

БЮЛЛЕТЕНЬ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 125, вып. 2 2020 Март — Апрель
Выходит 6 раз в год

BULLETIN OF MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 125, part 2 2020 March — April
There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Бакиев А.Г., Горелов Р.А. Животные, описанные П.С. Палласом с территории современной Самарской области	3
Данилов П.И., Тирронен К.Ф., Панченко Д.В. Лось (<i>Alces alces</i> (L.) и волк (<i>Canis lupus</i> L.): мониторинг популяций и взаимоотношений на Европейском Севере России	12
Полевой А.В., Никитский Н.Б. Влияние некоторых параметров валежа на формирование сообществ ксилофильных жесткокрылых на мертвой древесине осины и ели в малонарушенном ельнике южной Карелии	25
Решетников С.П., Свиридов А.В. Совки (Lepidoptera: Noctuidae s. lat.) Кировской области из коллекции С.П. Решетникова. Сообщение 1	37
Тимина О.О., Ионова Л.Г. Состояния и популяционные характеристики <i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult. & Schult. f. на территории Левобережного Приднестровья	40
Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л. Динамика демографической структуры ценопопуляций <i>Cypripedium calceolus</i> L. (Orchidaceae) в долине реки Вятка	51
Серегин А.П., Каширина Е.С. Новые массивы электронных данных о флористическом разнообразии Северо-Западного Кавказа	60

УДК 910.4:592/599(470.43)

ЖИВОТНЫЕ, ОПИСАННЫЕ П.С. ПАЛЛАСОМ С ТЕРРИТОРИИ СОВРЕМЕННОЙ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Бакиев¹, Р.А. Горелов²

Идентифицированы названия 31 вида животных (моллюски – 1, пауки – 1, насекомые – 22, земноводные – 1, пресмыкающиеся – 1, птицы – 2, млекопитающие – 3), описанных П.С. Палласом с территории современной Самарской обл. (Россия). Забытое название (nomen oblitum) *Scarabaeus vertumnus* Pallas, 1771 (отряд Coleoptera, семейство Scarabaeidae) не удалось уверенно идентифицировать с другими названиями таксона. Также к забытым, но идентифицированным отнесены названия пресмыкающегося *Coluber melanis* Pallas, 1771 (отряд Serpentes, семейство Viperidae) и ископаемого головоногого моллюска *Nautilites complanatus* Pallas, 1771 (отряд Ammonitida, семейство Craspeditidae). Все рецентные виды животных, описанные Палласом из Самарской обл. 250 лет назад, сохранились в региональной фауне.

Ключевые слова: Петер Симон Паллас, фауна, видовые описания, Самарский регион.

Экспедиционный отряд Петра Симона Палласа работал на территории современной Самарской обл. в 1768 и 1769 гг. За это время П.С. Паллас посещал регион пять раз (Бакиев и др., 2018). Ученый проводил комплексные исследования, в ходе которых описал новые виды животных. Следуя традиции линнеевской номенклатуры, он присваивал описанным видам латинские биномиальные названия. Сопоставление названий отдельных палласовских видов, описанных им из Самарской обл., с более поздними названиями таксонов сделано в некоторых зоологических публикациях (например: Сачков, 1991; Гаранин, 2011; Бакиев, 2016; Горелов, 2018).

Цель настоящей статьи – дополнение и уточнение списка современных названий таксонов животных, описанных Палласом с территории современной Самарской обл.

Материал и методика

В основе исследования лежат описания новых видов животных, выполненные Палласом во время исследований в современной Самарской обл. (Pallas, 1769, 1770, 1771). Даты приведены по старому стилю. В цитатах (чтобы не разрывать текст) подстрочные ссылки заключены в квадратные скобки. При цитировании текста на немецком языке готический шрифт заменен на

латинский. Русскоязычные цитаты приведены в переводе С.И. Волкова и В.Г. Костыгова (Паллас, 1773), В.И. Осипова и Г.И. Федоровой (Научное наследие..., 1993). Вне цитат указываются современные топонимы.

Результаты и обсуждение

Описания 28 видов животных из Самарского региона приведены в конце первой части «Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs», в приложении «Anhang» (Pallas, 1771). Названия 27 из них идентифицированы с современными названиями видов (таблица).

Нам не удалось уверенно идентифицировать один палласовский вид – *Scarabaeus vertumnus*. Этот пластинчатоусый жук дважды упоминается в дневниковых записях 1769 г., датированных апрелем (окрестности г. Самара) и 12 мая (окрестности с. Комаровка, Шигонский р-н) (S. 158, 177). Его описание приведено в «Приложении» под номером 28 (рис. 1).

Единственное из этих описаний относится к ископаемым животным. Приведем его на русском языке (Паллас, 1773, Прибавление, с. 57): «§. 84. Сжатой Навтилитъ (*Nautilites complanatus*). Величиною съ ручную кисть, прижатой, гладкой, съ одной стороны равномерно выпуклой, а съ другой почти плоской; жолобъ имѣть весьма острой, цѣльной. Швы около

¹ Бакиев Андрей Геннадьевич – ст. науч. сотр. Института экологии Волжского бассейна РАН, канд. биол. наук (herpetology@list.ru); ² Горелов Роман Андреевич – мл. науч. сотр. Института экологии Волжского бассейна РАН, канд. биол. наук (gorelov.roman@mail.ru).

**Виды животных, описанные П.С. Палласом (Pallas, 1771) из Самарского региона
(в хронологическом порядке)**

Видовое название у П.С. Палласа	Первое упоминание вида в тексте (дата, место встречи, страница)	Номер описания в «Anhang»	Современные названия таксонов и включающих их семейств
<i>Coluber melanis</i>	апрель 1769, г. Самара, 157	19	обыкновенная гадюка – <i>Vipera berus</i> (Linnaeus, 1758)*, гадюковые – Viperidae
<i>Aranea tarantula</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 157	79	тарантул южнорусский – <i>Lycosa singoriensis</i> Laxmann, 1770, пауки-волки – Lycosidae
<i>Scarabaeus vertumnus</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	28	?**, пластинчатоусые – Scarabaeidae
<i>Cerambyx carinatus</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	41	усач хлебный – <i>Dorcadion carinatum</i> (Pallas, 1771), усачи – Cerambycidae
<i>Sphex lacerticida</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	69	батозон ящеричный – <i>Parabatozonus lacerticida</i> (Pallas, 1771), дорожные осы – Pompilidae
<i>Sphex samariensis</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	70	аноплиус самарский – <i>Anoplius samariensis</i> (Pallas, 1771), дорожные осы – Pompilidae
<i>Vespa galbula</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	71	сколия желтоголовая – <i>Scolia galbula</i> (Pallas, 1771), сколии – Scoliidae
<i>Apis fragrans</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	75	шмель степной – <i>Bombus fragrans</i> (Pallas, 1771), пчелиные – Apidae
<i>Chrysis grandior</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	76	крупный парнопес – <i>Parnopes grandior</i> (Pallas, 1771), осы-блестянки – Chrysididae
<i>Papilio morpheus</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	64	толстоголовка морфей – <i>Heteropterus morpheus</i> (Pallas, 1771), толстоголовки – Hesperidae
<i>Papilio argiades</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	66	голубянка аргиад – <i>Cupido argiades</i> (Pallas, 1771), голубянки – Lycaenidae
<i>Phalaena pyrausta</i>	апрель 1769, окрестности г. Самара, 158	68	<i>Ethmia pyrausta</i> (Pallas, 1771), злаковые моли-минеры – Ethmiidae [Прим. ред: см. Синёв, Шовкун, 2019, с. 53]
<i>Papilio tarpeia</i>	8 мая 1769, междуречье Сызранки и Крымзы (Сызранский район), 171	59	тарпея – <i>Oeneis tarpeia</i> (Pallas, 1771), бархатницы – Satyridae
<i>Papilio orion</i>	8 мая 1769, междуречье Сызранки и Крымзы (Сызранский район), 171	65	голубянка орион – <i>Scolitantides orion</i> (Pallas, 1771), голубянки – Lycaenidae

Окончание таблицы

Видовое название у П.С. Палласа	Первое упоминание вида в тексте (дата, место встречи, страница)	Номер описания в «Anhang»	Современные названия таксонов и включающих их семейств
<i>Nautilites complanatus</i>	8 мая 1769, окрестности г. Сызрань (Сызранский район), 174	84	<i>Garniericeras subchypeiforme</i> (Milashevitch, 1881), краспедитиды – Craspeditidae
<i>Mustela sarmatica</i>	9 мая 1769, окрестности г. Сызрань (Сызранский район), 175	2	перевязка южнорусская – <i>Vormela peregrina</i> (Güldenstädt, 1770), куньи – Mustelidae
<i>Attelabus bimaculatus</i>	10 мая 1769, окрестности г. Сызрань (Сызранский район), 176	45	<i>Attelabus bimaculatus</i> Pallas, 1771, трубкаверты – Attelabidae
<i>Papilio phryne</i>	10 мая 1769, окрестности г. Сызрань (Сызранский район), 176	60	фрина – <i>Triphysa phryne</i> (Pallas, 1771), бархатницы – Satyridae
<i>Libella pennipes</i>	12 мая 1769, р. Уса между сёлами Переволоки и Комаровска (Сызранский и Шигонский районы), 177	56	плосконожка обыкновенная – <i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771), плосконожки – Platycnemididae
<i>Papilio sappho</i>	14 мая 1769, окрестности с. Берёзовка (Шигонский район), 181	62	пеструшка сафо – <i>Neptis sappho</i> (Pallas, 1771), нимфалиды Nymphalidae
<i>Papilio palaemon</i>	15 мая 1769, окрестности с. Маза (Шигонский район), 182	63	толстоголовка палемон – <i>Carterocephalus palaemon</i> (Pallas, 1771), толстоголовки – Hesperidae
<i>Curculio crucifer</i>	20 мая 1769, с. Брусяны (Ставропольский район), 185	35	<i>Mogulones crucifer</i> (Pallas, 1771), долгоносики – Curculionidae
<i>Crysmela adonidis</i>	20 мая 1769, с. Брусяны (Ставропольский район), 185	29	листоед рапсовый – <i>Entomoscelis adonidis</i> (Pallas, 1771), листоеды – Chrysomelidae
<i>Bibio sanguinarius</i>	30 мая 1769, г. Самара, 193	78b	<i>Simulium reptans</i> (Linnaeus, 1758), мошки – Simuliidae
<i>Tipula solstitialis</i>	30 мая 1769, г. Самара, 193	78c	<i>Tipula solstitialis</i> Pallas, 1771, комары-долгоножки – Tipulidae
<i>Asilus aethiops</i>	июнь 1769, окрестности г. Самара***	78a	<i>Asilus aethiops</i> Pallas, 1771, ктыри – Asilidae
<i>Rana vespertina</i>	18 июня 1769, окрестности р. Сарбай (Кинельский и Кинель-Черкасский районы), 202	15	чесночница Палласа – <i>Pelobates vespertinus</i> (Pallas, 1771), чесночницы – Pelobatidae
<i>Sphinx medusa</i>	19 июня 1769, окрестности с. Марково (Кинель-Черкасский р-н), 202	67	пестрянка изменчивая – <i>Zygaena ephialtes</i> (Linnaeus, 1767), пестрянки – Zygaenidae

П р и м е ч а н и я: * черная лесостепная форма обыкновенной гадюки – *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) в зоне интерградации *V. b. berus* (Linnaeus, 1758) и *V. b. nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986; ** возможно, хрущ апрельский – *Miltotrogus aequinoctialis* (Herbst, 1790) и/или нехрущ весенний – *Rhizotrogus aestivus* (Olivier, 1789); *** в собственном тексте упоминаний нет, но в «Приложении» под номером 78a сообщается, что вид изобилует в июне на полях при Самаре.

Insecta. tus, conuexus. *Mas* galea antice bidentata, verticis centro gemino, subcornuto, quod vix in femina. Lectus cum praecedentibus.

25. SCARABAEVS *humerosus*.

Magnitudo Scarabaei lunaris, coprideus, exscutellatus, totus obscure viridi, violaceo sericeus. *Galea* lineis eminentibus, aream quadratam efficientibus angulata, in qua centrum cornutum. *Thorax* vtrinque ad caput productior, inermis, ad latera, et in regione scutelli impressione notatus. *Elytra* grysea, futura costisque binis viridi-violaceis. Asiaticus cum praecedentibus.

26. SCARABAEVS *oxypterus*.

Magnitudo paulo supra Scarabaeum hortulanum. *Thorax* oblongior S. arboreis reliquis et abdomine vix angustior, conuexus, violaceo viridique varians. *Elytra* grysea, abdomine angustiora, apice acuminato, mucronata et distantia, strigis extremitatis in apicem confluentibus, cano tomentosis radiata. Pedes primores brevissimi. tibiis profunde pectinatis.

27. SCARABAEVS *Albellus*.

Magnitudo media inter Scarabaeum auratum et ficticum. *Thorax* vtrinque spina adpressa, vt in illo. *Corpus* atrum; clypei latera longitudinaliter late alba; elytra maculis sparsis, transuersis albis.

28. SCARABAEVS *Vertumnus*.

Magnitudo et facies Scarabaei solstitialis. *Corpus* fulvotestaceum; *Thorax* lana fulva, copiosa; *Scutellum* ferrugineo villosum. *Clypeus* fuluo pubescens, puncto vtrinque impresso fusco. *Caput* et *elytra* obscurius testacea. *Artus* testacei. *Antennae* triphylae, claua masculis sextuplo maiore. E primis vernalibus insectis apparuit Aprili, in fruticetis apricis circa Samaram.

β. VARIETAS; simillimus, sed subtus totus et artus pallidi coloris: villi thoracis et scutelli pallidi; *Clypeus* item pallidus, solo triangulo medio longitudinali, et puncto vtrinque impresso testaceis. Paulo tardius et ad occidentem Volgae tantum observatus, circa fruticeta.

29.

Рис. 1. Страница (Pallas, 1771, S. 462) с описанием *Scarabaeus vertumnus*

норокъ излучисто-струйчаты или вѣтвисты, означающіяся вытертою тонкою прозрачною скорлупою. Выкапывается при Волгѣ». Характеризуя породы окрестностей г. Сызрань, откуда описан вид, П.С. Паллас писал: «Лежащая поверхъ шиферного угля темноцвѣтная смѣшанная глина по большей части составляетъ Кашпурскіе и слѣдующіе увалы, въ коихъ не-

сказанное множество, да и не рѣдко цѣлыя кучи находятся малыхъ и большихъ белемнитов, да и другихъ окаменѣлыхъ череповъ морскихъ животныхъ. Въ низу оной глины лежатъ большія гнѣзда ржавой глиняной опоки. Всѣ слои въ Кашпурской горѣ по малу опускаются въ западную сторону. Въ слѣдующемъ отъ оной увалѣ, долиною отдѣленномъ, оные слои лежатъ ина-

ко, и почти въ прямомъ углу отъ востока къ западу опустились въ гору. Наполненная рухлыми морскими тѣлами, а особливо различными раковинами и почти перетлѣлыми белемнитами пестрая глина простирается въ вышину, а между оною и шифернымъ угольемъ лежитъ на сажень толщиною слой твердаго свѣтлосѣраго известковаго камня, въ коемъ находятся троякія аммониты съ позлащенными черепами различной величины, такъ же разсѣянные белемниты, и со всемъ отмѣнные плоскіе навулиты (*) [(*) Зри в прибавленіи §. 84.]» (Паллас, 1773, с. 261–262). По мнѣнію И.А. Стародубцевой и А.С. Алексеева (2015), описание относится к аптским аммонитам, ныне известным как *Aconeceras* (или *Sinzovia*) *trautscholdi* (Sinzov, 1870). Однако вид описан П.С. Палласом из окрестностей г. Сызрань, где не выявлено точек с аптской аммонитовой фауной. Описание толщи полностью соответствует верхневолжскому подъярису юры, где в типовом местонахождении во множестве (Рогов и др., 2015) встречается вид *Garniericeras subclypeiforme* (Milashevitch, 1881), который в полной мере соответствует приведенному выше описанию вида *Nautilites complanatus* Pallas, 1771. Следовательно, название Палласа *N. complanatus* можно признать старшим синонимом названия *G. subclypeiforme*.

В опубликованных дневниковых записях, которые относятся к Самарскому региону, имеются ссылки на описания видов животных, выполненные П.С. Палласом, но отсутствующие в «Приложении». Хронологически первой является ссылка (Pallas, 1771, S. 155) на описание вида *Lepus minutus*. Она сделана в тексте, который датирован апрелем 1769 г. Приведем фрагмент текста из русскоязычного издания: «Изъ всѣхъ здѣшнихъ степныхъ звѣрковъ почитается лучшимъ и особливаго примѣчанія достойнымъ земляной заецъ (*) [(*) Зри его изображеніе подъ именемъ *Lepus minutus* въ сочиненіяхъ Императорской Академіи Наукъ. Здѣсь упомяну я только о его обычаяхъ.], который не больше крысы; однако имѣетъ всѣ признаки и почти такую же шерсть, какъ на простомъ зайцѣ, только уши у него короче и круглѣе. Сей звѣрокъ водится въ зарослыхъ кустами и травами мѣстахъ, гдѣ вырываетъ себѣ нарочито глубокія норы со многими ходами, и во весь день тамъ пребываетъ. Въ сумеркахъ выходитъ изъ норы, ищетъ себѣ пищи, и какъ въ вечеру, такъ и при возходѣ солнца кричитъ

громкимъ и почти перепелочному подобнымъ голосомъ, который слышенъ за нѣсколько верстъ. Я видалъ сихъ земляныхъ зайцовъ по обѣимъ сторонамъ Волги, по всей Самарѣ, такъ же при рѣкахъ Кинелѣ и Яикѣ даже до самой соляной степи. Немногіе деревенскіе жители знаютъ, что за звѣрокъ кричитъ въ сумеркахъ такимъ голосомъ, который въ сихъ мѣстахъ столь часто слышенъ. Нѣкоторые по сему голосу называютъ его *чокушка*, а Татара *сулганъ*. Онъ щенится въ изходѣ Маія мѣсяца, и щенята бываетъ отъ четырехъ до шести, которые въ перьвыхъ дняхъ лежатъ слѣпы и голы, но нарочито велики, и растутъ скоро. Зимой подъ снѣгомъ дѣлаетъ онъ себѣ ходы по дереву для снисканія себѣ пищи: а лѣтомъ питается листьями ракитника и сочными травами, однако калъ его очень сухъ и подобенъ дроби или перешнымъ зернышкамъ, и служить признакомъ его жилища, по тому что сей звѣрокъ калится обыкновенно въ нѣкоторыхъ мѣстахъ не далеко отъ своей норы» (Паллас, 1773, с. 234–235). В русскоязычном издании (Паллас, 1773, с. 295) этот же вид, но под несколько иным латинским названием – *Lepus minus* – упоминается в записях, относящихся к дороге из г. Самара в с. Красный Яр Красноярского р-на 11 июня 1769 г.: «Въ здѣшней пріятной странѣ великое множество находилось малыхъ земляныхъ зайцовъ, *Чокушки* называемыхъ (с) [(с) *Lepus minus*.], которые въ сумеркахъ громко кричали». В немецкоязычном издании (Pallas, 1771) ни «чокушек», ни *Lepus minus*, ни подстрочную ссылку мы не нашли: «Die Menge der kleinen Erdhasen, die sich in dieser angenehmen Gegend in der Dämmerung hören liessen, war ungewöhnlich» (S. 196). Это предложение в нашем переводе на русский язык звучит как: «Было необычным множество маленьких земляных зайцев, которых можно было услышать в этом приятном месте в сумерках».

