриб *Botrytis cinerea*, телеоморфа которого относится к классу Леоциномицетов (Sclerotiniaceae, Helotiales, Leotiomyetidae, Leotiomyetes, Pezizomycotina, Ascomycota, Fungi). Известно, что данный гриб может поражать декоративные виды рода *Impatiens*, вызывая отмирание цветоносов и, иногда, сгнивание

стебля растения (Pritchard et al., 1999; Botrytis..., 2007; Головченко, 2013).

На ЗБС МГУ в конце июля 2012 г. в квартале 6 был обнаружен одиночный очаг серой гнили на *I. parviflora* (рис. 2), болезнь наблюдалась до конца сентября. Цветоносы пораженных растений были покрыты серо-коричневым мицелиальным налетом, цветы и листья верхней части побега отмирали. В других местах данного паразита на *I. parviflora* отмечено не было. В 2013 г. очаги этой болезни наблюдались по всей территории биостанции, а в нескольких местах (6-й, 11-й и 21-й кварталы) в августе наблюдали массовую гибель растений. В 2014 и 2015 гг. данное заболевание на недотроге отмечено не было.

Ржавчина

Все ржавчинные грибы являются облигатными паразитами растений, многие из них характеризуются сложным жизненным циклом со сменной растений-хозяев. Для рода *Impatiens* известны два вида возбудителей ржавчины – *Puccinia argentata* и *P. komarovii* (Pucciniaceae, Pucciniales, Incertae sedis, Pucciniomyetes, Pucciniomycotina, Basidiomycota, Fungi). Первый из этих видов разнохозяинный, промежуточным хозяином для него является *Adoxa*. *P. komarovii* – однохозяинный вид (весь цикл проходит на недотроге) (Ульянищев, 1978). В урединиостадии эти виды отличаются по числу ростковых пор: 4–7 ростковых пор у урединиоспор *P. argentata* и одна верхушечная ростковая пора у урединиоспор *P. komarovii*. Телиоспоры обоих видов, как это характерно для



Рис. 2. Поражение *Impatiens parviflora* серой гнилью. На врезке показан пораженный плод недотроги

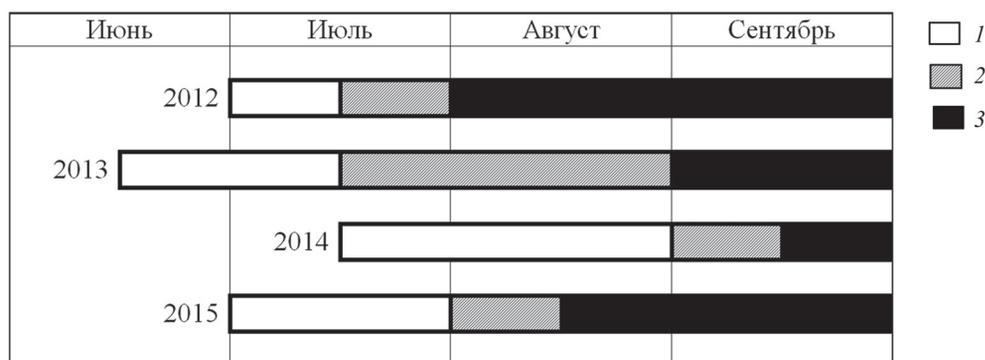


Рис. 3. Развитие *Puccinia komarovii* на *Impatiens parviflora* в 2012–2015 гг.: 1 – только урединиостадия; 2 – одновременное присутствие на растениях урединио- и телиостадий; 3 – только телиостадия

всего рода *Puccinia*, двуклеточные, но у первого патогена телиоспоры гладкие, без перетяжки в районе перегородки, а у второго – нежно бородавчатые (заметно при увеличении $\times 900$) и у перегородки перетянутые. При этом отмечено, что, хотя спектр их хозяев перекрывается, первый из этих видов никогда не развивается на недотроге мелкоцветковой (Termoshuizen, Swertz, 2011). В последние годы для территории бывшего СССР *P. komarovii* указана на *I. parviflora* во Львовской обл. (Рыжкин, Левкина, 2004), и в ряде работ обнаружена *P. argentata* на *I. noli-tangere* (Тихомирова, Тобиас, 2001; Гирилович и др., 2003; Мельник и др., 2008). *P. komarovii* считается обычным видом паразита для недотроги мелкоцветковой, и сильного негативного влияния этого патогена не отмечено (Piskorz, Klimko, 2006).