Приведем краткую информацию к истории публикации описания данного вида. В рапорте № 10 в Академию наук, датированном 14 февраля 1769 г., П.С. Паллас писал из Симбирска: «В качестве вложения посылаю при сем описание совершенно нового и удивительного зверька, обитающего в этой местности. Поскольку оно отличается краткостью и новизной, быть может, для него еще найдется место в 12-й части «Комментариев», ежели они не вышли в свет и Академия сочтет это написание достойным напечатания. При



Lepus pusillus

6

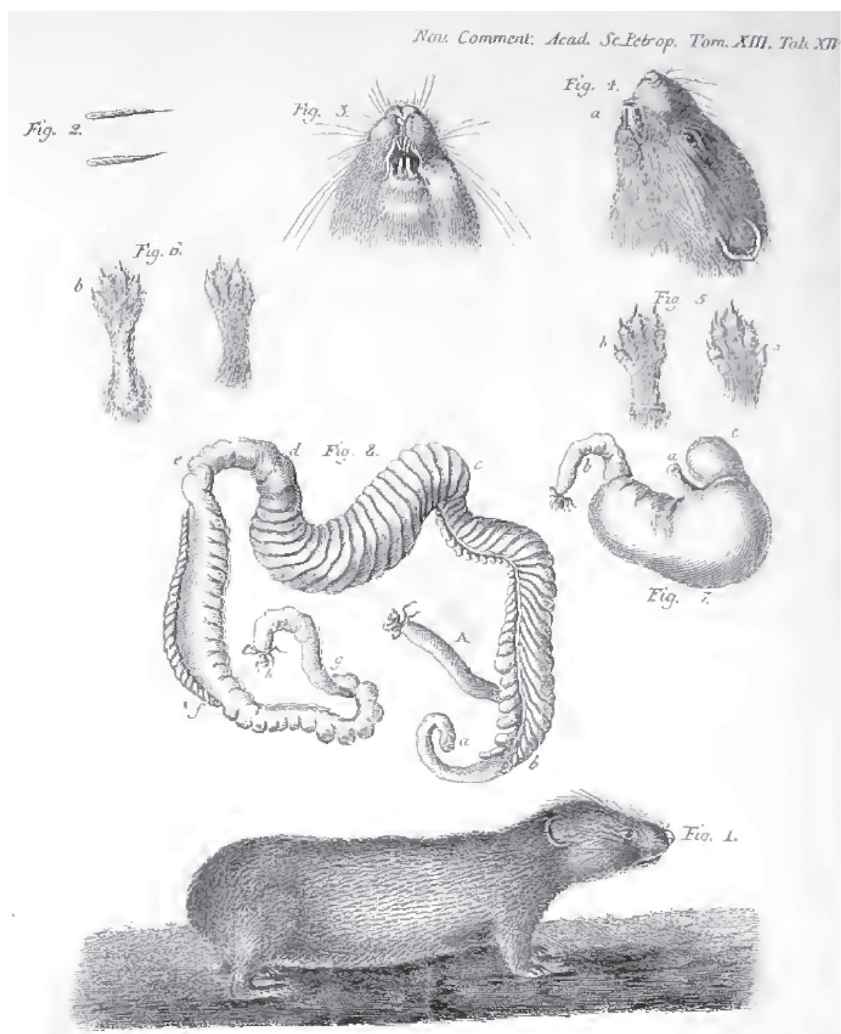


Рис. 2. Степная пищуха: *a* – акварель Н. Дмитриева (М.В. Ломоносов..., 2011, с. 51); *б* – иллюстрация к описанию вида *Leporis pusilli* (Pallas, 1769, Tab. XIV)

этом я переслал бы самого зверька, представляющего собой диковинный, новый вид земляного зайца или кролика, если бы не случилось так, что два экземпляра из числа нескольких, добытых до сих пор, оказались непригодными для выделки чучел. Между тем сделан самый точный рисунок» (Научное наследие..., 1993, с. 68). Речь, полагаем, идет об акварели (рис. 2, а) Николая Дмитриева – рисовальщика, члена отряда Палласа. Первоописание *Leporis pusilli*, опубликованное в 13-м томе «Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae» (Pallas, 1769, p. 531–538), иллюстрировано изображением не только общего вида животного, но и отдельных частей его тела (рис. 2, б).

Таким образом, *Lepus minutus* Pallas, 1771 и *Lepus minus* Pallas, 1773 стали младшими синонимами ранее опубликованного видового названия *Leporis pusilli* Pallas, 1769. Современное название вида – степная пищуха *Ochotona pusilla* (Pallas, 1769), он относится к семейству пищуховых Ochotonidae.

В дневниковых записях (Pallas, 1771) упоминаются два вида, описания которых опубликованы в 14-м томе «Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae» (Pallas, 1770). Приведем цитаты из русскоязычного издания дневниковых записей (Паллас, 1773).

5 мая 1769 г. «На увалахъ, къ Костычамъ возвышающихся, видны сурковыя норы; такъ же водятся тамъ емуранки (а) [(а) *Mus talpinus*.]], которыя роются подъ дерномъ, и ищутъ себѣ травныхъ кореньевъ для пищи (*) [(*) Описание сего звѣрка находится въ сочиненіяхъ Императорской Академіи Наукъ.]]» (с. 246–247). Современное название вида *Mus talpinus*: обыкновенная слепушонка *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770), семейство хомяковые Cricetidae. «Здѣсь же нашель я и варакушъ (а) [(а) *Motacilla Leucomela*. Описание сей птички находится въ сочиненияхъ Императорской Академіи Наукъ.], коихъ нигдѣ больше не видно, какъ только въ сихъ каменныхъ берегахъ Волги; ибо они обыкновенно вьютъ гнѣзда въ береговыхъ щеляхъ» (с. 249–250). Современное название: каменка-пleshанка *Oenanthe pleschanka* (Lepechin, 1770), семейство мухоловковые Muscicapidae.

В 14-м томе «Новыхъ комментариевъ» (Pallas, 1770) опубликовано также описание *Loxia*

erythrina с указанием типовой территории: «Ad Volgam et Samaram» (p. 587) – Волга и Самара. Современное название вида: чечевица обыкновенная *Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770), семейство вьюрковые Fringillidae.

Заключение

Из 32 видов животных, описанных П.С. Палласом с современной территории Самарской обл. (Pallas, 1769 – 1; Pallas, 1770 – 3, Pallas, 1771 – 28), удалось идентифицировать 31 вид (в том числе моллюски – 1, пауки – 1, насекомые – 22, земноводные – 1, пресмыкающиеся – 1, птицы – 2, млекопитающие – 3). Первоначальное название вида (*Scarabaeus vertumnus* Pallas, 1771), относящегося к пластинчатоусым жукам Scarabaeidae, не удалось уверенно идентифицировать с другими названиями таксона; оно не найдено ни в валидных названиях, ни в синонимах, что дает основание считать его забытым названием (*nomen oblitum*). Также забытыми названиями (*nomina oblita*) стали названия гадюковой змеи (*Coluber melanis* Pallas, 1771) и вымершего головоногого моллюска (*Nautilites complanatus* Pallas, 1771). Последнее название является старшим синонимом *Garniericeras subclypeiforme* (Milashevitch, 1881). Если не учитывать этот вымерший вид аммонитов, то в современной фауне Самарской обл. представлены все идентифицированные виды. Из них 9 видов включены сейчас в областную Красную книгу (2019): тарантул южнорусский *Lycosa singoriensis*, фрина *Triphysa phryne*, тарпея *Oeneis tarpeia*, аноплиус самарский *Anoplius samariensis*, шмель степной *Bombus fragrans*, обыкновенная гадюка *Vipera berus*, каменка-пleshанка *Oenanthe pleschanka*, степная пищуха *Ochotona pusilla*, перевязка южнорусская *Vormela peregusna*.

Как уже отмечалось в других публикациях (Гаранин, 2011; Горелов, 2018; Сытин, Сенатор, 2018), почти все растения и животные, отмеченные П.С. Палласом в регионе, известны в современной флоре и фауне. Однако за прошедшие 250 лет многие виды сократили распространение и численность в Самарской обл.

Авторы благодарят В.П. Морова и А.М. Шاپовалова за консультации, предоставленные при написании статьи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-49-630004 p_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бакиев А.Г. По следам П.С. Палласа: земноводные и пресмыкающиеся Самарской области // Изв. Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 5 (2). С. 167–171 [Bakiev A.G. Po sledam P.S. Pallas: zemnovodnye i presmykayushchiesya Samarskoj oblasti // Izv. Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. 2016. T. 18. N 5 (2). S. 167–171].
- Бакиев А.Г., Васюков В.М., Горелов Р.А., Дронин Г.В., Кузнецова Р.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Сытин А.К. Маршруты экспедиции П.С. Палласа на территории современной Самарской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 4 (2). С. 47–55 [Bakiev A.G., Vasyukov V.M., Gorelov R.A., Dronin G.V., Kuznetsova R.S., Saksonov S.V., Senator S.A., Sytin A.K. Marshruty ekspeditsii P.S. Pallas na territorii sovremennoj Samarskoj oblasti // Samarskaya Luka: problemy regional'noj i global'noj ekologii. 2018. T. 27. № 4 (2). S. 47–55].
- Гаранин В.И. Вклад П.С. Палласа в изучение фауны позвоночных животных Волжско-Камского края // Историко-биологические исследования. 2011. Т. 3. № 3. С. 42–54 [Garanin V.I. Vklad P.S. Pallas v izuchenie fauny pozvonochnykh zivotnykh Volzhsko-Kamskogo kraja // Istoriko-biologicheskie issledovaniya. 2011. T. 3. N 3. S. 42–54].
- Горелов Р.А. Позвоночные животные, обнаруженные П.С. Палласом на современной территории Самарской области // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 4. С. 20–27 [Gorelov R.A. Pozvonochnye zivotnye, obnaryuzhennye P.S. Pallasom na sovremennoj territorii Samarskoj oblasti // Izv. vysshikh uchebnykh zavedenij. Povolzhskij region. Estestvennye nauki. 2018. № 4. S. 20–27].
- Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. Самара, 2019. 354 с. [Krasnaya kniga Samarskoj oblasti. T. 2. Redkie vidy zivotnykh. Samara, 2019. 354 s.].
- М.В. Ломоносов и академические экспедиции XVIII века. Альбом / авторы-составители: О.А. Александровская, В.А. Широкова, О.С. Романова, Н.А. Озерова. М., 2011. 272 с. [M.V. Lomonosov i akademicheskie ekspeditsii XVIII veka. Albom / avtory-sostaviteli: O.A. Aleksandrovskaia, V.A. Shirokova, O.S. Romanova, N.A. Ozerova. M., 2011. 272 s.].
- Научное наследие П.С. Палласа. Письма. 1768–1771 гг. / Составитель В.И. Осипов. СПб., 1993. 252 с. [Nauchnoe nasledie P.S. Pallas. Pis'ma. 1768–1771 gg. / Sostavitel' V.I. Osipov. Spb., 1993. 252 s.].
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. В 5 кн. Часть первая. СПб., 1773. [10]+658+117 (Прибавление) с. [Pallas P.S. Puteshestvie po raznym provintsiiyam Rossijskoj imperii. V 5 kn. Chast' pervaya. SPb., 1773. [10]+658+117 (Pribavlenie) s.].
- Сытин А.К., Сенатор С.А. Вклад П.С. Палласа в ботанические исследования Среднего Поволжья // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 3. С. 55–69 [Sytin A.K., Senator S.A. Vklad P.S. Pallas v botanicheskie issledovaniya Srednego Povolzh'ya // Izv. vysshikh uchebnykh zavedenij. Povolzhskij region. Estestvennye nauki. 2018. № 3. S. 55–69].
- Рогов М.А., Барабошкин Е.Ю., Гужиков А.Ю., Ефимов В.М., Киселев Д.Н., Мороз В.П., Гусев В.В. Граница юры и мела в Среднем Поволжье. Путеводитель экскурсии «Международная научная конференция по проблеме границы юрской и меловой систем». 7–13 сентября 2015 г., г. Самара (Россия). Тольятти, 2015. 130 с. [Rogov M.A., Baraboshkin E.Yu., Guzhikov A.Yu., Efimov V.M., Kiselev D.N., Morov V.P., Gusev V.V. Granitsa yury i mela v Srednem Povolzh'e. Putevoditel' ekskursii "Mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya po probleme granitsy yurskoj i melovoj sistem". 7–13 sentyabrya 2015 g., Samara (Rossiya). Tol'yatti, 2015. 130 s.].
- Сачков С.А. Чешуекрылые, описанные П.С. Палласом из Самары и ее окрестностей // Самарская Лука: Бюл. 1991. № 1. С. 108–110 [Sachkov S.A. Cheshuekrylye, opisannye P.S. Pallasom iz Samary i ee okrestnostej // Samarskaya Luka: Bul. 1991. № 1. P. 108–110].
- Синёв С.Ю., Шовкун Д.Ф. Семейство Ethmiidae // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. 2-е изд. / Под ред. С.Ю. Синёва. СПб., 2019. С. 52–53 [Sinyov S.Yu., Shovkun D.F. Semejstvo Ethmiidae // Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii. 2-e isd. / Pod red. S.Yu. Sinyova. SPb., 2019. S. 52–53].
- Стародубцева И.А., Алексеев А.С. История отечественной палеонтологии. Петр Симон Паллас (1741–1811) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2015. Т. 90. Вып. 6. С. 70–78 [Starodubtseva I.A., Alekseev A.S. Istoriya otechestvennoj paleontologii. Petr Simon Pallas (1741–1811) // Byul. MOIP. Otd. geol. 2015. T. 90. Vyp. 6. S. 70–78].
- Pallas P.S. Description *Leporis pusilli* // Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae. Petropoli, 1769. T. XIII (pro Anno 1768). P. 531–538, Tab. XIV.
- Pallas P.S. Descriptiones quadrupedum et avium Anno 1769. Observatarum // Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae. Petropoli, 1770. T. XIV (pro Anno 1769). Pt. 1. P. 548–592, Tab. XXI.
- Pallas P.S. Reise durch verschiedene Provinzen des Rußischen Reichs. Erster Theil. SPb., 1771. [12]+504 S.

ANIMALS DESCRIBED BY P.S. PALLAS FROM THE TERRITORY OF MODERN SAMARA REGION

A.G. Bakiev¹, R.A. Gorelov²

The names of 31 animal species have been identified (mollusks – 1, spiders – 1, insects – 22, amphibians – 1, reptiles – 1, birds – 2, mammals – 3) described by P.S. Pallas from the territory of modern Samara region (Russia). The forgotten name (nomen oblitum) *Scarabaeus vertumnus* Pallas, 1771 (order Coleoptera, family Scarabaeidae) could not be reliably identified with other names of the taxon. The names of the reptile *Coluber melanis* Pallas, 1771 (order Serpentes, family Viperidae) and the fossil cephalopod mollusk *Nautilites complanatus* Pallas, 1771 (order Ammonitida, family Craspeditidae) are also referred to the forgotten but identified ones. All recent species of animals described by Pallas from the Samara region 250 years ago have been preserved in the regional fauna.

Key words: Peter Simon Pallas, fauna, species descriptions, Samara Region.

¹ Bakiev Andrey Gennadievich, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS (herpetology@list.ru); ² Gorelov Roman Andreevich, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS (gorelov.roman@mail.ru).

УДК: 599.735.31+599.742.11:574.3(470.2)

ЛОСЬ (*ALCES ALCES* (L.)) И ВОЛК (*CANIS LUPUS* L.): МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИЙ И ВЗАИМООТНОШЕНИЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

Данилов П.И.¹, Тирронен К.Ф.², Панченко Д.В.³

Обсуждается распространение, численность и взаимоотношение волка и лося на Европейском Севере России с середины – конца XIX в. Именно в это время появляются первые публикации о встречах и состоянии населения этих зверей на Кольском полуострове и в Олонецкой губ. В наше время это Кольско-Карельский регион, который выбран нами в качестве модельного на Европейском Севере России, поскольку материалы, относящиеся к охотничьим животным (численность, гибель, добыча и др.), собираются именно на этой территории с 1958 г. и обрабатываются в Лаборатории зоологии Института биологии КарНЦ РАН. Сведения мониторингового характера (распространение, численность, добыча, некоторые биологические показатели) рассматриваются по лосю и волку самостоятельно. На северном пределе ареала лося в Мурманской области распространение носит пульсирующий характер, выражены здесь и сезонные миграции животных. Летом наблюдаются перемещения лосей в тундровую зону. По данным Зимнего маршрутного учета (ЗМУ) отмечается повсеместный рост численности лося на исследуемой территории с начала нового тысячелетия, однако, начало этого процесса и его темпы отличаются в разных частях региона. Выявлено, что распределение волка обусловлено рядом факторов – высотой снежного покрова, наличием корма и композицией биотопов, с хорошими защитными свойствами, необходимыми для устройства логова. На протяжении всего периода наблюдений численность хищника определяется плотностью населения его жертв, ландшафтно-климатическими особенностями территории и особенно напряженностью преследования человеком. Выполнен анализ материалов, характеризующих численные параметры функционирования системы «хищник–жертва» на разных фазах популяционной динамики изучаемых видов.

Ключевые слова: лось, волк, распространение, динамика численности, добыча, взаимоотношение в системе «хищник–жертва».

Сокращения, принятые в статье: губ. – губерния, у. – уезд, оз. – озеро, обл. – область, ос. – особь, р. – река.

Лось

По мнению Ф.Д. Плеске (1887), лось в Кольской Лапландии в последней четверти XIX столетия бывал лишь заходом. К такому же заключению пришел и О.И. Семёнов-Тян-Шанский (1948). Однако О.С. Русаков (1979) выразил сомнение в справедливости такого заключения, при этом он ссылается на А.А. Силантьева (1898), писавшего о торговле в Лапландии лосиными шкурами в 1890-е годы. Более того, в конце XIX в. на Кольском полуострове было отмечено продвижение лосей на север, а в 1910 г. лось регулярно встречался в бассейне оз. Имандра (Семёнов-Тян-Шанский, 1982).

В Олонецкой губ. (значительная часть ее территории ныне входит в состав Республики Карелия) в 1860-е годы на лосей охотились в Петрозаводском уезде, но эти животные были там сравнительно редки (Кесслер, 1868). Об увеличении численности лосей в это же время на востоке Олонецкой губ. (Вытегорский уезд) писал И.С. Поляков (цит. по: изд. 1991 г.). Высокая численность лося сохранялась до конца столетия на смежной с современной Карелией территории Петербургской губ. (Тимофеева, 1974). Примерно в это же время начинается рост численности лося на всем Европейском Севере России (Кеппен, 1882; Туркин, Сатунин, 1900).

¹Данилов Петр Иванович – глав. науч. сотр., лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН, докт. биол. наук (pjotr.danilov@mail.ru);

²Тирронен Константин Феликсович – зав. лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН, канд. биол. наук (kostja.t@mail.ru); ³Панченко

Данила Владимирович – ст. науч. сотр. лаборатории зоологии ИБ КарНЦ РАН, канд. биол. наук (danja@inbox.ru).