На территории ЗБС *P. argentata* изредка отмечается на *I. noli-tangere*, а *P. komarovii* встречается на *I. parviflora* достаточно обыкновенно.

В начале лета на отдельных растениях появляется эциостадия паразита, затем происходит массовое развитие урединиостадии, сменяемое к концу лета телиостадией гриба. Соотношения сроков развития урединио- и телиостадий существенно меняются год от года (рис. 3). В 2012 и 2013 гг. распространенность ржавчины к середине лета достигала 100%, но при этом видимого угнетения растений заметно не было. В 2014 г. болезнь отмечена только в виде отдельных очагов. В 2011 г. патоген вообще не обнаружен, возможно, очаговое развитие тоже имело место, но не было отмечено в ходе наблюдений. Эти результаты согласуются с общей динамикой ржавчинных гри-

бов, для которых отмечено сильное падение числа выявляемых видов в 2011 и 2014 гг. Для этой группы патогенов достаточно важное условие – общая влажность воздуха, годы с меньшим количеством атмосферных осадков для них менее благоприятны. В целом данный гриб даже при массовом своем развитии не наносит существенного вреда популяции недотроги.

Таким образом, установлено, что на ранее устойчивом к заболеваниям заносном виде растений может быть обнаружено большое число различных патогенов. Это может быть связано с изменившимися внешними условиями и с миграцией паразитов из исходного ареала растения-хозяина, а также с радиацией новых опасных патогенов. *P. komarovii* отмечена для *I. parviflora* уже достаточно давно и даже массовое развитие ржавчины не вредит популяции растения.

Важными агентами контроля можно считать серую гниль и ложную мучнистую росу, которые только недавно начали поражать взрослые растения недотроги мелкоцветковой. В случае дождливого лета можно ожидать сильного поражения (вплоть до гибели) растений этими двумя болезнями. Как потенциально опасное заболевание для недотроги мелкоцветковой можно рассматривать мучнистую росу, которая в настоящее время на данном хозяине не отмечена. Следовательно, если успешность инвазионных видов на этапе внедрения и может объясняться отсутствием привычных им патогенов, то в дальнейшем ситуация может меняться, что мы наблюдаем на описанном выше примере.

Полевая часть работы по изучению динамики патогенов выполнена в рамках Государственного задания, части 2 п. 01 10 (тема № АААА-А16-116021660084-1). Лабораторная часть работы (микроскопирование и идентификация объектов) поддержана программой фонда РФ, проект № 14-50-00029.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Алексеев Ю.Е., Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А. Флора сосудистых растений ЗБС и ее окрестностей // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского / Под ред. В.М. Гаврилова. М., 2011. С. 158–230 [Alekseev Yu.E., Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A. Flora sosudistyykh rastenii ZBS i ee okrestnostei // Rukovodstvo po letnei uchebnoi praktike studentov-biologov na Zvenigorodskoi biostantsii im. S.N. Skadovskogo / Pod red. V.M. Gavrilova. M., 2011. S. 158–230].
- Благовецкая Е.Ю. Фитопатогенные микромицеты Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2014. № 2. С. 42–45 [Blagoveshchenskaya E.Yu. Fitopatogennyye mikromitsety Zvenigorodskoi biologicheskoi stantsii imeni S.N. Skadovskogo // Vestn. Mosk. Uni-ta. Ser. 16. Biologiya. 2014. № 2. S. 42–45].
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М., 2010. 512 с. [Vinogradova Yu.K., Maiorov S.R., Khorun L.V. Chernaya kniga flory Srednei Rossii: chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii. M., 2010. 512 s.].
- Гирлович И.С., Храмов А.К., Гулис В.И., Поликсенова В.Д. Микромицеты государственного национального парка республики Беларусь Беловежская Пуша. I. Пероноспоровые и ржавчинные грибы // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. № 3. С. 20–27 [Girilovich I.S., Khrantsov A.K., Gulis V.I., Poliksenova V.D. Mikromitsety gosudarstvennogo natsional'nogo parka respubliky Belarus' «Belovezhskaya Pushcha». I. Peronosporovyye i rzhavchinnyye griby // Mikologiya i fitopatologiya. 2003. T. 37. № 3. S. 20–27.]
- Головченко, Л.А. Поражаемость декоративных растений серой гнилью в условиях Беларуси // Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микробиоты: сборник статей II международной научно-практической конференции, 12–14 ноября 2013 г., г. Минск. Минск, 2013. С. 244–246 [Golovchenko, L.A. Porazhaemost' dekorativnykh rastenii seroi gnil'yu v usloviyakh Belarusi // Aktual'nye problemy izucheniya i sokhraneniya fito- i mikrobioty: sbornik statei II mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, 12-14 noyabrya 2013 g., g. Minsk. Minsk, 2013. S. 244–246].
- Марков М.В., Уланова Н.Г., Чубатова Н.В. Род недотрога // Биологическая флора Московской области. 1997. Т. 13. С. 128–168 [Markov M.V., Ulanova N.G., Chubatova N.V. Rod nedotroga // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. 1997. T. 13. S. 128–168].
- Мельник В.А., Попов Е.С., Шабунин Д.А. Материалы к изучению микробиоты Новгородской и Псковской областей. IV. Хитридиевые, пероноспоровые, мучнисторосяные, ржавчинные, экзобазидиальные, головневые, анаморфные грибы // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42. № 6. С. 524–539 [Mel'nik V.A., Popov E.S., Shabunin D.A. Materialy k izucheniyu mikrobioty Novgorodskoi i Pskovskoi oblasti. IV. Khitridievyye, peronosporovyye, muchnistorosyanye, rzhavchinnyye, ekzobazidial'nyye, golovnevyye, anamorfnyye griby // Mikologiya i fitopatologiya. 2008. T. 42. № 6. S. 524–539].
- Наумов Н.А. Флора грибов Ленинградской области. Вып. 1. Архимитеты и фикомитеты. М.; Л., 1954. 182 с. [Naumov N.A. Flora gribov Leningradskoi oblasti. Vyp. 1. Arkhimitsety i fikomitsety. M.; L., 1954. 182 s.].
- Рыжкин Д.В., Левкина Л.А. Ржавчинные грибы северо-востока республики Мордовия // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. № 4. С. 45–50 [Ryzhkin D.V., Levkina L.A. Rzhavchinnyye griby severo-vostoka respubliky Mordoviya // Mikologiya i fitopatologiya. 2004. T. 38. № 4. S. 45–50].
- Тихомирова И.Н., Тобиас А.В. Микромицеты растений в садах и парках Санкт-Петербурга. II // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 5. С. 62–70 [Tikhomirova I.N., Tobias A.V. Mikromitsety rastenii v sadakh i parkakh Sankt-Peterburga. II // Mikologiya i fitopatologiya. 2001. T. 35. № 5. S. 62–70].
- Ульянищев В.И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч. 2. Л., 1978. 384 с. [Ul'yanishchev V.I. Opredelitel' rzhavchinnykh gribov SSSR. Ch. 2. L., 1978. 384 s.].
- Botrytis: Biology, pathology and control / Y. Elad, B. Williamson, P. Tudzynski, N. Delen (eds.). The Netherlands, Dordrecht, 2007. 403 p.
- Catlin N. Downy mildew of impatiens – some (but not all) questions answered // e-GRO Alert. 2012. Vol. 1. P. 1–5.
- Hejda M. What is the impact of *Impatiens parviflora* on diversity and composition of herbal layer communities of temperate forests? // PLoS ONE. 2012. Vol. 7. N 6. e39571.
- Kirschner R. First record of *Plasmopara obducens* on *Impatiens walleriana* in Taiwan: a destructive disease or chance of limiting the competitive ability of an invasive plant? // Plant Pathology & Quarantine. 2013. Vol. 3. P. 35–39.
- Kochman J., Majewski T. Grzyby (Mycota). T. IV. Głównocze (Phycomycetes), Wroślikowe (Peronosporales). Warszawa, 1970. 309 s.
- Piskorz R., Klimko M. The effect of *Puccinia komarovii* Tranzsch infection on characters of *Impatiens parviflora* DC. in *Galio sylvatici*-Carpinetum (R. Tx. 1937) Oberd. 1957 forest association // Acta Soc. Bot. Pol. 2006. Vol. 75. N 1. P. 51–59.
- Prichard P.M., Hausbeck M.K., Heins, R.D. The influence of diurnal temperatures on the susceptibility of bedding plants to gray mold caused by *Botrytis cinerea* // Plant Dis. 1999. Vol. 83. N 6. P. 589.