В начале XX в. произошло резкое сокращение области распространения и поголовья лося, охватившее значительную территорию и достигшее кульминации к началу 1920-х годов (Русаков, 1979). С этим согласуется и в некоторой мере объясняет причину происходившего явления информация С.И. Благовещенского (1912) о массовом падеже лосей в 1907 г. в Олонецкой губ., вызванном каким-то заболеванием. Несколько противоречат такому заключению сообщения К. Рогачева (1911, цит. по: Кулагин, 1932) о добыче большого числа лосей (30–40 зверей) в сезон 1909–1910 гг. в районе Сумского Посада (ныне Беломорский р-н, Карелия). Отмечается, что и по соседству, в Онежском у. Архангельской губ., в начале века лоси были обычны (Житков, Бутурлин, 1901). Здесь же уместно сослаться на М.Я. Марвина (1959), писавшего о том, что в годы Первой мировой войны в Карелии произошло некоторое увеличение численности лося. Однако в годы Гражданской войны и последовавшей за ней разрухи вновь произошло резкое сокращение населения вида (Юргенсон, 1935; Кончиц, 1935; Марвин, 1959). В результате массового истребления животных к началу 1920-х годов лось на всем пространстве Европейского Севера России стал редок, а северная граница распространения вида отступила на юг.

Аналогичная ситуация сложилась в те годы во всей Фенноскандии. Однако на этом огромном пространстве сохранялись территории со сравнительно высокой численностью лося, выполнявшие функции так называемых мест выживания. Они сыграли очень важную роль в восстановлении населения лося после депрессии. В Финляндии эти участки располагались на юго-западе и северо-востоке страны (Pulliainen, 1974). На российской стороне, судя по упоминаниям в цитированных выше источниках, а также информации, собранной в 1950–1960-е годы, у охотников-старожилов они локализовались в ряде мест на Кольском полуострове, в Карелии и Ленинградской обл. (рис. 1). Характерна особенность топографии этих территорий выживания – все они прилегают к крупным водоемам. Их значение как мест выживания и восстановления вида на Европейском Севере России сохранялось и в последующие годы, в том числе в период депрессии численности вида в 1990–2000-е годы (Данилов, Панченко, 2013).

В конце 1920-х годов началось восстановление ареала и численности вида на всем Европейском Севере России. В 1926 г. лоси уже встречались на Кольском полуострове в Монче-тун-

дре и Туадаш-тундре. В 1928 г. В Чуна-тундре, а в 1929 г. в Монче-тундре были убиты 10 лосей (Кулагин, 1932). В те годы лоси вновь появились и во многих районах Карелии, в том числе и на севере – в Ухтинском (ныне Калевальском) и Тунгудском (ныне Беломорском) районах (Кулагин, 1932). Тогда же высокая численность отмечалась в приграничном с Карелией Онежском у. Архангельской губ., где встречались стада в несколько десятков голов. Охотились на лосей и на востоке губернии (Алтайский, 1925, цит. по: Кулагин, 1932; Битрих, 1926; Бутурлин, 1934).

В 1930-е годы продолжался рост численности лося и расселение его на север. В 1933 г. животные были зарегистрированы на берегу Кольского залива. Это была самая северная точка встреч лосей в то время. Тогда же лоси появлялись в нижнем течении р. Воронья, у Лявозера, Енозера, проникая и в тундру (Семёнов-Тян-Шанский, 1948). Возможно, они встречались здесь и в последующем, поскольку летом 1943 г. в устье той же реки видели лосиху с телятком в стаде коров (Дребенцов, 1959). Весьма вероятно, что и численность лося на Европейском Севере России в те годы была довольно значительной. На западе Мурманской обл. (Лапландский заповедник) в 1940 и 1941 гг. численность лосей в местах их зимовок составляла соответственно 3,7 и 4,6 экз. на 1000 га (Семёнов-Тян-Шанский, 1948). Об уровне численности вида в те годы можно судить также по данным добычи лосей в прифронтовой зоне Карельского фронта. Тогда (1941–1945 гг.) для нужд действующей армии было отстреляно 4500 зверей (Куприянов, 1972).

В 1946 г. в центральной Карелии М.Я. Марвин (1959), выполняя учеты охотничьих животных, насчитал 3,9 следа лося на 10 км маршрута. Это превосходит показатели относительной численности вида в тех же местах в наши дни.

В послевоенные годы продолжался стремительный рост численности лося во всех областях Северо-Запада России. Так, в Ленинградской обл. в 1948 г. этих зверей насчитывалось 5800, в 1951 г. – 8850, а в 1957 г. – 12 000 ос. (Русаков, 1969). На эти годы пришлось и самые многочисленные заходы лосей не только в пригороды, но и в центры крупных городов. Так, только в 1957 г. в пределах Ленинграда было зарегистрировано 38 лосей (Новиков, Иванов, 1970).

На Кольском полуострове к концу 1960-х годов лось достиг северного предела распространения и занял свой прежний (исторический) ареал (Гептнер, 1961; Русаков, 1979). Особенностью распространения лося на полуострове в те годы



Рис. 1. Территории выживания лося в Восточной Фенноскандии в начале XX в. (Данилов, Панченко, 2013)

было обитание его по долинам рек (Лотты, Поноя, Колы, Вороньей и Стрельны), по которым звери проникали в тундру значительно севернее границы леса (Семёнов-Тян-Шанский, 1982). В настоящее время эта особенность распределения сохранилась. В процессе летних экспедиционных исследований 2018–2019 гг. отмечено пребывание животных в зоне тундры в нижнем течении р. Поной, а севернее – в бассейнах рек Колмак и Ачерйок. Современную северную границу распространения вида проводят по условной линии: пос. Борисоглебский – пос. Печенга – г. Кола – Лявозеро – р. Иоканьга (до устья р. Сухая) – пос. Каневка и далее на юг до Белого моря (Верещагин и др., 1995; Макарова, 2008; 2011). Тем не менее, необходимо заметить, что северо-восточная граница ареала, вероятно, проходит несколько выше указанной линии. Так, зимой следы животных регистрируются и в верхнем течении рек Сосновка и Даниловка.

В Карелии постепенный рост численности продолжался и в 1960-е годы. Лишь в середине этого десятилетия произошло труднообъяснимое сокращение показателей численности (рис. 2), которое наблюдалось и в других регионах севера, в том числе в Финляндии (Данилов и др., 1978; Nygren, 1996). В 1970-е годы наступил период стремительного роста поголовья, причем на всем пространстве изучаемого края (правда, в разных его регионах это происходило не вполне синхронно). В Ленинградской обл. численность достигла пика в 1960-е, в Карелии – в 1970-е годы (рис. 2) (Тимофеева, 1974; Русаков, 1979; Данилов, 1975; 1986; 2003). Следует заметить, что процесс роста населения лося в 1960–1970-е годы охватил не только Европейский Север России, но и всю огромную территорию от Норвежского до Охотского моря (Danilov, 1987).

Впоследствии динамика численности лося в Мурманской обл. выглядела так. В конце 1970-х

годов произошло сокращение популяции: по данным авиаучетов в 1971 г. здесь насчитывалось около 12 тыс. экз., а в 1979 г. – лишь 5,8 тыс. экз. Причиной стал перепромысел, в результате охота была закрыта до 1988 г.; в 1990-е годы численность популяции восстановилась до 10 тыс. экз., однако в начале 2000-х годов произошло ее сокращение до 4–5 тыс. экз. (Ломанов, Ломанова, 2000; Хохлов, 2009). В наши дни поголовье лося в области несколько увеличилось и составляет 7300 ос. (Доклад о состоянии..., 2018).

В Карелии после кратковременной стабилизации численности на высоком уровне в начале 1980-х годов началось сокращение поголовья, переросшее в 1990-е годы в депрессию. Только в новом тысячелетии численность вида стала увеличиваться и во второй декаде XXI столетия достигла уровня 1960-х годов (рис. 2).

Волк

Последняя четверть XIX столетия (1870-е годы) – время очень высокой численности хищника в Европейской России, в том числе и на ее севере (Сабанеев, цит. по: изд. 1988). Однако распределение хищника на изучаемой территории было в высшей степени неравномерным. На Кольском полуострове в пределах ареала дикого северного оленя и в зоне домашнего оленеводства, которые в те годы не разделялись даже условно, волк был весьма многочислен. Об этом свидетельствуют сведения о нападении хищников на домашних и диких оленей и материалы о

добыче хищника (Миддендорф, 1869; Ушаков, 1972). О добыче волка на изучаемой территории в XIX столетии известно мало, имеется весьма ограниченная информация о сезонности и размерах его промысла, что только в общих чертах позволяет судить о распространении хищника и его обилии. Так, в сводке Н. Дергачева (1877) о промысле диких зверей в лопарских обществах Русской Лапландии добыча волков составляла 300 шкур в год (на сумму 150 руб.), автор указывает также на огромный урон, нанесенный хищниками оленеводству. По словам В.В. Чарнолуского (1930), «... лопари суеверно боятся волка ...», этим, очевидно, объясняется небольшой размер добычи хищника.

Л.П. Сабанеев (1875, цит. по: изд. 1988) – автор самой полной сводки о волке того времени, весьма схематично характеризует ситуацию с волком на Европейском Севере. После краткого замечания о хищнике в Швеции и Норвегии он пишет о высокой численности волков в Лапландии и приносимом ими серьезном ущербе, отмечая при этом, что в Северной Финляндии волка нет. Здесь же в «Примечаниях» Л.П. Сабанеев, ссылаясь на А.Ф. Миддендорфа (1869), называет причинами отсутствия волка в сплошных лесах севера глубину и рыхлость снега.

Подобное объяснение особенности распределения волка в связи с нивальным фактором в Пудожском у. Олонецкой губ. находим у И.С. Полякова (1873, цит. по: изд. 1991 г.). Он также видит причину малой численности волка в таежных ле-

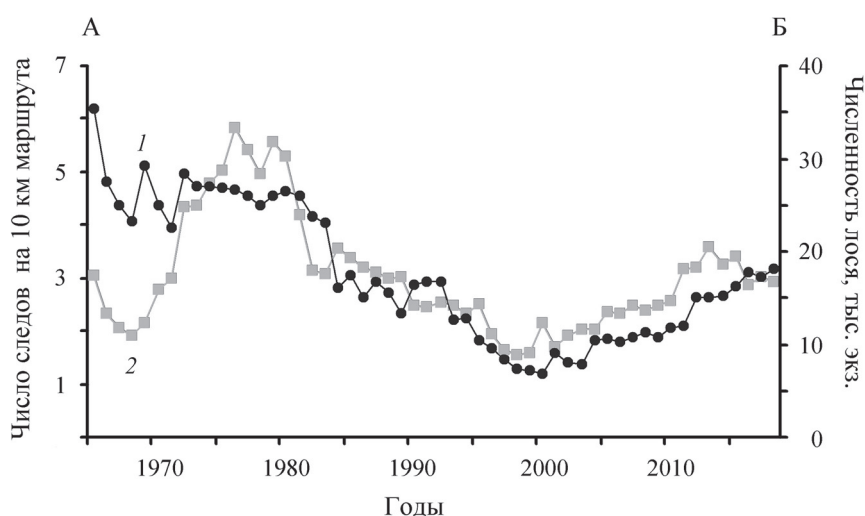


Рис. 2. Динамика численности лося в Карелии (1) и Ленинградской области (2). По оси ординат: А – численность в Карелии, следов на 10 км маршрута (Данилов и др., 2010 и др. с дополнениями), Б – численность в Ленинградской обл., тыс. экз. (Русаков, 1979 и др.; Ломанова, 2009 и др.; Ломанов, Ломанова, 2000; 2004 – материалы комитета по охране животного мира Ленинградской обл.)

сах Европейского Севера России в многоснежности. Это предположение И.С. Поляков высказал даже ранее А.Ф. Миддендорфа, что, вероятно, не было известно Л.П. Сабанееву.

В качестве общей характеристики распространения и распределения волка на Европейском Севере России отметим, что в южной половине Олонецкой губ. волк был обычен, но в Вологодской он встречался преимущественно в юго-западных и южных (более населенных) уездах и имел спорадическое распространение. На соседних территориях Архангельской губ., расположенных севернее Пудожского у. Олонецкой губ., волки были редки (Сабанеев, 1875, цит. по: изд. 1988).

Итак, в последнюю четверть XIX в. в тундре Кольского полуострова волк был малочислен, но в лесотундре и в граничащем с нею пространстве лесной зоны, где зимовало значительное число оленей, хищников было много. При продвижении в леса северной Финляндии и Карелии волка обнаружено не было. Далее на юг хищник заселял всю территорию края, заметно увеличивая свою численность у берегов Финского залива Балтийского моря, Ладожского и Онежского озер, в Каргопольском, Вытегорском и Лодейнопольском уездах (Благовещенский, 1912). Здесь факторами, позволяющими волку благополучно существовать, становились уменьшение снежности, более развитое животноводство, а также особенности содержания мелкого и крупного скота – вольный выпас его в окрестностях населенных пунктов.

В начале XX столетия распределение и общая численность волка в крае заметно меняются. Вслед за драматическим сокращением населения дикого северного оленя, а местами и полного его истребления на Кольском полуострове многократно сократилась и численность хищника. К сожалению, информация о волках до начала 1930-х годов в этих краях отсутствует. В.Ф. Исаков в отчете по экологии песца Кольского полуострова (1935) отмечает, что ежегодные потери оленеводства от волка составляют 10–12%. С организацией Лапландского заповедника на западе Мурманской обл. был начат мониторинг популяций волка и других видов наземных позвоночных животных. В заповеднике это выражалось в регистрации встреч волков и следов их жизнедеятельности, что сложно выразить в количественных показателях численности. Поэтому для построения временных трендов движения населения волка мы использовали сравнимые материалы. С известной долей условности в этих целях можно применять данные о добыче зверей, которые приведены в работах О.И. Семёнова-Тян-Шанского

(1977; 1982), а также использовать ведомственные материалы зимнего маршрутного учета, т.е. конкретные данные по численности зверей.

Мы сравнили эти данные по периодам, сложившимся вследствие исторических причин и событий: довоенные годы (1930–1941), первые послевоенные (1947–1959) и так называемые «благополучные» годы (1968–1974). В первый период в Мурманской обл. в среднем за год отстреливали 11 волков, во второй – 20, в третий – всего 3! Добыча волка сократилась в 20 и более раз по сравнению с таковой около сотни лет назад. Очевидно, столь же многократно сократилась и численность хищника.

Иначе складывалась судьба волка в тот же период на территории нынешней Карелии. Фактические данные о его распространении, распределении и численности появляются в зоологической и охотничьей литературе только в начале XX столетия. В труде С.И. Благовещенского (1912) о состоянии популяций охотничьих животных и всего связанного с охотничьим хозяйством в Олонецкой губ. упоминается, что в начале XX столетия на Шуньгской ярмарке продавали в среднем по 50 шкур волка. Довольно высокие цены на шкуры (летняя – 0,5–2,0 руб., зимняя – 5,0–5,5 руб.) позволяют предположить, что на эту ярмарку свозили значительную часть пушнины и шкур зверей, в том числе и волка.

Распространение волка в Карелии в довоенное время (1920–1930-е годы) описано в зоогеографическом очерке Ю.А. Исакова (1939). Автор отмечает, что к северу, северо-востоку от Петрозаводска, Олонца и Сегозера волк совершенно отсутствует; не знают волка и в деревнях по Верхнему Выгу. Только у М.Я. Марвина (1948) появляются заметки о заходах волка в северные районы Карелии, а затем в его же монографии (Марвин, 1959) упоминается о периодическом (через 5–10–15 лет) появлении хищников на севере. Об отсутствии волка в 1950-е годы в оленеводческой зоне Карелии (территория к северу от автодороги Кемь – Калевала) пишет и А.Н. Сегаль (1962), относя это к благоприятным условиям для домашнего оленеводства. Интенсивное лесопромышленное освоение северных лесов сопровождалось строительством населенных пунктов и развитием дорожной сети, этими дорогами с успехом пользовались волки. Одновременно с распространением волка в северных районах в конце 1940-х и в 1950-е годы происходил небывалый рост численности лося на севере Европы. Сформировалась стабильная кормовая база хищника, и волки заселили все свободное простран-

ство северной и средней таежных подзон региона. Их численность в Карелии достигла 680 экз. Хищники в те годы были в прекрасном физическом состоянии, о чем можно судить по их упитанности – у многих волков толщина слоя жира на крестце составляла 2–4 см.

С началом регулярных учетов охотничьих животных на больших площадях в 1964 г. стало возможным представить динамику распределения и численности хищника на картограммах (рис. 3). Распределение волка обусловлено рядом факторов – высотой снежного покрова, наличием корма и композицией биотопов с хорошими защитными свойствами, необходимыми для устройства логова. В Карелии волки предпочитают более освоенные сельским хозяйством южные районы республики с мозаикой биотопов, предоставляющих лучшие условия обитания для лосей и других животных – жертв волка. Другая особенность территориального распределения волка на севере Карелии (где численность хищника невелика) – выраженная изоляция участков обитания стай большими пространствами свободных от хищников территорий (рис. 4). Эта особенность проявляется наиболее четко в годы низкой численности зверей. В такие годы подобное распределение регистрируется и в средней Карелии. Общая численность хищника в республике в последние годы заметно сократилась и оценивается в 350–360 экз. (в 1970-е годы численность волка составляла 650–700 экз.).

Анализ взаимоотношений в системе «хищник–жертва»

Изменение численности волка и лося более детально рассмотрено на примере Карелии. Со-

пряженный ход численности жертвы и хищника прослеживается на всей территории республики, однако их соотношение за годы наблюдений изменялось весьма существенно и главным образом вследствие менявшегося напряжения преследования волка человеком. В середине 1960-х годов (1963–1967), когда численность волка сократилась до минимальной за все предшествующие годы наблюдений, соотношение хищник : жертва достигало 1:79 (рис. 5). В следующем пятилетии темпы роста стада лося возросли, а популяция хищника оставалась на низком уровне. И только в конце этого периода, когда пресс охоты на хищника ослаб, его численность начала увеличиваться. В 1968–1972 гг. число лосей, приходящихся на одного волка, достигло максимума – 107 экз. В 1973–1977 гг. численность волка быстро увеличивалась: хищники были обеспечены пищей, одновременно пресс охоты оставался слабым. В результате в этот период соотношение хищник : жертва изменилось и составило 1:65. В последующие 1978–1982 гг. численность хищника сохранялась на высоком уровне, тогда как численность жертвы начала сокращаться. Вследствие этого соотношение численности волка и лося в целом в Карелии уменьшилась до минимального значения, равного 1:23. В середине 1980-х годов сокращение численности как хищника, так и жертвы продолжалось. Для волка этот естественный процесс усугубился возросшим прессом охоты (рис. 6). В результате соотношение численности волка и лося несколько выровнялось, достигнув значения 1:35. В конце 1980-х – начале 1990-х годов на фоне продолжающегося общего снижения численности обоих видов их соотношение сократилось до 1:26

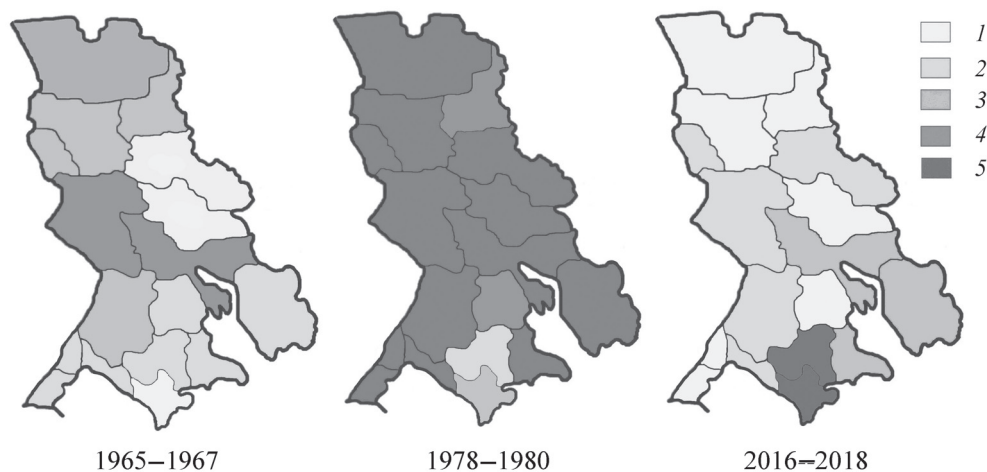


Рис. 3. Распределение и численность волка в административных районах Карелии (число следов на 10 км): 1 – $\leq 0,19$; 2 – $(0,20–0,39)$; 3 – $(0,40–0,59)$; 4 – $(0,60–0,79)$; 5 – $\geq 0,80$

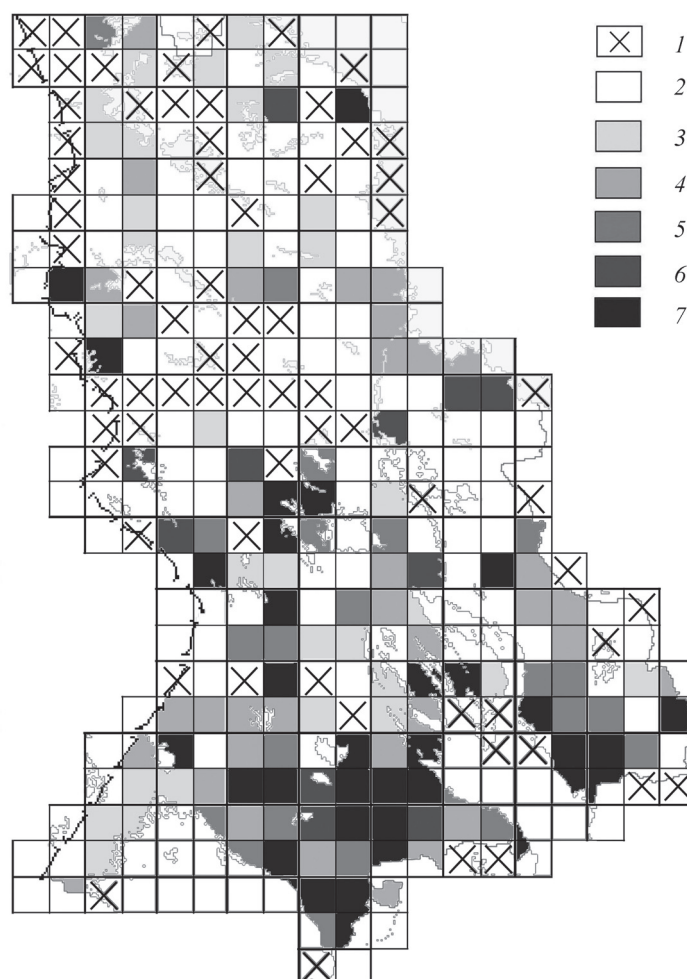


Рис. 4. Распределение и численность волка в 2016–2018 гг. в Карелии по квадратам 25×25 км (число следов на 10 км): 1 – учеты не проводились; 2 – следы не встречены; 3 – $\leq 0,19$; 4 – $(0,20–0,39)$; 5 – $(0,40–0,59)$; 6 – $(0,60–0,79)$; 7 – $\geq 0,80$

и только в конце 1990-х – начале 2000-х годов с началом роста численности лося этот показатель увеличился до 1:52 (Данилов, 2017).

На протяжении более 50 лет наблюдений значения численности волка и лося изменялись синхронно и лишь в начале второго десятилетия нового тысячелетия эта закономерность нарушилась (рис. 5). Одна из причин происходящего кроется в росте популярности охоты на волка и увеличении размера вознаграждения за его добычу до 10 тыс. руб. В результате за 2018 г. было добыто рекордное за годы наблюдений число волков – 225 (рис. 6)! Другую причину мы видим в том, что в конце 1990-х годов в деревнях и селах стали быстро исчезать овцы, козы и крупный рогатый скот, находящиеся в частном владении, а на исходе 2000-х годов они перевелись вовсе. Почти в то же время (начало 2000-х годов) после некоторого подъема численности в конце прошлого века, началось драматическое сокращение численности

зайца-беляка, что, вероятно, отразилось на кормлении волчат и привело к худшей выживаемости последних. Известно, что беляк – одна из основных жертв волка весной (Данилов и др., 1979).

Размеры потерь поголовья лося от волка зависят от плотности населения жертвы и хищника, снежности, интенсивности преследования хищника человеком. По результатам наблюдений в заповедниках Европейского Севера России, гибель лосей варьировала от 0,3% в Лапландском заповеднике (Филонов, 1989) до 6–14% в Дарвинском (Филонов, 1983). Масштабы гибели лосей от волка отражает процентное соотношение числа лосей, погибших от волка и общего числа животных, найденных погибшими по разным причинам. В Дарвинском заповеднике этот показатель составил 77,5% (Филонов, 1983).

Анализ хищнического поведения волка в отношении лося в эксплуатируемых популяциях затруднен сложностью учета жертвы и хищника

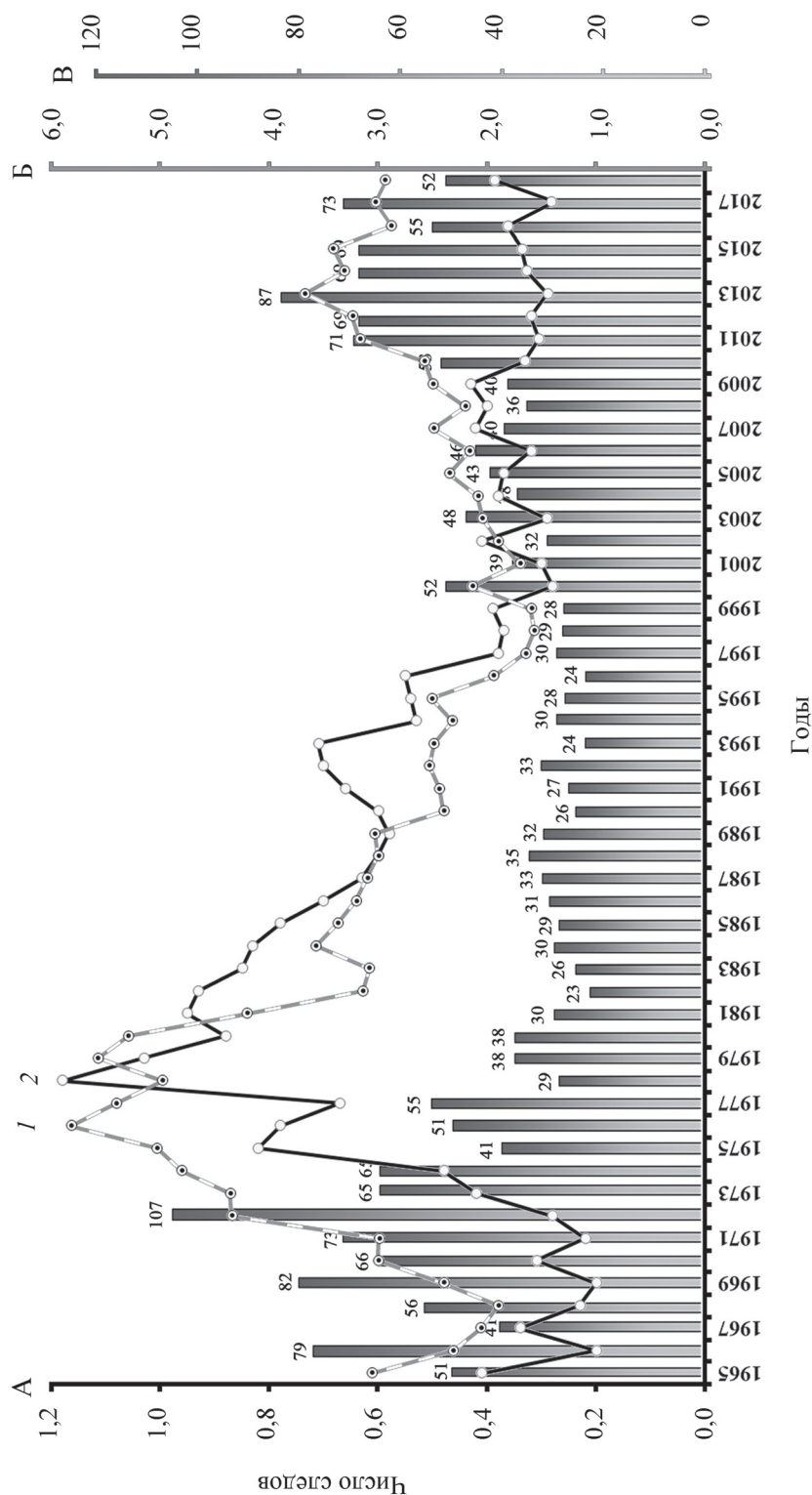


Рис. 5. Динамика численности лося (1) и волка (2) в Карелии и соотношение численности волка и лося (столбцы). По оси ординат:

А – число следов лося на 10 км, Б – число следов волка на 10 км,

В – число лосей, приходящихся на одного волка

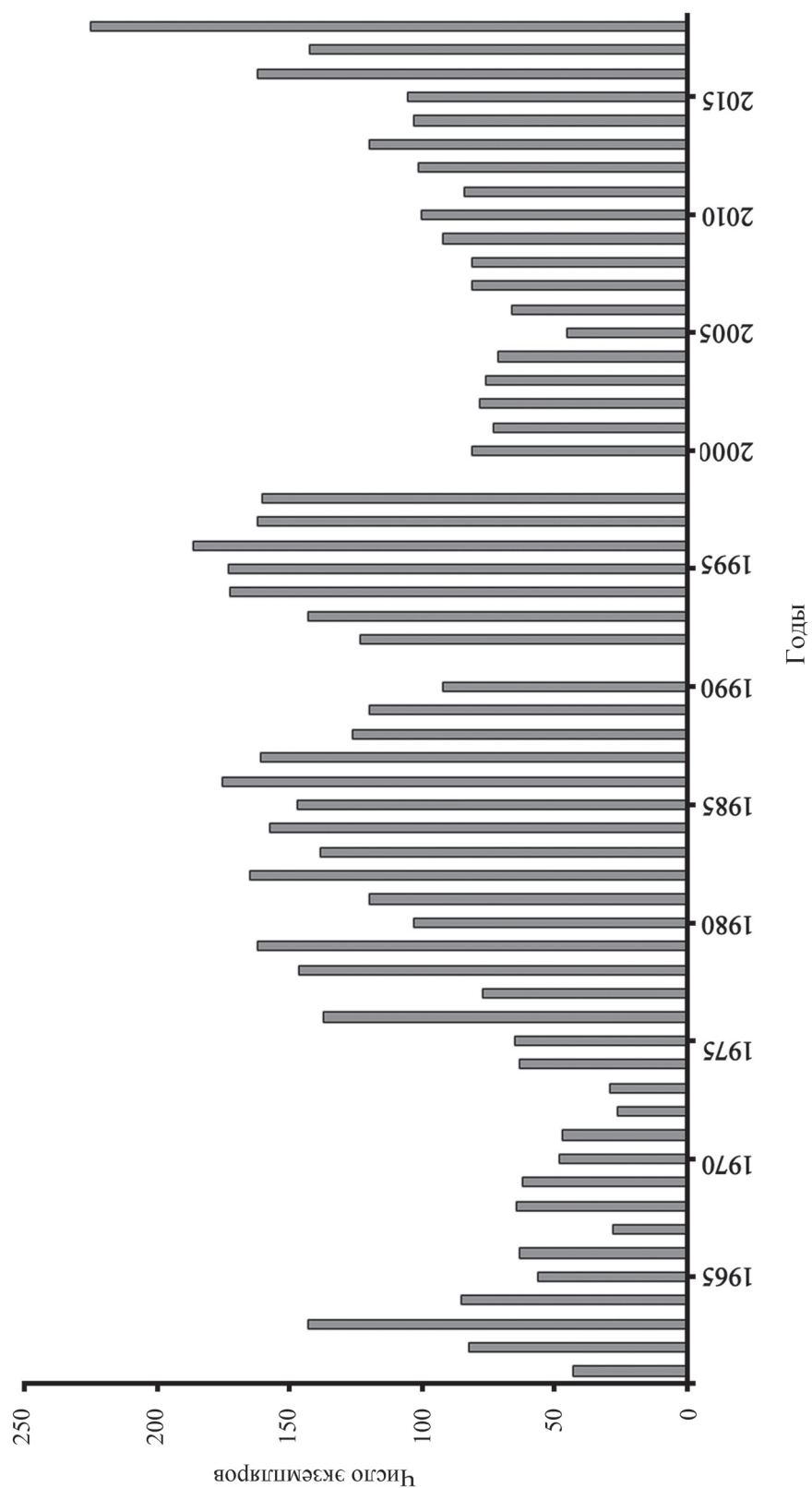


Рис. 6. Число добытых в Карелии волков, экз.

на больших территориях, а также обнаружения погибших лосей. Наблюдения показали, что доля лосей, погибших от волков, на опромышляемых территориях составляет в среднем 5–7% от общей численности жертв.

Иной способ расчета потерь популяции лося от волков, основанный на прямой регистрации волчьей добычи в процессе троплений хищников, привел к такому же заключению, а общая гибель лосей была оценена в 5–6% от их общей численности, определенной в конце зимы (Данилов, 1994). Наблюдения в Карелии и Ленинградской обл. позволили установить рост гибели лосей от волков с увеличением численности жертвы (Русаков, 1979; Данилов, 2017).

Прослеживается довольно четкая сезонность в нападении волков на лосей. В холодный период (с ноября по май) гибель лосей от волков составляла в разные месяцы от 35 до 80%, а в теплый период (июнь–октябрь) – только 10–17% от общего числа лосей, найденных погибшими (Данилов, 2017).

Существует определенная избирательность в охоте волков – хищники чаще режут телят и лосих, что в большой мере определяется сезонными условиями существования копытных, прежде всего, глубиной и состоянием снегового покрова. В подзонах южной тайги и смешанных лесов (Новгородская и Псковская области) обеспеченность хищников пищей за счет видового разнообразия и численности жертв лучше, чем на севере. Здесь среди животных, зарезанных хищниками, телят и лосихи составляют 63,6% ($n = 77$) (Данилов и др., 1979). В средней и северной тайге (Карелия), где кормовые ресурсы волка ограничены, а лоси, особенно в конце зимы, при глубине снега 70–90 см находятся в условиях, близких к критическим, доля телят и самок, погибших от волков, достигает 75,6% ($n = 79$). В такие зимы легкой

добычей даже пары волков в первую очередь становятся стельные лосихи и телята-сеголетки (Данилов, 1994).

Значительной оказалась доля погибших телят и лончаков лося в 1970-е годы в Северной Финляндии, она составила 63% ($n = 32$) (Nygren, 1980). Весьма велика доля телят, зарезанных волками, и в центральной Фенноскандии – 51% ($n = 65$). Животные следующей возрастной группы (1 и 2 года) составляли здесь 25% от всех жертв волка, а наиболее ценная часть популяции (звери 3–7 лет) составляла всего 5% от волчьей добычи. Число жертв старше 12, 14 и 20 лет составляло соответственно 3, 1 и 2 экз. Следует отметить, что среди жертв волка значительно преобладали самки всех возрастов – 76% (Olsson et al., 1997).

По наблюдениям в Карелии, характер и добычливость охоты волков на лосей мало зависят от величины стаи хищника (Данилов, 2017):

Число волков в стае	1	2	3–4	5–6	7 и более
Зарезано лосей	нет	7	18	13	10

Тот факт, что большее число лосей добывалось стаей из 3–4 волков объясняется более частой встречаемостью таких групп хищников в годы наблюдений (33 из 102).

Таким образом, на основании результатов проведенных наблюдений приходится признать волка реальным конкурентом человека в использовании ресурсов лося в крае. Нейтрализовать деятельность хищника можно, если свести ее к так называемой санитарной роли волка – изъятию слабых, больных и увечных животных. Для этого надо довести численность волка в северной и средней тайге, выраженную в относительных показателях, до 0,010–0,015 следа на 10 км маршрута.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0218-2019-0080, при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 0221-2018-0002 и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 18-54-00018 и № 18-05-00646).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Благовещенский С.И. Охотничий промысел в Олонецкой губернии // Памятная книжка Олонецкой губернии на 1912 год. Петрозаводск, 1912. С. 51–84 [Blagoveshchenskiy S.I. Okhotnichij promysel v Olonetskoj gubernii // Pamyatnaya knizhka Olonetskoj gubernii na 1912 god. Petrozavodsk, 1912. S. 51–84].
- Битрих А.А. Охота и пушной промысел в лесах нашего Севера. Л., 1926. 84 с. [Bitrikh A.A. Okhota i pushnoj promysel v lesakh nashego Severa, L., 1926. 84 s.].
- Бутурлин С.А. Лоси. М.; Л., 1934. 68 с. [Buturlin S.A. Losi. M.; L., 1934. 68 s.].
- Верещагин Н.К., Кузьмина И., Макарова О.А. К вопросу о формировании ареала лося на Кольском полуострове // I Междунар. мамонтовое совещ. «Цитология» (СПб.), 1995. Т. 37, № 7. С. 716