- Ruszkiewicz-Michalska M., Tkaczuk C., Dynowska M., Sucharzewska E., Szkodzik J., Wrzosek M. Preliminary studies of fungi in the Biebrza National Park (NE Poland). I. Micromycetes // *Acta Mycol.* 2012. Vol. 47. N 2. P. 213–234.
- Satou M., Sugawara K., Nagashima S., Tsukamoto T., Matsushita Y. Downy mildew of busy lizzie caused by *Plasmopara obducens* in Japan // *Journal of General Plant Pathology.* 2013. Vol. 79. P. 205–208.
- Termoshuizen A.J., Swertz C.A. Roesten van Nederland. Doorwerth: Uitgever Aad Termorshuizen, 2011. 424 p.
- Trepl L. Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa // *Dissertationes Botanicae.* 1984. Bd 73. S. 1–400.
- Vajna L. First report of *Plasmopara obducens* on *impatiens* (*Impatiens walleriana*) in Hungary // *New Disease Reports.* 2011. Vol. 24. P. 13.

Поступила в редакцию / Received 13.05.2016
Принята к публикации / Accepted 31.10.2016

INVASIVE PLANT'S FUNGAL AFFECTION: THE CASE OF *IMPATIENS PARVIFLORA*

*E. Yu. Blagoveshchenskaya*¹

This paper presents the results of the five-years investigations of fungi species occurring on the invasive species of balsam, smallflower touch-me-not (*Impatiens parviflora* DC.). The study was conducted on Zvenigorod Biological Station nm. S.N. Skadovsky. Three different disease were revealed on this host, among them downy mildew (caused by *Plasmopara obducens* (J. Schröt.) J. Schröt.), grey mould (caused by *Botrytis cinerea* Pers.), rust (caused by *Puccinia komarovii* Tranzschel). *Impatiens noli-tangere* L. had another rust species (*Puccinia argentata* (Schultz) G. Winter) and also we observed powdery mildew on this host (caused by *Podosphaera balsaminae* (Wallr.) U. Braun et S. Takam.). Perhaps *I. parviflora* could become a host for the powdery mildew too. All pathogens had great differences in seasonal and long-term dynamics. Most harmful pathogens of *I. parviflora* were new diseases – grey mould and downy mildew.

Key words: *Impatiens*, touch-me-not, *Puccinia komarovii*, *Plasmopara obducens*, *Botrytis cinerea*, downy mildew, grey mould.

Acknowledgement. The field investigations of pathogens' dynamics were conducted within the framework of the State research order of MSU, part 2 (the direction AAAA-A16-116021660). The laboratory investigations including microscopy and pathogens' identification was supported by the Russian Science Foundation, grant no. 14-50-00029.

¹ Blagoveshchenskaya Ekaterina Yurjevna, Department of Mycology and Algology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (kathryn@yandex.ru).

ПОТЕРИ НАУКИ
LOSSES OF SCIENCE

ЛЕОНИД АЛЕКСАНДРОВИЧ ЛИСОВЕНКО (1939–2017)

LEONID ALEXANDROVICH LISOVENKO (1939–2017)



9 января 2017 г. на 78-м году жизни в Москве скончался советский и российский биолог, ихтиолог и специалист по японскому языку Леонид Александрович Лисовенко.

Л.А. Лисовенко родился в Москве 26 февраля 1939 г. С 1952 г. он активно занимался в биологическом кружке Дарвиновского музея (ВООП) под руководством замечательного натуралиста-биолога Петра Петровича Смолина. Своим увлечением зоологией он «заразил» многих друзей, ставших яркими представителями второго поколения ВООПовцев, а затем известными биологами и географами (Пузаченко, 2008).

В 1961 г. Л.А. Лисовенко окончил кафедру ихтиологии биологического факультета МГУ. Его научная работа была тесно связана с морской ихтиологией. Он был в экспедициях на Белом и Черном морях, на севере Тихого океана и в Антарктике. Он работал во Всероссийском НИИ рыбного хозяйства и океанографии, участвовал в многочисленных ихтиологических конференциях, помогал аспирантам, был членом МОИП.

Основные научные достижения получены им в исследованиях эмбрионального развития, пло-

довитости и размножения морских промысловых рыб (черноморской хамсы, тихоокеанского морского окуня, минтая и др.). Он исследовал динамику биомассы и продуктивности, проводил лабораторное определение типа питания рыб. Результаты этих работ открыли новые подходы к оценкам пополнения популяций рыб.

Увлечение японским языком позволило ему стать переводчиком на рыболовных судах и заниматься наукой во время экспедиций в Тихом океане. В 1970 г. он участвовал в организации и работе советского павильона Всемирной выставки в городе Осака («Ехро–70»), где был переводчиком и научным консультантом.

Десятилетиями он самостоятельно собирал уникальную японско-англо-русскую картотеку биологических слов и терминов. Одним из первых в бывшем СССР начал составление баз данных на японских персональных компьютерах и организовал работу программистов по созданию отечественных японских шрифтов. Это позволило ему выпустить ряд уникальных научных словарей (Лисовенко, 1989, 1990), которые помогли разобраться в сложной японской биологической номенклатуре (Majewicz et al., 2012, Orlov et al., 2012). Его англо-русский толковый словарь генетических терминов стал ценным справочным изданием (Арефьев, Лисовенко, 1995, 2005).

В подготовке этого некролога большую помощь оказали товарищи Леонида Александровича, его друзья по ВООПу, которые выражают всем его родственникам коллегам и знакомым глубокие соболезнования.

Литература о Л.А. Лисовенко

Пузаченко Ю.Г. «Жизнь моя, или ты приснилась мне...» Среда, ППС и я (1952–1962 гг.) // Потому что я их люблю (ППС и ВООП) М., 2008. С. 106–130.

Majewicz A.F. Gruyter W. Language Arts and Disciplines: Trends in Linguistics. Documentation. 2012. Vol. 15. N 4. P. 32, 432.

Orlov A.M., Tokranov M., Megrey A. A review of the knowledge related to the nomenclature, etymology, morphology, distribution, and biological characteristics

of the Skilfish, *Erilepis zonifer* (Anoplopomatidae), in the North Pacific Ocean // Deep-Sea: Marine Biology, Geology, and Human Impact. NY, 2012. P. 63–100.

**Книги, написанные
Л.А. Лисовенко**

Лисовенко Л. А. Японско-русские термины по генетике и селекции рыб. М., 1989. 122 с. (Тетради новых терминов № 143).

Лисовенко Л. А. Японско-русский и русско-японский словарь по рыбному хозяйству: 29000 терминов. М., 1990. 528 с.

Лисовенко Л. А. Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки. М., 2000. 111 с.