- [Vereshchagin N.K., Kuz'mina I., Makarova O.A. K voprosu o formirovanii areala losya na Kol'skom poluostruve // I Mezhdunar. mamontovoe soveshch. «Tsitologiya» (SPb.), 1995. T. 37. № 7. S. 716].
- Гептнер В.Г. Лось // Млекопитающие Советского Союза. Т. 1, М., 1961. С. 220–298. [Geptner V.G. Los' // Mlekopitayushchie Sovetskogo Soyuza. T. 1, M., 1961. S. 220–298]
- Данилов П.И. Распространение и численность копытных в Карелии // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1975. С. 80–82 [Danilov P.I. Rasprostranenie i chislennost' kopytnykh v Karelii // Kopytnye fauny SSSR. Ekologiya, morfologiya, ispol'zovanie i okhrana dikikh kopytnykh. M., 1975. S. 80–82].
- Данилов П.И. Некоторые аспекты проблемы «хищник-жертва» на примере крупных млекопитающих таежного Северо-запада СССР // Биологические проблемы Севера. Апатиты, 1979. С. 105–106 [Danilov P.I. Nekotorye aspekty problemy "khishchnik-zhertva" na primere krupnykh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-zapada SSSR // Biologicheskie problemy Severa. Apatity, 1979. S. 105–106].
- Данилов П.И. Глава VI. Популяционная динамика // Биология и использование лоса. М., 1986. С. 87–104 [Danilov P.I. Glava VI. Populyatsionnaya dinamika // Biologiya i ispol'zovanie losya. M., 1986. S. 87–104].
- Данилов П.И. Экологические основы охраны и рационального использования крупных хищников Северо-Запада России // Дис. ... докт. биол. наук. в форме научн. доклада. М., 1994. 69 с. [Danilov P.I. Ekologicheskie osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya krupnykh khishchnikov Severo-Zapada Rossii // Dis. ... dokt. biol. nauk. v forme nauchn. doklada. M., 1994. 69 s.].
- Данилов П.И. Исторический обзор фауны охотничьих зверей и их исследований в Карелии // Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана. Материалы международной конференции. Петрозаводск, 2003. С. 38–45 [Danilov P.I. Istoricheskij obzor fauny okhotnich'ikh zverej i ikh issledovaniy v Karelii // Nazemnye i vodnye ekosistemy Severnoj Evropy: upravlenie i okhrana. Materialy mezhdunarodnoj konferentsii. Petrozavodsk, 2003. S. 38–45].
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии (экология, ресурсы, управление, охрана). Петрозаводск, 2017. 385 с. [Danilov P.I. Okhotnich'i zveri Karelii (ekologiya, resursy, upravlenie, okhrana). Petrozavodsk, 2017. 385 s.].
- Данилов П.И., Ивантер Э.В., Белкин В.В., Николаевский А.А. Изменение численности охотничьих животных в Карелии по материалам зимних маршрутных учетов // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 128–159 [Danilov P.I., Ivanter E.V., Belkin V.V., Nikolayevskij A.A. Izmenenie chislennosti okhotnich'ikh zhivotnykh v Karelii po materialam zimnikh marshrutnykh uchotov // Fauna i ekologiya ptits i mlekopitayushchikh tayezhnogo Severo-zapada SSSR. Petrozavodsk, 1978. S. 128–159].
- Данилов П.И., Панченко Д.В. К истории лоса на Европейском Севере России (от неолита до наших дней) // Вестн. охотоведения. 2013. Т. 10. № 2. С. 123–136 [Danilov P.I., Panchenko D.V. K istorii losya na Yevropejskom Severe Rossii (ot neolita do nashikh dnei) // Vestn. Okhotovedeniya. 2013. T. 10. № 2. S. 123–136].
- Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л., 1979. 164 с. [Danilov P.I., Rusakov O.S., Tumanov I.L. Khishchnye zveri Severo-Zapada SSSR. L., 1979. 164 s.].
- Дергачев Н. Русская Лапландия: статистический, географический и этнографический очерки. Архангельск, 1877. 61 с. [Dergachev N. Russkaya Laplandiya: statisticheskij, geograficheskij i etnograficheskij ocherki. Arkhangelsk, 1877. 61 s.].
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2018 г. Мурманск, 2019. 152 с. [Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchej sredy Murmanskoy oblasti v 2018 g. Murmansk, 2019. 152 s.].
- Дребенцов В.С. Животный мир Мурманской области. Мурманск, 1959. 100 с. [Drebentsov V.S. Zhivotnyj mir Murmanskoy oblasti. Murmansk, 1959. 100 s.].
- Житков Б.М., Бутурлин С.А. По северу России: Отчет Имп. обществу любителей естествознания, антропологии и этнографии по командировке летом 1900 г. в Архангельскую губ. и на острова Колгуев и Новую землю. М., 1901. 178 с. [Zhitkov B.M., Buturlin S.A. Po severu Rossii: Otchet Imp. obchestvu lyubitelej estestvoznaniya, antropologii i etnografii po komandirovke letom 1900 g. v Arkhangelskuyu gub. i na ostrova Kolguyev i Novuyu zemlyu. M., 1901. 178 s.].
- Исаков В.Ф. Материалы по экологии песка Кольского полуострова. Рукопись. Ленинградская зональная промохотстанция, 1935. 65 с. [Isakov V.F. Materialy po ekologii pestsya Kol'skogo poluostrava. Rukopis'. Leningradskaya zonalnaya promokhotstantsiya, 1935. 65 s.].
- Исаков Ю.А. Материалы по фауне млекопитающих средней и северной Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1939. Т. 48. № 2–3. С. 37–50 [Isakov Yu.A. Materialy po faune mlekopitayushchikh srednej i severnoj Karelii // Bul. MOIP. Otd. biol. 1939. T. 48. N2–3. S. 37–50].
- Кеппен Ф.П. Письмо в редакцию // Природа и охота. 1882. № 11. С. 104–106 [Keppen F.P. Pis'mo v redaktsiyu // Priroda i okhota. 1882. № 11. S. 104–106].
- Кесслер К.Ф. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края. СПб., 1868. 114 с. [Kessler K.F. Materialy dlya poznaniya Onezhskogo ozera i Obonezhskogo kraja. SPb., 1868. 114 s.].
- Кончиц А.М. Качественное и количественное состояние охотничье-промысловой фауны Центрального лесного заповедника // Тр. Центрального лесного заповедника. Смоленск, 1935. Вып. I. С. 127–148 [Konchits A.M. Kachestvennoe i kolichestvennoe sostoyanie okhotnich'e-promyslovoj fauny Tsentral'nogo lesnogo zapovednika // Tr. Tsentral'nogo lesnogo zapovednika. Smolensk, 1935. Vyp. I. S. 127–148].
- Кулагин Н.М. Лоси СССР. Л., 1932. 120 с. [Kulagin N.M. Losi SSSR. L., 1932. 120 s.].
- Куприянов Г.Н. От Баренцева моря до Ладоги. Л., 1972.

- 376 с. [Kupriyanov G.N. Ot Barentseva morya do Ladogi. L., 1972. 376 s.].
- Ломанов И.К., Ломанова Н.В. Лось // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. М., 2000. С.13–23 [Lomanov I.K., Lomanova N.V. Los' // Sostoyanie resursov okhotnich'ikh zhivotnykh v Rossijskoj Federatsii. M., 2000. S. 13–23].
- Ломанова Н.В. Лось // Состояние ресурсов охотничьих копытных животных, медведей, соболя, бобра, выдры и их добыча в Российской Федерации в 2003–2008 гг. М., 2009. С. 5–15 [Lomanova N.V. Los' // Sostoyanie resursov okhotnich'ikh kopytnykh zhivotnykh, medvedej, sobolya, bobra, vydry i ikh dobycha v Rossijskoj Federatsii v 2003–2008 gg. M., 2009. S. 5–15].
- Макарова О.А. Лось Мурманской области (состояние популяции в начале XXI века) // Тр. VI междунар. симп. по лосю «Лось (*Alces alces* L., 1758) в девственной и измененной человеком среде». Якутск, 2008. С. 76–78 [Makarova O.A. Los' Murmanskoj oblasti (sostoyanie populyatsii v nachale XXI veka) // Tr. VI mezhdunar. simp. po losyu «Los' (*Alces alces* L., 1758) v devstvennoj i izmenennoj chelovekom srede». Yakutsk, 2008. S. 76–78].
- Макарова О.А. Распространение копытных в Мурманской области в начале XXI в. // Биология, экология и эволюция животных, 2011. Т. 2. С. 185–195. [Makarova O.A. Rasprostranenie kopytnykh v Murmanskoj oblasti v nachale XXI v. // Biologiya, ekologiya i evolyutsiya zhivotnykh, 2011. T. 2. S. 185–195].
- Марвин М.Я. Млекопитающие Карело-Финской ССР // Изв. К.-Ф. НИ базы АН СССР. Петрозаводск, 1948. № 1. С. 103–108 [Marvin M.Ya. Mlekopitayushchie Karelo-Finskoj SSR // Izv. K.-F. NI bazy AN SSSR. Petrozavodsk, 1948. № 1. S.103–108].
- Марвин М.Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск, 1959. 238 с. [Marvin M.Ya. Mlekopitayushchie Karelii. Petrozavodsk, 1959. 238 s.].
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. СПб., 1869. Ч. 2. Отд. 5. 310 с. [Middendorff A.F. Puteshestvie na sever i vostok Sibiri. SPb., 1869. Ch. 2. Otd. 5. 310 s.].
- Новиков Г.А., Иванов П.Д. Появление лосей в пределах Ленинграда. Бюл. МОИП. Т. LXXV. Вып. 4. 1970. С. 27–35 [Novikov G.A., Ivanov P.D. Poyavlenie losej v predelakh Leningrada. Byulleten' MOIP. T. LXXV. Vyp. 4. 1970. S. 27–35].
- Плеске Ф.Д. Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова. СПб, 1887. 538 с. [Pleske F.D. Kriticheskij obzor mlekopitayushchikh i ptits Kol'skogo poluostrova. SPb, 1887. 538 s.].
- Поляков И.С. Три путешествия по Олонецкой губернии. Петрозаводск, 1991. 215 с. [Polyakov I.S. Tri puteshestviya po Olonetskoj gubernii. Petrozavodsk, 1991. 215 s.].
- Русаков О.С. Распространение, ресурсы и хозяйственное использование копытных в северо-западных областях европейской части СССР // Вопросы повышения продуктивности охотничьих угодий. М., 1969. С. 149–169 [Rusakov O.S. Rasprostranenie, resursy i khozyajstvennoe ispol'zovanie kopytnykh v severo-zapadnykh oblastyakh evropejskoj chasti SSSR // Voprosy povysheniya produktivnosti okhotnich'ikh ugodij. M., 1969. S. 149–169].
- Русаков О.С. Современное состояние природных ресурсов, экология и вопросы хозяйственного использования копытных Северо-Запада СССР // Копытные Северо-Запада СССР. Л., 1979. С. 63–293 [Rusakov O.S. Sovremennoe sostoyanie prirodnykh resursov, ekologiya i voprosy khozyajstvennogo ispol'zovaniya kopytnykh Severo-Zapada SSSR // Kopytnye Severo-Zapada SSSR. L., 1979. S. 63–293].
- Сабанеев Л.П. Охотничьи звери (Издание 1877 г.). М., 1988. 480 с. [Sabaneev L.P. Okhotnich'i zveri (Izdanie 1877 g.). M., 1988. 480 s.].
- Сегаль А.Н. История северного оленя и оленеводства в Карелии // Северный олень в Карельской АССР. М.; Л., 1962. С. 41–57 [Segal' A.N. Istoriya severnogo olenya i olenevodstva v Karelii // Severnyj olen' v Karel'skoj ASSR. M.; L., 1962. S. 41–57].
- Семёнов-Тян-Шанский О.И. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского заповедника. М., 1948. Вып. II. С. 91–162 [Semyonov-Tyan-Shanskij O.I. Los' na Kol'skom poluostrove // Tr. Laplandskogo zapovednika. M., 1948. Vyp. II. S. 91–162].
- Семёнов-Тян-Шанский О.И. Северный олень. М., 1977. 94 с. [Semyonov-Tyan-Shanskij O.I. Severnyj olen'. M., 1977. 94 s.].
- Семёнов-Тян-Шанский О.И. Звери Мурманской области. Мурманск, 1982. 175 с. [Semyonov-Tyan-Shanskij O.I. Zveri Murmanskoj oblasti. Murmansk, 1982. 175 s.].
- Силантьев А.А. Обзор промысловых охот в России. СПб., 1898. 619 с. [Silantyev A.A. Obzor promyslovykh okhot v Rossii. SPb., 1898. 619 s.].
- Тимофеева Е.К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л., 1974. 167 с. [Timofeeva E.K. Los' (ekologiya, rasprostranenie, khozyajstvennoe znachenie). L., 1974. 167 s.].
- Туркин Н.В., Сатунин К.А. Звери России. М., 1902. 506 с. [Turkin N.V., Satunin K.A. Zveri Rossi. M., 1902. 506 s.].
- Ушаков И.Ф. Кольская земля. Очерки истории Мурманской области в дооктябрьский период. Мурманск, 1972. 672 с. [Ushakov I.F. Kol'skaya zemlya. Ocherki istorii Murmanskoj oblasti v dooktyabr'skij period. Murmansk, 1972. 672 s.].
- Хохлов А.М. К вопросу рационального использования популяции лося в Мурманской области // Мат-лы всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Экология, эволюция и систематика животных». Рязань, 2009. С. 374–375 [Khokhlov A.M. K voprosu ratsional'nogo ispol'zovaniya populyatsii losya v Murmanskoj oblasti // Mat-ly vseros. nauch.-prakt. conf. s mezhdunar. uchastiem. «Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh». Ryazan', 2009. S. 374–375].
- Филонов К.П. Лось. М., 1983. 248 с. [Filonov K.P. Los'. M., 1983. 248 s.].
- Филонов К.П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М., 1989. 251 с. [Filonov K.P. Kopytnye zhivotnye i krupnye khishchniki na zapovednykh territoriyakh. M., 1989. 251 s.].

- Чарнолуский В.В. Заметки о пастьбе и организации стада у лопарей // Материалы комиссии экспедиционных исследований. Серия северная. Л., 1930. Вып. 23. С. 23–69 [Charnoluskij V.V. Zametki o past'be i organizatsii stada u loparej // Materialy komissii ekspeditsionnykh issledovaniy. Seriya severnaya. L., 1930. Vyp. 23. S. 23–69].
- Юргенсон П.Б. Лось в центральных районах европейской части СССР // Лось и его промысел. М., 1935. С. 5–102 [Yurgenson P.B. Los' v tsentralnykh rajonakh evropejskoj chasti SSSR // Los' i ego promysel. M., 1935. S. 5–102].
- Danilov P.I. Population dynamics of moose in USSR (Literature survey, 1970–1983). Swedish Wildlife Research, 1987. Suppl. Vol. 1. P. 503–523.
- Nygren K. Susien vaikutuksesta hirvikantaan [Effect of the wolf on the moose population] // Suomen Riista. 1980. N 28. P. 71–78.
- Nygren T. Hirvi (*Alces alces*) // Riistan jäljille. Helsinki, 1996. S. 103–108.
- Olsson O., Wirtberg J., Andersson M., Witberg I. Wolf *Canis lupus* predation on moose *Alces alces* and roe deer *Capreolus capreolus* in south-central Scandinavia // Wildlife biology. 1997. Vol. 3. N 1. P. 13–23.
- Pulliainen E. Seasonal movements of moose in Europe // Nat. Can., 1974. N 101. P. 379–392.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2019

Принята к публикации / Accepted 30.01.2020

MOOSE (*ALCES ALCES* (L.)) AND WOLF (*CANIS LUPUS* L.): MONITORING OF POPULATIONS AND RELATIONSHIPS IN THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA

P.I. Danilov¹, K.F. Tirronen², D.V. Panchenko³

The analysis of distribution, number, relationship of wolf and moose in the European North of Russia since the middle-end of the 19th century is discussed. That time appeared the first publications about the status of the populations of these animals in the Kola Peninsula and in the Olonets province. Nowadays it is the Kola-Karelian region was chosen as a model territory of the European North of Russia, because the materials related to game animals (number, death, harvest, etc.) are collected in this territory since 1958 and processed in the Laboratory of Zoology of the Institute of biology of KRC RAS. Monitoring data (distribution, number, reproduction and other biological features) on moose and wolf are analyzed independently. At the northern border of the moose range in the Murmansk region, the range is fluctuating through the season and seasonal migrations represented significantly. There are the movements of moose in summer in the tundra zone still indicated. There has been a widespread increase in the moose number in the study area since the beginning of the new millennium according to the Winter track counts (WTC). However, the beginning and rate of this process differ in parts of the region. The distribution of the wolf is determined by the factors: the depth of the snow cover, the prey abundance and biotopes composition. Throughout the whole period of observations, the number of predators is determined by the density of the population of its victims, landscape and climatic characteristics of the territory and especially the intensity of human persecution. The analyzes of the numerical parameters of the predator-prey system functioning at different population phases of the studied species is carried out. The study was carried out under state ordered project № 0218-2019-0080 and with the financial support of Program Presidium RAS 0221-2018-0002, RFBR (project № 18-54-00018 and № 18-05-00646).

Key words: moose, wolf, distribution, population dynamics, prey, relationships in the predator-prey system

¹ Danilov Petr Ivanovich, laboratorii zoologii IB KarNTs RAN (pjotr.danilov@mail.ru);

² Tirronen Konstantin Feliksovich, zav. laboratorii zoologii IB KarNTs RAN (kostja.t@mail.ru); ³ Panchenko Danila Vladimirovich, laboratorii zoologii IB KarNTs RAN (danja@inbox.ru).

УДК 595.76, 574.4 (470.22)

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ПАРАМЕТРОВ ВАЛЕЖА НА ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ КСИЛОФИЛЬНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ НА МЕРТВОЙ ДРЕВЕСИНЕ ОСИНЫ И ЕЛИ В МАЛОНАРУШЕННОМ ЕЛЬНИКЕ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

А.В. Полевой¹, Н.Б. Никитский²

Сделана попытка оценить некоторые параметры валежа как факторы, влияющие на формирование комплексов ксилофильных жесткокрылых на мертвой древесине осины и ели в условиях малонарушенного насаждения. Показано, что важнейший фактор, определяющий видовое разнообразие ксилофильных жесткокрылых – давность отпада, причем степень влияния этого фактора зависит от породы дерева. В некоторой степени проявляется влияние диаметра ствола и типа отпада, в особенности в комбинации этих факторов между собой или с фактором давности отпада, однако достоверность этого влияния статистически не доказана. Видовой состав ксилофильных жесткокрылых на валеже в большей степени определяется породой дерева, давностью и типом отпада. Влияние диаметра ствола прослеживается лишь в комбинации с породой и давностью отпада. Результаты анализа распределения редких и исчезающих видов из Красной книги Карелии подтверждают необходимость присутствия валежа разных пород на разных стадиях разложения для сохранения максимального видового разнообразия редких ксилофильных жесткокрылых.

Ключевые слова: ксилофильные сообщества, жесткокрылые, мертвая древесина, ель, осина, Республика Карелия.

Ксилофильные жесткокрылые – одна из наиболее разнообразных и функционально важных групп лесных насекомых. Они издавна привлекают внимание исследователей и довольно хорошо изучены в бореальной зоне. В последнее время все больше внимания уделяется исследованию экологии ксилофильных жесткокрылых, что во многом связано с интенсификацией лесного хозяйства и, как следствие, сильной фрагментацией лесных массивов. В данном контексте выявление факторов, влияющих на формирование комплексов жесткокрылых на мертвой древесине, представляет собой важнейшую задачу, так как может помочь оптимизировать лесохозяйственные мероприятия с учетом сохранения максимального видового разнообразия и предотвращения вымирания наиболее чувствительных видов. К настоящему времени опубликовано много работ, посвященных этому вопросу. В качестве наиболее важных факторов, обуславливающих особенности разнообразия и видового состава, обычно указывают возраст насаждения, количество мертвой древесины,

породу, стадию разложения и размер ствола (Gibb et al., 2006). Результаты таких исследований иногда оказываются противоречивыми, что связано с разными условиями проведения экспериментов и методами сбора материала.

Способы учета ксилофильных жесткокрылых в полевых условиях довольно разнообразны, но, пожалуй, наиболее часто используются различные варианты оконных (барьерных) ловушек, которые при сравнительно небольших затратах труда позволяют получить необходимые для большинства экологических исследований количественные данные (Kaila et al., 1994; Langor et al., 2008; Ranius et al., 2011).

Популярен также метод с использованием эклекторов (emergence traps), позволяющих собирать виды, заселяющие конкретное дерево с ловушкой (Birkemoe, Sverdrup-Thygeson, 2015). Эклекторы, как правило, устанавливают на специально подготовленные субстраты, например распиленные части ствола или отдельные фрагменты древесины (Irmeler et al., 1996; Hövemeyer,

¹ Полевой Алексей Владимирович – ст. науч. сотр. Института леса ФИЦ КарНЦ РАН, Петрозаводск, канд. биол. наук (alexei.polevoi@krc.karelia.ru); ² Никитский Николай Борисович – ст. науч. сотр. Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, профессор, докт. биол. наук (nnikitsky@mail.ru).

Schauerman, 2003; Gibb et al., 2006; Mlynarek et al., 2018 и др.), что позволяет унифицировать условия эксперимента, однако это нарушает естественное состояние субстрата и может привести к потере части видов. Некоторые модификации эклекторов приспособлены к установке на стволы непосредственно в природе (*in situ*), без разрушения субстрата (Alinvi et al., 2007; Halme et al., 2013), однако такой подход используется пока редко.

В 2015–2017 гг. в заповеднике «Кивач» мы проводили исследования ксилофильных насекомых на валеже различных пород деревьев с помощью стволовых эклекторов. Такой подход позволил выявить довольно богатую фауну ксилофильных жесткокрылых и двукрылых, включая значительное число редких видов (Polevoi, Pilipenko, 2016; Полевой и др., 2017; Полевой и др., 2018; Polevoi et al., 2018; Полевой, Никитский, 2019), которых не всегда можно надежно обнаружить обычными методами. В данной статье мы предприняли попытку оценить некоторые параметры валежа как факторы, влияющие на формирование комплексов ксилофильных жесткокрылых на мертвой древесине осины и ели в условиях малонарушенного насаждения, которому присуще большое количество крупных древесных остатков на различных стадиях разложения.

Материал и методы

Исследования проводили в заповеднике «Кивач», расположенном в 90 км к северу от Петрозаводска (62°28' N, 33°95' E). Для сборов использовали специализированные ловушки – стволовые эклекторы, которые устанавливали на валеже осины и ели в ельнике кислично-черничном (возраст

до 150 лет). Подробное описание биотопа и методики приведены в предыдущих работах (Polevoi, Pilipenko, 2016; Shorokhova et al., 2016; Полевой и др., 2018; Полевой, Никитский, 2019). Таксономически были охвачены все группы Coleoptera, кроме семейств Scydmaenidae и большей части Staphylinidae. Кроме того, в данной статье мы не рассматриваем ряд видов, не относящихся к облигатно ксилофильным, а также некоторые группы, для которых имелись данные лишь по одной породе (сем. Ptiliidae).

Для каждого валежного ствола фиксировали ряд параметров (табл. 1), которые затем анализировали как факторы, возможно влияющие на формирование комплексов жесткокрылых. Кроме факторов, перечисленных в этой таблице, мы также оценивали степень фрагментации коры, но поскольку этот параметр отрицательно коррелировал с давностью отпада, он был исключен из дальнейшего анализа.

Статистическую обработку проводили с использованием непараметрических вариантов дисперсионного анализа ANOVA (критерий Крускала–Уоллиса) и PERMANOVA (критерий Вилкоксона, индекс сходства Брея–Куртиса). Группы валежа по давности и диаметру, составляли таким образом, чтобы в каждой из них присутствовало примерно одинаковое число стволов, а также чтобы группа стволов по одному параметру включала стволы с разными значениями другого параметра (например, группа свежего отпада включает стволы разных диаметров, разного типа отпада и разных исследованных частей ствола). При исследовании распределения редких видов использовали методы ординации, в частности канонический корреспондентный анализ (canonical correspondence

Т а б л и ц а 1

Параметры исследованного валежа

Параметр	Описание параметра
Давность отпада	Время прошедшее с момента падения дерева. Определялась дендрохронологическими методами (Shorokhova et al., 2016). Составляла от 0 (валеж текущего года) до 24 лет на ели и от 0 до 16 лет на осине
Диаметр	Диаметр ствола, измеренный на высоте груди. Варьировал от 24 до 53 см. для ели и от 27 до 79 см. для осины
Часть ствола	Три равные по длине части ствола: комлевая, срединная и вершинная
Тип отпада	Ветровал или бурелом
Наличие бурой гнили	Определялось по присутствию на стволах древоразрушающих грибов, образующих бурую гниль (Ruokolainen et al., 2018). Данный параметр использовался только при анализе распределения редких видов

analysis). Все вычисления проводили в программе PAST, версия 3.25 (Hammer et al., 2001).

Результаты

Видовое разнообразие

Всего на валеже выявлены 165 ксилофильных видов из 33 семейств жесткокрылых (111 видов из 19 семейств на ели и 117 видов из 26 семейств на осине). Число видов, зарегистрированных на разных стволах, сильно варьировало, но на отдельных осинах встречалось значительно больше видов, чем на ели (максимально зафиксированное число). Хотя видовой состав на осине был богаче, наши данные не выявили достоверной разницы между породами по общему числу зарегистрированных видов. В Финляндии видовое разнообразие жесткокрылых на обеих породах мало различается. Так, в Швеции с елью и осиной связано приблизительно одинаковое число видов (Dahlberg, Stockland, 2004). Влияние других параметров валежа на видовое разнообразие рассмотрено ниже и представлено в табл. 2.

Давность отпада. На обеих породах видовое разнообразие несколько возрастало с увеличением возраста валежа. Если на ели эта тенденция проявляется не вполне отчетливо и достоверной разницы между разными группами давности не наблюдается (рис. 1, А), то на осине число видов жесткокрылых значительно возрастало начиная с четвертого года после вывала дерева (рис. 1, Д), в данном случае разница статистически достоверна.

Диаметр. На ели видовое разнообразие практически не отличалось на стволах диаметром до 31 и более 34 см (рис. 1, Б). На осине видовое разнообразие было несколько выше на крупных стволах с диаметром 50 см и более (рис. 1, Е). На обеих породах наблюдался большой разброс и разница средних значений не была достоверной.

Тип отпада. Как на ели, так и на осине, на отдельных буреломных стволах было зарегистрировано значительно большее разнообразие по сравнению с ветровалом. На буреломе наблюдался больший разброс числа видов по сравнению с ветровалом. Средние значения отличались незначительно (рис. 1, В, Ж).

Часть ствола. Средние значения видового разнообразия в разных частях ствола мало отличались на обеих породах. Лишь на единичных деревьях число видов, зарегистрированных в комлевой и срединной частях, было несколько больше, чем максимальное число видов в вершинной части (рис. 1, Г, З).

Совместное влияние (взаимодействие) факторов. В основном на ели и на осине видовое разнообразие изменяется приблизительно одинаково в зависимости от разных параметров валежа. Фактор породы в совокупности с одним из других факторов не оказывает существенного влияния на число зарегистрированных видов. Исключение составляет взаимодействие породы и давности отпада (когда влияние достоверно). Иногда проявляется совокупное влияние других параметров,

Т а б л и ц а 2

Влияние различных факторов на видовое разнообразие ксилофильных жесткокрылых на валеже ели и осины (дисперсионный анализ, критерий Крускала–Уоллиса H и вероятность P). Здесь и далее достоверные значения выделены жирным шрифтом

Фактор	Группа	Среднее число видов	$H (P)$
Порода	ель/осина	13,7/17,1	0,9 (0,34)
Ель			
Давность, лет	(0–2)/(5–24)	11,3/15,9	2,5 (0,10)
Диаметр, см	(24–31)/(34–53)	13,6/13,8	0,1 (0,75)
Часть ствола	комель/середина/вершина	13,3/15,1/12,0	1,4 (0,50)
Тип отпада	ветровал/бурелом	11,7/14,7	0,7 (0,38)
Осина			
Давность, лет	(0–1)/(4–16)	8,2/25,1	13,5 (<0,01)
Диаметр, см	(27–41)/(50–79)	14,6/19,8	1,1 (0,28)
Часть ствола	комель/середина/вершина	17,6/17,1/16,0	0,003 (0,99)
Тип отпада	ветровал/бурелом	15,0/18,3	0,2 (0,67)

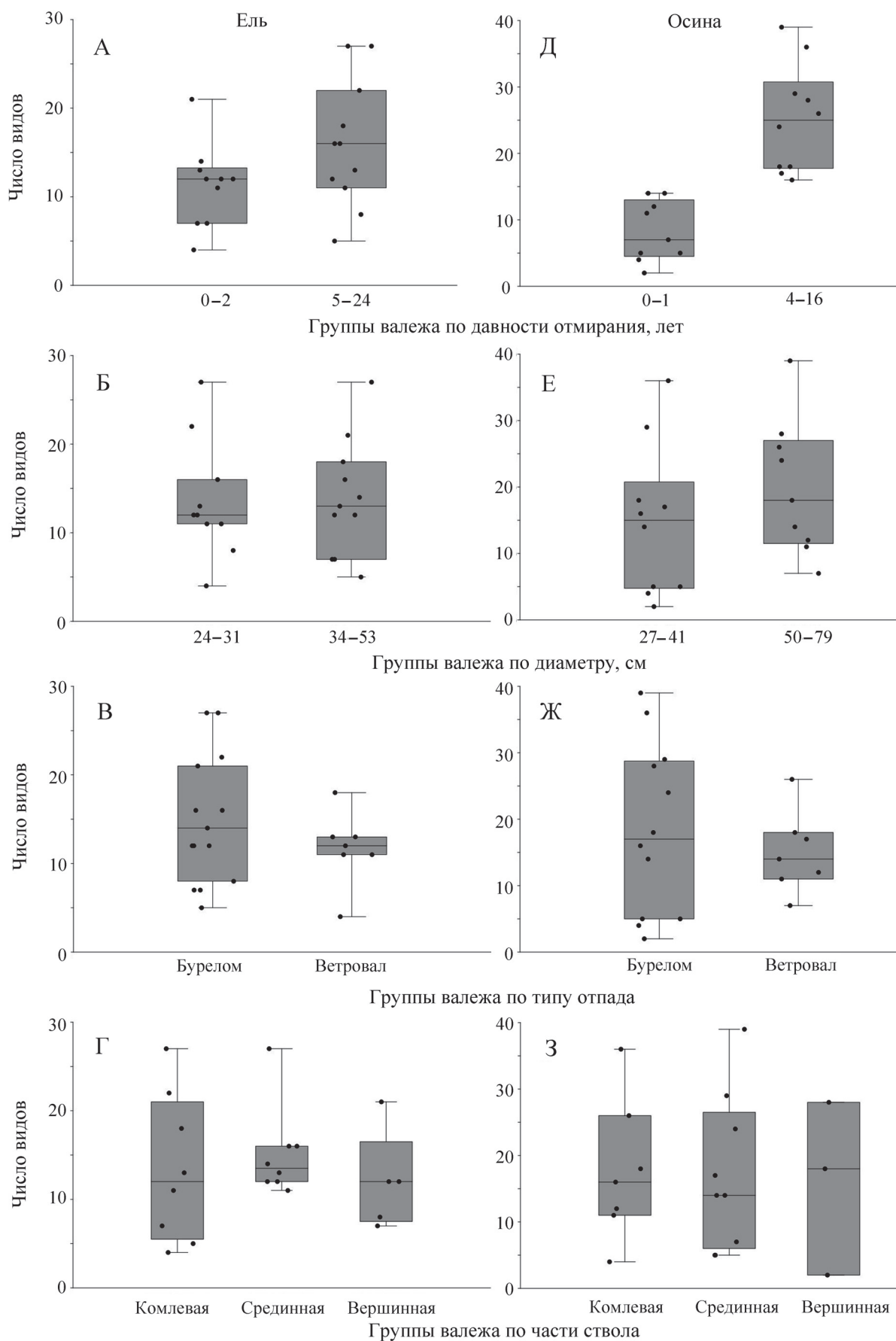


Рис. 1. Видовое разнообразие ксилофильных жесткокрылых на осине и ели в зависимости от разных параметров валежа: ель (А-Г), осина (Д-З)

причем в большинстве случаев оно различно для разных пород. Тем не менее, достоверность совместного влияния факторов в разных комбинациях на видовое разнообразие не была подтверждена статистически (табл. 3).

На свежем валеже ели (до двух лет) отмечался рост числа видов с возрастанием диаметра, тогда как на валеже давностью 5 и более лет этого не наблюдалось. На осине небольшое увеличение числа видов с увеличением диаметра наблюдали как на свежем (до одного года), так и на более старом (более 4 лет) валеже. На свежем валеже ели в срединной и вершинной частях видовое разнообразие было несколько больше по сравнению с комлевой частью, в то время как на старом валеже оно было больше в срединной и комлевой частях по сравнению с вершинной. На осине разнообразие увеличивалось с ростом давности на всех частях ствола. На ели разнообразие в зависимости от давности изменялось одинаково как на ветровальных, так и на буреломных стволах. На свежем валеже осины больше видов встречалось на ветровале, а на старом валеже – на буреломе. В последнем случае совместное влияние факторов «тип отпада + давность» было близко к достоверному.

На ветровальных елях с увеличением диаметра наблюдался отчетливый рост числа видов, а на буреломных – небольшое снижение. На осине с увеличением диаметра разнообразие на буреломе увеличивалось, а на ветровале уменьшалось. На более тонких стволах (как ели, так и осины) разнообразие снижалось от комлевой части к вершинной. На крупных стволах оно изменялось по-

разному: на ели увеличивалось в срединной части, на осине немного возрастало от комлевой части к вершинной.

Таким образом, важнейшим фактором, определяющим видовое разнообразие ксилофильных жесткокрылых на валеже, служит давность отпада, причем степень влияния этого фактора зависит от породы дерева. Некоторое значение могут также иметь диаметр ствола и тип отпада, однако влияние этих факторов отчетливее проявляется в комбинации между собой, или с давностью отпада. Статистическая достоверность этого влияния, вероятно, может быть показана на большей выборке.

Видовой состав

Основу фауны ксилофильных жесткокрылых на ели и осине составляют представители семейств Leiodidae, Nitidulidae, Cryptophagidae, Latridiidae, Curculionidae (табл. 4), а также некоторые представители других семейств: *Scaphisoma* spp. и *Trimium brevicorne* (Reichenbach) (Staphylinidae), *Rhizophagus dispar* (Paykull) и *Rh. puncticollis* Sahlberg (Monotomidae), *Dendrophagus crenatus* (Paykull) (Cucujidae), *Cerylon ferrugineum* Stephens (Cerylonidae). Полные списки видов по каждой породе были опубликованы ранее (Полевой и др., 2018; Полевой, Никитский, 2019). Часть доминирующих таксонов почти в равной мере встречалась на обеих породах, однако некоторые группы отдавали явное предпочтение (были значительно более обильны и/или разнообразны) осине (Latridiidae, *Scaphisoma* spp., *Rhizophagus puncticollis*,

Т а б л и ц а 3

Совместное влияние различных факторов на видовое разнообразие ксилофильных жесткокрылых на валеже ели и осины (двухсторонний дисперсионный анализ, критерий Фишера F и вероятность P)

Фактор	$F (P)$	
	ель	осина
Порода + давность	9,2 (<0,01)	
Порода + диаметр	0,8 (0,37)	
Порода + тип отпада	0,007 (0,93)	
Порода + часть ствола	0,1 (0,92)	
Давность + диаметр	0,2 (0,63)	0,1 (0,71)
Давность + часть ствола	1,7 (0,21)	0,6 (0,58)
Давность + тип отпада	0,1 (0,79)	4,5 (0,05)
Диаметр + часть ствола	1,1 (0,35)	1,0 (0,38)
Диаметр + тип отпада	2,0 (0,17)	2,9 (0,11)

Т а б л и ц а 4

Доминирующие таксоны жесткокрылых на валеже ели и осины

Семейства	Число видов (число экземпляров)	
	ель	осина
Leiodidae	8 (80)	12 (97)
Nitidulidae	10 (79)	12 (59)
Cryptophagidae	13 (72)	10 (29)
Latridiidae	12 (50)	15 (150)
Ciidae	8 (33)	11 (22)
Curculionidae	16 (1127)	4 (10)
<i>Scaphisoma</i> spp.	1 (1)	4 (156)
<i>Trimium brevicorne</i>	(80)	(119)
<i>Rhizophagus puncticollis</i>	(1)	(35)
<i>Rhizophagus dispar</i>	(28)	(40)
<i>Dendrophagus crenatus</i>	(23)	(6)
<i>Cerylon ferrugineum</i>	(12)	(92)

Cerylon ferrugineum) или ели (Cryptophagidae, Curculionidae, *Dendrophagus crenatus*).

Разница в видовом составе жесткокрылых для разных пород деревьев была статистически достоверной и практически одинаковой на всех этапах разложения валежа. Кроме упомянутых выше таксонов, можно отметить еще ряд видов, предпочитающих ель (*Atomaria elongatula* Erichson, *Epuraea thoracica* Tournier) или осину (*Enicmus rugosus* (Herbst), *Latridius hirtus* Gyllenhal, *Agathidium pisanum* Brisout de Barneville). Влияние разных параметров валежа на видовой состав насекомых для каждой из пород рассмотрено ниже и обобщено в табл. 5.

Давность отпада. От этого фактора существенно зависит видовой состав как на ели, так и на осине. Для свежего валежа ели характерно присутствие значительного числа видов короедов (*Ips typographus* (L.) и др.) и их спутников (*Epuraea thoracica*). На поздних стадиях на этой породе появляются или становятся более многочисленными такие виды, как *Trimium brevicorne*, *Corticarina latipennis* (J. Sahlberg), *Agathidium seminulum* (L.), *Dendrophagus crenatus*, *Atomaria alpina* Heer, *Ceruchus chrysomelinus* (Hochenwarth) (рис. 2, А, Б). На осине выделяется довольно большая группа видов, предпочитающих более старый валеж: *Trimium brevicorne*, *Cerylon ferrugineum*, *Scaphisoma boreale* Lundblad, *S. agaricinum* (L.), *S. subalpinum* Reitter,

Agathidium pisanum, *Enicmus rugosus*, *Latridius hirtus*, *Rhizophagus puncticollis*, *Rh. dispar*. Из видов, характерных для свежего валежа осины, можно отметить лишь *Epuraea terminalis* (Mannerheim) (рис. 2, В, Г).

Диаметр. Как на ели, так и на осине достоверных отличий в видовом составе на более тонких стволах по сравнению с более толстыми не наблюдалось. Однако можно отметить несколько видов, предпочитающих более крупные стволы ели (*Ips typographus*, *Epuraea terminalis*, *E. thoracica*, *Silvanoprus fagi* (Guérin-Ménéville), *Polygraphus punctifrons* Thomson) или осины (*Cerylon ferrugineum*, *Scaphisoma agaricinum*, *Rhizophagus puncticollis* (рис. 2, Д, Е)).

Тип отпада оказывал достоверное влияние на видовой состав насекомых, обитающих на ели. Бурелом предпочитали следующие виды: *Ips typographus*, *Trimium brevicorne*, *Hylurgops glabratus* (Zetterstedt), *Epuraea thoracica*, *Trypodendron lineatum* (Olivier) и *Rhizophagus dispar* в основном встречались на ветровале (рис. 2, Ж, З). Для видового состава насекомых, обитающих на осине, рассматриваемый фактор не имеет определяющего значения.

Часть ствола. Этот фактор не оказывает значительного влияния на видовой состав жесткокрылых как на ели, так и на осине. Какие-либо виды или группы видов, предпочитающие ту или иную часть ствола не были выделены.