**Книги, написанные при участии
Л.А. Лисовенко**

Шуст К. В., Лисовенко Л. А., Козлов А. Н., Ефременко В.Н., Захаров Г.П., Воронин В.А. Методические указания по сбору и первичной обработке ихтиологических материалов в водах Антарктики. М., 1983. 53 с.

Шуст К. В., Ефременко В. Н., Козлов А. Н., Лисовенко Л. А., Ефанов С.Ф. Методические указания по учету молоди антарктических рыб в крилевых уловах. М., 1986. 52 с.

Арефьев В. А., Лисовенко Л. А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов. М., 1995. 406 с.; 2-е изд. доп. М., 2005. 791 с.

И.П. Второв¹

¹ Второв Иван Петрович – ст. науч. сотр. группы истории геологии Геологического института РАН (vip@ginras.ru); Vtorov Ivan Petrovich, Geological Institute of RAS (vip@ginras.ru).

Biological series
Volume 122. Part 2
2017

C O N T E N T S

<i>Sutyagin V.V., Berdibekov A.T.</i> Effective Number and Size of Neighbourhood in a Population of Great Gerbil	3
<i>Samigullin A.G.</i> On the Biology Spotted Woodpecker in Floodplains Steppe Landscapes of Southern Ural Including Buzuluk Forest	8
<i>Zakharova E.Yu., Jusupova O.V.</i> Phenotypic Variability and Landscape-Biotopical Diversification of local Populations <i>Coenonympha arcania</i> (L.) (Lepidoptera: Satyridae) on the South Urals Mountains	18
<i>Zinovyeva A.N., Polumordvinov O.A.</i> To the fauna of True Bugs (Heteroptera) of the Penza Region (Russia)	27
<i>Kopiy V.G., Bondarenko L.V., Anninskaya I.N.</i> Macrozoobenthos from different Biotops of Pseudolitoral Zone at Kazachya Bay (Black Sea, Crimea)	34
<i>Akatov V.V., Akatova T.V.</i> Post-Grazing Recovery of Subalpine Meadows on Lagonaki Upland (the West Caucasus)	42
<i>Barykina R.P., Alyonkin V.Yu.</i> Comparative Anatomy of Vegetative Organs in Some Species of <i>Coldenia</i> L. and <i>Tiquilia</i> Pers. (Boraginaceae) in Relation to their Ecology, Life Forms and Systematic Position	55
<i>Guseva A.A., Cheryomushkina V.A.</i> Morphogenesis and State of Coenopopulations of the Endemic Species <i>Scutellaria tuvensis</i> (Lamiaceae)	68
<i>Blagoveshchenskaya E.Yu.</i> Invasive Plant's Fungal Affection: the Case of <i>Impatiens Parviflora</i>	78
<i>Losses of science</i>	
<i>Vtorov I.P.</i> Leonid Alexandrovich Lisovenko (1939–2017)	84

**ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЖУРНАЛА
«БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ.
ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ»**

Журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» публикует статьи по зоологии, ботанике, общим вопросам охраны природы и истории биологии, а также рецензии на новые биологические публикации, заметки о научных событиях в разделе «Хроника», биографические материалы в разделах «Юбилеи» и «Потери науки». К публикации принимаются преимущественно материалы членов Московского общества испытателей природы. Никаких специальных направлений, актов экспертизы, отзывов и рекомендаций к рукописям статей не требуется.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности представленных материалов.

Рукописи по зоологии следует направлять Свиридову Андрею Валентиновичу по электронной почте на адрес: sviridov@zmmu.msu.ru.

Рукописи по ботанике следует направлять Ниловой Майе Владимировне по электронной почте на адрес: moir_secretary@mail.ru. Печатный вариант рукописи отправлять не нужно.

Контактные телефоны: (495)939-27-21 (Нилова, ботаника); (495)629-48-73 (Свиридов, зоология). Редакция оставляет за собой право не рассматривать рукописи, превышающие установленный объем или оформленные не по правилам.