Таблица 5

**Влияние различных факторов на видовой состав ксилофильных жесткокрылых на ели и осине
(PERMANOVA, критерий Вилкоксона *F* и вероятность *P*)**

Фактор	Группа	<i>F</i>	<i>P</i>
Порода	ель/осина	2,6	<0,01
Ель			
Давность, лет	(0–2)/(5–24)	2,4	<0,01
Диаметр, см	(24–31)/(34–53)	1,2	0,20
Часть ствола	комель/середина/вершина	0,9	0,69
Тип отпада	ветровал/бурелом	2,1	<0,01
Осина			
Давность (лет)	(0–1)/(4–16)	3,2	<0,01
Диаметр (см)	(27–41)/(50–79)	1,1	0,25
Часть ствола	комель/середина/вершина	0,8	0,90
Тип отпада	ветровал/бурелом	1,4	0,10

Совместное влияние (взаимодействие)

факторов. В некоторых случаях видовой состав жесткокрылых зависит от комбинации факторов. Так, на ели различия в видовом составе на ветровале и буреломе были достоверными, а на осине четко не проявлялись, т.е. имела значение комбинация факторов «порода + тип отпада». На обеих породах различия между группами по давности отпада в большей степени проявлялись на буреломных стволах (комбинация «давность + тип отпада»). На ели различия между группами по давности отпада более четко проявлялись на стволах меньшего диаметра, а на осине – на более крупных стволах (комбинация «порода + давность отпада + диаметр»). Достоверность влияния тех или иных комбинаций факторов не подтверждалась статистически.

Таким образом, важнейшими факторами, определяющими видовой состав ксилофильных жесткокрылых на валеже, выступают порода, давность и тип отпада, влияние которых может также проявляться в различных комбинациях. Влияние диаметра ствола прослеживается лишь в комбинации с породой и давностью отпада. Статистическая достоверность воздействия различных комбинаций факторов, вероятно, может быть показана на большей выборке.

Редкие виды

Среди жесткокрылых, зарегистрированных нами на осине и ели, выделяется ряд редких видов, включенных в Красные Книги Карелии и соседних регионов. Мы попытались проанализировать их распределение в зависимости от параметров валежа (рис. 3).

Наибольшее влияние на распределение видов оказывает присутствие на стволах грибов, образующих бурую гниль. Такой валеж предпочитают *Scaphisoma balcanicum* Tamanini, *Ceruchus chrysomelinus*, *Trachypachus zetterstedti* (Gyllenhal), *Paromalus parallelepipedus* (Herbst) и *Aulonothroscus laticollis* (Rybiński) (правая часть графика). Важную роль играют также порода и давность отпада. Так, *S. balcanicum* и *C. chrysomelinus* встречались преимущественно на старом валеже ели, а *Cryptophagus labilis* Erichson – на свежем валеже осины. *Leptura thoracica* Creutzer, *Agathidium pulchellum* Wankowicz³ и *Rhizophagus puncticollis* были зарегистрированы на осиновых стволах разной давности отпада. Диаметр стволов имел меньшее значение (правда, с учетом довольно крупного минимального диаметра анализируемых стволов). В целом следует отметить, что разным редким видам жуков, вероятно, необходим разный валеж (по породе, давности и присутствующим на валеже грибам). Таким образом, можно

³ *Agathidium pulchellum* Wankowicz, 1869 – редкий северо-восточно-европейский, мицетофильный вид, известный в Карелии по единичным находкам. В нашей предыдущей работе (Полевой и др., 2018) этот вид был ошибочно и в основном не по вине авторов публикации указан как *Agathidium plagiatum* Gyllenhal.

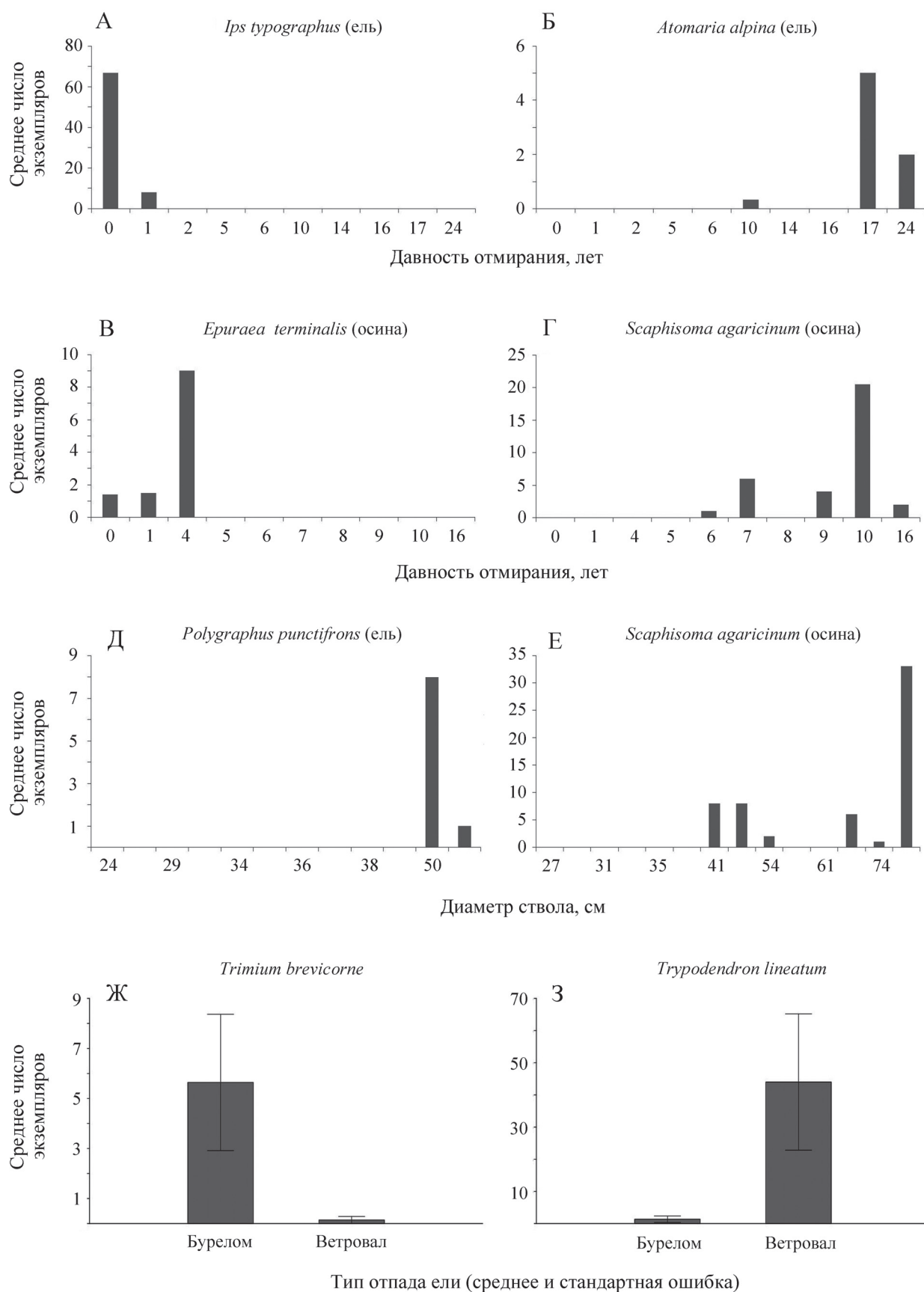


Рис. 2. Приуроченность некоторых видов ксилофильных жесткокрылых к валежу различной давности отмирания (А–Г), диаметра (Д, Е) и типа отпада (Ж, З)

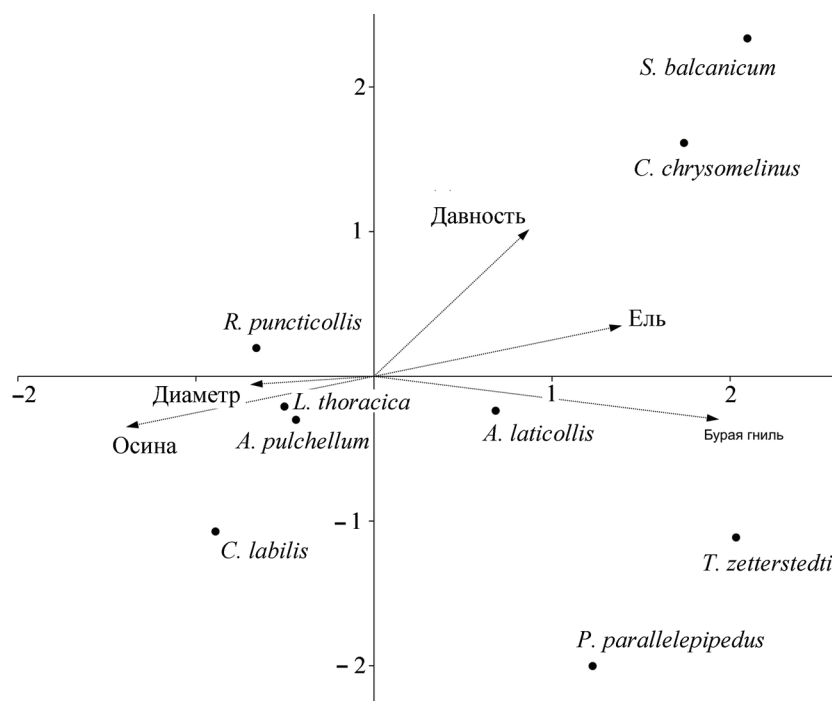


Рис. 3. Распределение редких видов жесткокрылых в первых двух осях канонического корреспондентного анализа (Canonical correspondence analysis). Исследованные факторы показаны в виде векторов, исходящих из центра графика

еще раз констатировать, что для сохранения максимального разнообразия редких ксилофильных видов жесткокрылых необходимо наличие валежа разных пород на разных стадиях разложения.

Обсуждение результатов

Ведущая роль таких факторов, как порода дерева и давность отпада (фактически стадия разложения) в формировании комплексов ксилофильных жесткокрылых не вызывает сомнения и согласуется с большинством работ, посвященных и другим группам организмов (Seibold et al., 2015). По результатам наших исследований, достоверная разница видового состава жесткокрылых на осине, по сравнению с елью, сохраняется и на более поздних стадиях разложения, хотя здесь, пожалуй, следовало ожидать постепенного нивелирования различий в связи с появлением большего числа менее специализированных сапротрофных видов. Очевидно, что древесина и кора анализируемых пород сохраняют в той или иной мере свои специфичные свойства довольно долго (по крайней мере, до 20–25 лет) после начала разложения и выравнивание видового состава происходит значительно позже. С другой стороны, в значительном числе случаев это может быть связано с различием видового состава грибов и миксомицетов, с которыми связаны те или иные виды Coleoptera.

Факт увеличения числа видов на более поздних стадиях неоднозначен. С одной стороны, такая тенденция была показана для жесткокрылых (Irmeler et al., 1996; Jonsel et al., 2007). Однако для двукрылых, обитающих на клене и буке, было зафиксировано увеличение только численности насекомых, а не их видового разнообразия (Mlynarek et al., 2018). Кроме того, подкорные виды жесткокрылых и собственно ксилофаги могут быть более разнообразны на начальных стадиях разложения хвойных пород (Saint-Germain et al., 2007). Вероятно, изменение видового разнообразия с увеличением давности валежа происходит по-разному у разных групп насекомых или на разных породах. Вероятно, такие изменения должны носить волнообразный характер, когда увеличение или уменьшение числа видов (а также изменение видового состава) связано с определенной стадией разложения: падение дерева (начальное заселение), разложение луба и опадание коры, появление дереворазрушающих грибов и т.д.

Характер влияния размера (диаметра) ствола на видовое разнообразие и видовой состав ксилофильных организмов недостаточно изучен, однако, согласно имеющимся публикациям, этот фактор имеет важное значение (Seibold et al., 2015). Так, было показано увеличение числа видов жест-

кокрылых с ростом диаметра на примере порубочных остатков различных пород в Швеции (Jonsel et al., 2007) и на эвкалипте в Тасмании (Grove, Forster, 2011). Для некоторых видов размер ствола может иметь решающее значение (например, редкий на севере вид *Pytho kolwensis* Sahlberg практически не заселяет стволы диаметром менее 20 см (Siitonen, Saaristo, 2000). В Швеции более 60% жесткокрылых предпочитают стволы диаметром более 20 см, и 20% – более 40 см (Dahlberg, Stokland, 2004). По нашим данным, величина диаметра оказывает ощутимое (но не достоверное) влияние на разнообразие и видовой состав жесткокрылых лишь в комбинации с другими факторами (порода, давность и тип отпада). Это связано, вероятно, с тем, что в нашем исследовании были задействованы только достаточно крупные стволы с диаметром от 24 см и совсем отсутствовал тонкомер. Для большинства видов жесткокрылых такой размер ствола, возможно, является достаточным и дальнейшее увеличение диаметра уже не оказывает ощутимого влияния на формирование ксилофильных сообществ.

Разные части одного ствола могут существенно различаться по некоторым параметрам (диаметр, толщина и структура коры, эпиксильные мхи и лишайники и т.п.) и могут по-разному осваиваться разными видами насекомых. Однако этот вопрос фактически не освещен в литературе. При изучении сообществ двукрылых на валеже осины в Финляндии были зафиксированы значительная изменчивость видового состава и разнообразия на разных частях ствола, а также отсутствие четких тенденций их изменения (Halme et al., 2013). С другой стороны, имеются хорошо известные примеры приуроченности видов жесткокрылых к разным частям ствола на хвойных породах (например, короеды *Ips typographus* и *Pityogenes* spp.). В нашем эксперименте также наблюдалась значительная вариация разнообразия и видового состава в разных частях ствола. Такая изменчивость может быть связана с многочисленными, в том числе неучтенными, факторами. Например, толщина коры в срединной или вершинной частях крупных стволов может соответствовать таковой в комлевой части более тонких стволов. Этот вопрос требует более детальной проработки, в частности учета как можно большего числа параметров при постановке эксперимента.

Разные варианты отмирания древесины по большей части исследованы лишь в плане сравнения сухостоя и валежа (Seibold et al., 2015), в то

время как параметр ветровала или бурелома учитывается крайне редко (Siitonen, Saaristo, 2000). Однако факт того, было ли дерево при падении вывернуто с корнями или сломано в какой-то части ствола, может оказывать значительное влияние на формирование сообществ ксилофильных жесткокрылых, в особенности в комбинации с факторами породы и давности отпада. Небольшие различия физических параметров (например, влажности) ветровальных и буреломных стволов, вероятно, влияют на состав пионерных видов. Последний, в свою очередь сказывается на заселении дерева в процессе дальнейшего разложения, по крайней мере, на хвойных породах (Weslien et al., 2011).

Заключение

Изучение комплексов ксилофильных организмов, в том числе и жесткокрылых, в процессе долговременной сукцессии на разлагающейся древесине представляет собой довольно сложную задачу. Прежде всего, такие исследования выходят за рамки традиционной схемы финансирования научных проектов (2–3 года), что обуславливает недостаточную изученность поздних стадий сукцессии (Seibold et al., 2015). Подход с датированием валежа дендрохронологическими методами выглядит многообещающе в данном плане, однако здесь также имеются сложности с подбором объектов нужной давности, в особенности в лесах, где количество валежа сравнительно невелико. Серьезной проблемой является высокая изменчивость сообществ на индивидуальных стволах, наблюдаемая в подобных исследованиях (Halme et al., 2013; Mlynarek et al., 2018). Для адекватной статистической обработки таких данных требуется большее количество повторностей, что увеличивает время, затрачиваемое на подбор объектов и первичную обработку материалов. Из-за этого нам не удалось статистически доказать влияние некоторых факторов на сообщества жесткокрылых, а также выявить некоторые тенденции изменения видового состава и разнообразия.

Следует отметить, что многие работы в какой-то степени противоречат друг другу касательно некоторых аспектов формирования сообществ ксилофильных организмов на разлагающейся древесине. Это, вероятно, связано не только с разными методическими подходами, но также и с районами проведения исследований. В нашем случае территория, где проводились учеты, является весьма уникальной в плане сочетания довольно плодотворно

родных почв и лесов, находящихся в состоянии, близком к естественному. Несомненно, при изоляции подходящих субстратов процессы развития

сообществ ксилофильных организмов могут проходить совсем иначе чем в управляемых лесах, где такие субстраты, как правило, в дефиците.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и научно-исследовательского проекта «НИ Зоологического музея МГУ» (проект № АААА-А16-116021660077-3), а также при поддержке Российского научного фонда (Проект № 15-14-10023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Полевой А.В., Никитский Н.Б., Мандельштам М.Ю., Хумала А.Э. К познанию комплексов насекомых, заселяющих древесину на начальной стадии разложения // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. Т. 220. С. 33–45 [Polevoi A.V., Nikitsky N.B., Mandelshtam M.Yu., Humala A.E. K poznaniyu kompleksov nasekomykh, zaselyayushchikh drevesinu na nachal'noj stadii razlozheniya // Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. 2017. T. 220. S. 33–45].
- Полевой А.В., Никитский Н.Б., Руоколайнен А.В. К фауне ксилофильных и некоторых других жесткокрылых (Insecta, Coleoptera), собранных стволовыми эклекторами на валеже осины в южной Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2018. Т. 123. Вып. 2. С. 14–26 [Polevoi A.V., Nikitsky N.B., Ruokolainen A.V. K faune ksilofil'nykh i nekotorykh drugikh zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera), sobrannykh stvolovymi eklektorami na valezhe osiny v yuzhnoy Karelii // Byul. MOIP. Otd. biol. 2018. T. 123. Vyp. 2. S. 14–26].
- Полевой А.В., Никитский Н.Б., К фауне ксилофильных и некоторых других жесткокрылых (Insecta, Coleoptera), собранных стволовыми эклекторами на валеже ели в южной Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2019. Т. 124. Вып. 3. С. 20–28 [Polevoi A.V., Nikitsky N.B. K faune ksilofil'nykh i nekotorykh drugikh zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera), sobrannykh stvolovymi eklektorami na valezhe eli v yuzhnoy Karelii // Byul. MOIP. Otd. biol. 2019. T. 124. Vyp. 3. S. 20–28].
- Alinvi O., Ball J.P., Danell K., Hjältén J., Pettersson R.B. Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: Comparing window and eclector traps to traditional bark sieving and a refinement // J. Insect Conservation. 2007. Vol. 11. P. 99–112.
- Birkemoe T., Sverdrup-Thygeson A. Trophic levels and habitat specialization of beetles caught on experimentally added aspen wood: Does trap type really matter? // J. Insect Conservation. 2015. Vol. 19. N 1. P. 163–173.
- Dahlberg A., Stokland J.N. Vedlevande arters krav på substrat – sammentällning och analys av 3600 arter // Skogsstyrelsen Rapport 7. 2004. P. 1–75.
- Gibb H., Pettersson R.B., Hjältén J., Hilszczanski J., Ball J., Johansson T., Atlegrim O., Danell K. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates // Biological Conservation. 2006. Vol. 129. P. 437–450.
- Grove S.J., Forster L. A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 2. Log-size effects, succession, and the functional significance of rare species // Biodiversity and Conservation. 2011. Vol. 20. N 10. P. 2167–2188.
- Halme P., Vartiainen N., Salmela J., Penttinen J., Norros V. High within- and between-trunk variation in the nematoceran (Diptera) community and its physical environment in decaying aspen trunks // Insect Conservation and Diversity. 2013. Vol. 6. N 4. P. 502–512.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. P. 1–9.
- Hövmeyer K., Schauer mann J. Succession of Diptera on dead beech wood: A 10-year study // Pedobiologia. 2003. Vol. 47. P. 61–75.
- Irmeler U., Heller K., Warning J. Age and tree species as factors influencing the populations of insects living in dead wood (Coleoptera, Diptera: Sciaridae, Mycetophilidae) // Pedobiologia. 1996. Vol. 40. P. 134–148.
- Jonsell M., Hansson J., Wedmo L. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters // Biological Conservation. 2007. Vol. 138. N 1–2. P. 89–99.
- Kaila L., Martikainen P., Punttila P., Yakovlev E.B. Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed by different polypore species // Annales Zoologici Fennici. 1994. Vol. 31. P. 97–107.
- Langor D.W., Hammond H.E.J., Spence J.R., Jacobs J., Cobb T.P. Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: Diversity, ecology, and conservation // Canadian Entomologist. 2008. Vol. 140. N 4. P. 453–474.
- Mlynarek J.J., Taillefer Grégoire A., Wheeler T.A. Saproxylic Diptera assemblages in a temperate deciduous forest: implications for community assembly // Peer J. – The Journal of Life and Environment. Sci. 2018. Vol. 6. Article e6027. P. 1–15.
- Polevoi A. V., Pilipenko V.E. The first record of *Tipula apicispina* and *Tipula stenostyla* (Diptera, Tipulidae) from Russian Karelia with new data on their bionomics // Zoosystematica Rossica. 2016. Vol. 25. N 2. P. 380–386.
- Polevoi A., Ruokolainen A., Shorohova E. Eleven remarkable Diptera species, emerged from fallen aspens in Kivach Nature Reserve, Russian Karelia // Biodiversity Data Journal. 2018. Vol. 6. Article e22175. P. 1–22.
- Ranius T., Martikainen P., Kouki J. Colonisation of ephemeral forest habitats by specialised species: Beetles and bugs associated with recently dead aspen wood // Biodiversity and Conservation. 2011. Vol. 20. N 13. P. 2903–2915.