Правила оформления рукописи

1. Рукописи, включая список литературы, таблицы, иллюстрации и резюме, не должны превышать 15 страниц для сообщений, 22 страницы для статей обобщающего характера и излагающих существенные научные данные, 5 страниц для рецензий и хроникальных заметок. В работе обязательно должен быть указан УДК. Подписи к рисункам, список литературы и резюме следует начинать с отдельных страниц. Страницы должны быть пронумерованы. В научной номенклатуре и при таксономических процедурах необходимо строго следовать последнему изданию Международного кодекса зоологической или ботанической номенклатуры. Это относится и к приведению авторов названий таксонов, употреблению при этом скобок, использованию сокращений типа «sp. n.» и т.д. В заголовке работы следует указать на таксономическую принадлежность объекта(ов) исследования. Например: (Aves, Sylviidae). Латинские названия родового и более низкого ранга следует давать курсивом, более высокого ранга — прямым шрифтом. Названия синтаксонов всех рангов следует выделять курсивом. Фамилии авторов названий таксонов и синтаксонов, а также слова, указывающие на ранг названий («*subsp.*», «*subgen.*» и т.п.) даются прямым шрифтом. Названия вновь описываемых таксонов, а также новые имена, возникающие при комбинациях и переименованиях, выделяются полужирным шрифтом.

2. При оформлении рукописи применяется двойной межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – обычный (2 см сверху-снизу, 3 см – слева, 1,5 см – справа). Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Файл подается в формате MS Word с расширением .doc, docx или .rtf.

4. В ссылках на литературу в тексте работы приводится фамилия автора с инициалами и год публикации в круглых скобках, например: «как сообщает А.А. Иванова (1981)». Если автор публикации в тексте не указывается, ссылка должна иметь следующий вид: «ранее сообщалось (Иванова, 1981), что...». Если авторов литературного источника три и более, ссылка дается на первую фамилию: «(Иванова и др., 1982)». Ссылки на публикации одного и того же автора, относящиеся к одному году, обозначаются буквенными индексами: «(Матвеев, 1990а, 1990б, 1991)». В списке литературы работы не нумеруются. Каждая работа должна занимать отдельный абзац. Кроме фамилии и инициалов автора(ов) (перечисляются все авторы), года издания и точного названия работы, в списке литературы обязательно нужно указать место издания (если это книга), название журнала или сборника, его том, номер, страницы (если это статья). Для книг указывается общее число страниц. Примеры оформления библиографической записи в списке литературы:

Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В.Н.Тихомирова. М., 1975. 328 с. [или С. 15–25, 10–123].

Нечаева Т.И. Конспект флоры заповедника Кедровая Падь // Флора и растительность заповедника Кедровая падь. Владивосток, 1972. С. 43—88 (Тр. Биол.-почв. ин-та Дальневост. центра АН СССР. Нов. сер. Т. 8. Вып. 3).

Юдин К.А. Птицы // Животный мир СССР. Т. 4. М.; Л., 1953. С. 127–203.

Толмачев А.И. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журнал Русского ботанического общества. 1931. Т. 16. Вып. 5–6. С. 459–472.

Randolph L.F., Mitra J. Karyotypes of *Iris pumila* and related species // Am. J. of Botany. 1959. Vol. 46. N 2. P. 93–103.

Кроме обычного списка литературы необходим транслитерированный список литературы (References). Приводится отдельным списком, с учетом всех позиций основного списка литературы. Русскоязычные работы указываются в латинской транслитерации; при наличии переводной версии можно указать ее библиографическое описание вместо транслитерированного. Библиографические описания прочих источников приводятся на языке оригинала. Работы в списке приводятся по алфавиту. Для составления списка рекомендуется использование программы транслитерации на сайте <http://translit.net/ru/?account=bsi>

5. Иллюстрации представляются отдельными файлами с расширением .tiff (.tif) или .jpg с разрешением 300 (для фотоиллюстраций), 600 (для графических рисунков). Иллюстрации не должны превышать размера 17×26 см. В статье не должно быть более трех плат иллюстраций (включая и рисунки, и фотографии). Цветные иллюстрации не принимаются.

6. Название работы, фамилии и инициалы авторов, резюме, ключевые слова, ссылки на источники финансирования даются на английском и русском языках. Редакция не будет возражать против пространного резюме (до 1,5 страниц), если оно будет написано на хорошем научном английском языке. Для рецензий и заметок следует привести только перевод заглавия и английское написание фамилий авторов.

7. В рукописи должны быть указаны для всех авторов: фамилия, имя, отчество, место работы, должность, звание, ученая степень, служебный адрес (с почтовым индексом), номер служебного телефона, адрес электронной почты и номер факса (если Вы располагаете этими средствами связи).

8. Материалы по флористике, содержащие только сообщения о находках растений в тех или иных регионах, публикуются в виде заметок в разделе «Флористические находки». Заметки должны быть представлены куратору в электронном и распечатанном виде. Электронная версия в форматах *.doc или *.rtf, полностью идентичная распечаткам, отправляется по электронной почте прикрепленным файлом на адрес allium@hotmail.ru или предоставляется на дискете или CD-диске. Два экземпляра распечаток отправляются почтой по адресу: 119992, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, Гербарий, Серегину Алексею Петровичу или предоставляются в Гербарий МГУ лично (ком. 401 биолого-почвенного корпуса). Для растений, собранных в Европе, следует указывать точные географические координаты. В качестве образца для оформления подобных заметок следует использовать публикации в вып. 3 или 6 за 2006 г. «Флористические заметки» выходят в свет два раза в год в третьем и шестом выпусках каждого тома. Комплектование третьего номера куратором заканчивается 1 декабря, шестого – 15 апреля. Во «Флористических заметках» публикуются оригинальные данные, основанные на достоверных гербарных материалах. Представленные данные о находках в виде цитирования гербарных этикеток не должны дублироваться авторами в других периодических изданиях, сборниках статей, тезисах и материалах конференций. Ответственность за отбор материала для публикации полностью лежит на авторе. Изложение находок в заметке должно быть по возможности кратким. Не допускаются обширная вводная часть, излишне длинное обсуждение находок и перегруженный список литературы. Роды располагаются по системе Энглера, виды внутри родов – по алфавиту. Предоставляемая рукопись должна быть тщательно проверена и не содержать сомнительных данных. Оформление рукописей должно максимально соответствовать опубликованным «Флористическим заметкам» в последнем номере журнала. Размер одной заметки не должен превышать 27 500 знаков (включая пробелы). Таблицы, карты, рисунки не допускаются. Большие по объему рукописи или рукописи, содержащие нетекстовые материалы, могут быть приняты в журнал «Бюллетень МОИП. Отдел биологический» в качестве статьи на общих основаниях. Редакция оставляет за собой право сокращения текста заметки или отклонения рукописи целиком. В редакторе MS WORD любой версии рукопись должна быть набрана шрифтом Times New Roman (12 пунктов) через два интервала и оформлена таким же образом, как в последних опубликованных выпусках «Флористических заметок». Это касается объема вступительной части, порядка следования данных при цитировании этикеток, обсуждения важности находок, благодарностей, правила оформления литературы (только важные источники!). Дополнительные данные (фитоценотические, диагностические, номенклатурные, систематические) публикуются в исключительных случаях, когда найденный вид является новым для какого-либо обширного региона (России в целом, европейской части, Кавказа и т.п.) или данные о нем в доступных русскоязычных источниках представляются неполными или ошибочными.

9. Рецензии на книги, вышедшие тиражом менее 100 экз., препринты, рефераты, работы, опубликованные более двух лет назад, не принимаются. Рецензии, как правило, не следует давать названия: ее заголовком служит название рецензируемой книги. Обязательно нужно приводить полные выходные данные рецензируемой работы: фамилии и инициалы всех авторов, точное название (без сокращений, каким бы длинным оно ни было), подзаголовки, место издания, название издательства, год публикации, число страниц (обязательно), тираж (желательно).