- Ruokolainen A., Shorohova E., Penttilä R., Kotkova V., Kushnevskaia H.* A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest // *European Journal of Forest Research*. 2018. Vol. 137. N 5. P. 707–718.
- Saint-Germain M., Drapeau P., M. Buddle C.* Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen // *Ecography*. 2007. Vol. 30. N 6. P. 737–748.
- Seibold S., Bässler C., Brandl R., Gossner M.M., Thorn S., Ulyshen M.D., Müller J.* Experimental studies of dead-wood biodiversity – A review identifying global gaps in knowledge // *Biological Conservation*. 2015. Vol. 191. P. 139–149.
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaia H.* Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2016. Vol. 377. P. 36–45.
- Siitonen J., Saaristo L.* Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest // *Biological Conservation*. 2000. Vol. 94. P. 211–220.
- Weslien J., Djupström L.B., Schroeder M., Widenfalk O.* Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood // *The Journal of animal ecology*. 2011. Vol. 80. N 6. P. 1155–1162.

Поступила в редакцию / Received 16.09.2019
Принята к публикации / Accepted 30.01.2020

DEAD WOOD PARAMETERS INFLUENCING SAPROXYLIC COLEOPTERA COMMUNITIES ON THE FALLEN SPRUCE AND ASPEN TRUNKS IN THE OLD-GROWTH SPRUCE FOREST IN SOUTH KARELIA

A.V. Polevoi¹, N.B. Nikitsky²

An attempt was made to evaluate some deadwood parameters as factors influencing saproxylic Coleoptera communities on the fallen spruce and aspen trunks in the old-growth spruce forest. It has been shown that the most important factor determining the species diversity of saproxylic Coleoptera is the time since tree death, which manifests itself differently depending on the tree species. The influence of the trunk diameter and the type of mortality was traceable (but not statistically significant) in combination with each other or with the time since tree death. Species composition of saproxylic Coleoptera was determined by the tree species, the time since tree death and the type of mortality. The influence of the trunk diameter, in this case, was traced only in combination with the tree species and the time since tree death. Analysis of the distribution of red-listed species confirms the need for the presence of dead fallen trunks of different tree species, and at different decomposition stages to maintain the maximum species diversity of rare saproxylic Coleoptera.

Key words: saproxylic communities, Coleoptera, dead wood, spruce, aspen, Republic Karelia.

¹ Polevoi Alexei Vladimirovich, Forest Research Institute KarRC RAS, Petrozavodsk (alexei.polevoi@krc.karelia.ru); ² Nikitsky Nikolay Borisovich, Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University (nnikitsky@mail.ru).

УДК 595.786

СОВКИ (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE S. LAT.) КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ С.П. РЕШЕТНИКОВА. СООБЩЕНИЕ 1

С.П. Решетников¹, А.В. Свиридов²

Первая статья по материалам коллекции совок (Lepidoptera: Noctuidae s. lat.) краеведа и коллекционера чешуекрылых, написанная в связи с созданием нового каталога совок Кировской области взамен устаревшего. Материал подлежит сбору в плане подготовки будущих дополненных переизданий «Каталога чешуекрылых (Lepidoptera) России».

Ключевые слова: совки, Lepidoptera: Noctuidae s. lat., Кировская обл., коллекция С.П. Решетникова.

Крупнейшее семейство чешуекрылых – совки (Lepidoptera: Noctuidae s. lat.). Известный список этих насекомых по Кировской обл. (Чарушина, Шернин, 1974) в настоящее время требует переработки в связи с накоплением большого нового материала и пересмотром ряда представлений в области систематики группы. Надо учитывать и динамику состава фауны за примерно полвека, связанную с изменением климата и антропогенными процессами. Для подготовки нового списка нельзя не учесть многолетние сборы совок в области, развернутые известным коллекционером и краеведом С.П. Решетниковым. Сборы эти весьма объемны, охватывают различные регионы области. Их учет при составлении нового списка представляется важным.

Этой статьей мы начинаем серию публикаций по материалам коллекции С.П. Решетникова. Эти материалы были предоставлены на определение (или на проверку определения) Андрею Валентиновичу Свиридову – ноктуидологу из Научно-исследовательского зоологического музея МГУ. Впоследствии мы надеемся составить современный надежный интегральный список видового состава фауны совок и сопоставить его со списком 1974 г. Последовательность обработки материалов за разные годы была избрана произвольно. Следует отметить, что С.П. Решетников активно продолжает свою исследовательскую деятельность в регионе.

Список видов

П р и м е ч а н и я. Номенклатура и система Noctuidae s. lat. даны в статье по Каталогу...

(Матов, Кононенко, Свиридов, 2019). После номера вида в скобках следует номер вида в Каталоге. Согласно названному Каталогу, семейство Noctuidae разделено на три семейства более дробной системы: Erebidae, Nolidae и Noctuidae. В случае единичной находки число экземпляров авторы не указывали.

Семейство Erebidae

1. (10254). *Zanclognatha lunalis* (Scop., 1763). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018, 2 экз.

2. (10259). *Zanclognatha tarsipennalis* (Tr., 1835). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018; окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

3. (10268). *Pechipogo strigilata* (L., 1758); г. Киров, окрестности пос. Порошино, 26.06.2018; окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

4. (10281). *Herminia tarsicrinalis* (Knoch, 1782). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018; окрестности г. Котельнич, лев. берег р. Вятка, 22.09.2018. Г. Киров, правый берег р. Вятка, окрестности слоб. М. Субботина, 21.08.2018.

5. (10318). *Hypona proboscidalis* (L., 1758). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

6. (10593). *Minucia lunaris* (Den. et Schiff., 1775). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 28.05.2018.

Семейство Nolidae

7. (10694). *Rhynchopalpus albula* (Den. et Schiff., 1775). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.

8. (10716). *Nola aerugula* (Hbn., 1793). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово,

¹ Решетников Сергей Павлович – краевед, коллекционер насекомых, Россия, 610 021, г. Киров, ул. Воровского д. 98, корп. 1, кв. 97; ² Свиридов Андрей Валентинович – ст. науч. сотр. Н.-И. Зоологического музея МГУ, канд. биол. наук, Россия, 125 009, Москва, ул. Большая Никитская, д. 2, Зоологический музей МГУ; e-mail: sviridov@zmmu.msu.ru.

4.07.2018; Верхнекамский р-н, пос.Светлополянск, 21.06.2016.

9. (10742). *Nycteola degenerana* (Hbn., 1799). Афанасьевский р-н, окрестности дер. Жарковы, 17–19.06.2018, 3 экз.

10. (10756). *Pseudoips prasinana* (L., 1758). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.

Семейство Noctuidae

11. (10885). *Autographa jota* (L., 1758). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.

12. (10896). *Syngrapha ain* (Hochenwarth, 1785). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

13. (11039). *Acronicta aceris* (L., 1758). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018; окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

14. (11048). *Acronicta cuspis* (Hbn., 1813). Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 8.07.2018.

15. (11055). *Acronicta leporina* (L., 1758). Г. Киров, правый берег р. Вятка, пойменный луг, ex 1.08.2018.

16. (11059). *Acronicta megacephala* (Den. et Schiff., 1775). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.

17. (11062). *Acronicta psi* (L., 1758). Г. Киров, окрестности пос. Порошино, 26.05.2018.

18. (11064). *Acronicta rumicis* (L., 1758). Г. Киров, правый берег р. Вятка, окрестности слоб. М. Субботина, 21.08.2018.

19. (11065). *Acronicta strigosa* (Den. et Schiff., 1775). Окрестности г. Котельнич, левый берег р. Вятка, 17.07.2018, 2 экз.; окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

20. (11067). *Acronicta tridens* (Den. et Schiff., 1775). Г. Киров, окрестности пос. Порошино, 26.06.2018; окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

21. (11128). *Cucullia artemisiae* (Hfn., 1766). Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 5.07.2018.

22. (11158). *Cucullia lucifuga* (Den. et Schiff., 1775). Оричевский р-н, пос. Торфяной окрестности, ex 1.09.2018, Ляпунов А.Н.; окрестности г. Малмыж, 27.05.2018.

23. (11178). *Cucullia umbratica* (L., 1758). Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018.

24. (11279). *Pyrrhia exprimens* (Walk., 1857). Г. Киров, окрестности пос. Порошино, 26.06.2018.

25. (11426). *Caradrina morpheus* (Hfn., 1766). Г. Киров, окрестности пос. Порошино, 26.06.2018, 2 экз.

26. (11441). *Hoplodrina octogenaria* (Goeze, 1781). Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 5.07.2018.

27. (11473). *Athetis pallustris* (Hbn., 1808). Афанасьевский р-н, окрестности дер. Жарковы, 17–19.06.2018.

28. (11653). *Apamea crenata* (Hfn., 1766). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018, 2 экз.

29. (11673). *Apamea sordens* (Hfn., 1766). Окрестности г. Малмыж 2–3.08.2018; Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 5.07.2018.

30. (11676). *Apamea unanimis* (Hbn., 1813). Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 5.07.2018; Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018.

31. (11696). *Oligia strigilis* (L., 1758). Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018.

32. (11715). *Mesapamea secalis* (L., 1758). Советский р-н, окрестности бывшей пристани Атары, левый берег р. Вятка, 6–8.08.2018.

33. (11995). *Orthosia cruda* (Den. et Schiff., 1775). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 28.05.2018, Селезнев С.К.

34. (11998). *Orthosia gothica* (L., 1758). Г. Киров, Лангосово, берег р. Чекуекса, 23.05.2018.

35. (12063). *Polia bombycina* (Hfn., 1766). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018, 2 экз.

36. (12070). *Polia nebulosa* (Hfn., 1766). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018; Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018.

37. (12100). *Lacanobia thalassina* (Hfn., 1766). Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 5.07.2018.

38. (12108). *Ceramica pisi* (L., 1758). Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 3.07.2018; там же, 5.07.2018; Советский р-н, правый берег р. Немда, у дер. Чимбулат, 23.06.2013.

39. (12115). *Hyssia cavernosa* (Ev., 1842). Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018, 2 экз.

40. (12117). *Mamestra brassicae* (L., 1758). Окрестности г. Малмыж, 14.09.2017.

41. (12136). *Heliophobus reticulata* (Goeze, 1781). Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018.

42. (12195). *Hadena silenes* (Hbn., 1822). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018, ♂; Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 5.07.2018, ♂.

43. (12227). *Mythimna pudorina* (Den. et Schiff., 1775). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.
44. (12241). *Leucania comma* (L., 1761). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.
45. (12319). *Dichagyris signifera* (Den. et Schiff., 1775). Г. Киров, окрестности пос. Порошино, 12.08.2015.
46. (12396). *Agrotis cinerea* (Den. et Schiff., 1775). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 28.05.2018, Селезнев С.К.
47. (12397). *Agrotis clavis* (Hfn., 1766). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.
48. (12433). *Diarsia brunnea* (Den. et Schiff., 1775). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018; Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.
49. (12435). *Diarsia dahlia* (Hbn., 1813). Г. Киров, правый берег р. Вятка, окрестности слоб. М. Субботина, 29.08.2018.
50. (12440). *Diarsia mendica* (F., 1775). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.
51. (12452). *Paradiarsia punicea* (Hbn., 1803). Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018.
52. (12528). *Anaplectoides prasina* (Den. et Schiff., 1775). Нолинский р-н, окрестности дер. Боровляна, 5.07.2018.
53. (12592). *Xestia triangulum* (Hfn., 1766). Сунской р-н, окрестности дер. Медведки, 6.07.2018; Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018; окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.
54. (12631). *Eugraphe sigma* (Den. et Schiff., 1775). Вятско-Полянский р-н, окрестности дер. Янгүлово, 4.07.2018.
55. (12634). *Graphophora augur* (F., 1775). Окрестности г. Малмыж, 2–3.07.2018.

Исследование частично поддержано научно-исследовательским проектом (гос. тема) научно-исследовательского Зоологического музея МГУ АААА-А16-116021660077-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Матов А.Ю., Кононенко В.С., Свиридов А.В. Erebidae – Nolidae – Noctuidae (с. 305–370) // Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Изд. 2-е / Под ред. С.Ю. Синёва. СПб., 2019. 448 с. [Matov A.Yu., Kononenko V.S., Sviridov A.V. Erebidae – Nolidae – Noctuidae (s. 305–370) // Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii. Izd. 2-e / Pod red. S.Yu. Sinyova. SPb., 2019. 448 s.]
- Чарушина А.Н., Шернин А.И. Отряд Чешуекрылые (с. 351–477) // Животный мир Кировской области. Вып. 2. Киров, 1974 [Charushina A.N., Shernin A.I. Otryad Cheshuekrylye (s. 351–477) // Zhivotnyj mir Kirovskoj oblasti. Vyp. 2. Kirov, 1974]

Поступила в редакцию / Received 16.09.2019
Принята к публикации / Accepted 30.01.2020

NOCTUIDS MOTHS (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE S. LAT.) OF KIROV AREA FROM COLLECTION OF S.P. RESHETNIKOV. REPORT 1

*S.P. Reshetnikov*¹, *A.V. Sviridov*²

The first article with data from Noctuids collection (Lepidoptera: Noctuidae s. lat.) of student of local lore and collector of butterflies and moths, as materials to new check-list of Noctuids of Kirov area in exchange of the becom obsolete. The Material is to be collected for the preparation of future expanded reissues “Catalogue of Lepidoptera of Russia”

Key words: Noctuids, Lepidoptera: Noctuidae s. lat., Kirov area, collection of Mr. S.P. Reshetnikov

Acknowledgement. This study is partly supported from scientific-research project (state theme) of scientific-research Zoological Museum MSU АААА-А16-116021660077-3.

¹ Reshetnikov Sergej Pavlovich, kraeved, kolleksioner nasekomykh. Rossiya, 610 621, g. Kirov, ul. Vorovskogo d. 98, korp. 1, kv. 97; ² Sviridov Andrej Valentinovich, starsh. nauchn. sotr. N.-I. Zoologicheskogo muzeya MGU, kand. biol. nauk. Rossiya, 125 009, Moskva, ul. Bol'shaya Nikitskaya d. 2, Zoologicheskij Muzej MGU (sviridov@zmmu.msu.ru).

УДК 502.7.581:5 (478.9:282.247.314)

СОСТОЯНИЯ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *TULIPA BIEBERSTEINIANA* SCHULT. & SCHULT. F. НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕВОБЕРЕЖНОГО ПРИДНЕСТРОВЬЯ

О.О. Тимина¹, Л.Г. Ионова²

Приведены данные о состоянии *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. f. в урочище «Калагур-Строенцы» в левобережном Приднестровье. Выявлено высокое варьирование показателей плотности ценопопуляций (ЦП) в зависимости от места произрастания и года исследования. Исследованные ЦП нормального типа, неполночленные, левосторонние, молодые и однородные по показателю возрастных состояний. Комплекс детерминирующих признаков ЦП с высокими коэффициентами вариации включает показатели плотности особей, проективного покрытия, ширину нижнего листа. Растения, выращенные на провокационном фоне и в условиях *in situ*, не проявляют симптомов мозаики на лепестках и листьях, вызываемых вирусом пестролепестности тюльпана (TBV), и не являются латентными носителями этого вируса. ЦП представляют собой жизнеспособную, устойчивую, целостную, самоподдерживающуюся систему, способную к самовозобновлению вегетативным путем.

Ключевые слова: *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. f., Приднестровье, урочище «Калагур-Строенцы», онтогенетическая структура популяций, демографические показатели, вирус пестролепестности тюльпана.

В настоящее время разработаны алгоритмы изучения популяций растений разных жизненных форм (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Смирнова, 1987; Злобин, 1989; Заугольнова, 1994; Мельник, 2000; Животовский, 2001; Онтогенетический атлас лекарственных..., 2007; Онтогенетический атлас..., 2013; Османова, Животовский, 2017). Популяционный анализ активно внедряется в практику ботанических и геоботанических исследований и включает обязательное изучение демографической структуры и параметра плотности, типирование ценопопуляций, уточнение спектра их онтогенетических состояний и виталитета. Отмечается, что такие подходы необходимы для разработки научно обоснованных методов мониторинга и прогноза видовой резистентности ценопопуляций. Особенно важно это направление для популяций редких растений, внесенных в Красные книги, численность которых мала или угрожающе мала, и существование которых становится проблематичным. В Молдове и Приднестровье проводятся планомерные исследования по изучению и охране редких видов *in situ* и *ex situ*, составлены списки редких растений региона,

занесенных в Красные книги. Наиболее уязвимые представители интродуцированы в республиканский ботанический сад (Жилкина, Левицкая, 1990; Жилкина, Тищенко, 2001; Жилкина, 2002; Жилкина, Трескина, 2003; Красная книга Приднестровья, 2009; Negru et al., 2002; Cartea Roşia..., 2015). Однако *T. biebersteiniana* – вид, занесенный в Красные книги Приднестровья, Украины, Краснодарского края, Московской, Ростовской, Белгородской и др. областей Российской Федерации, изучен недостаточно. Например, ценопопуляции тюльпана Биберштейна левобережья Приднестровья не классифицированы, отсутствуют данные об особенностях их онтогенетической структуры и их важнейших демографических параметрах, определяющих видовую резистентность, нет сведений о поражаемости популяций вирусом пестролепестности в условиях региона. Уточнение состояния *T. biebersteiniana* позволит спрогнозировать возможность устойчивого существования популяций редкого вида, а также предоставить практические результаты для использования этих растений в качестве объекта зеленого строительства в урбанизированном регионе.

¹ Тимина Ольга Олеговна – профессор кафедры ботаники и экологии Приднестровского государственного университета им. Т.Г. Шевченко, докт. биол. наук (otimina@mail.ru); ² Ионова Людмила Григорьевна – ст. препод. кафедры ботаники и экологии Приднестровского государственного университета им. Т.Г. Шевченко (ludochkaionova@yandex.ru).

Цель нашего исследования – уточнение состояния и популяционные характеристики вида *T. biebersteiniana* в условиях Приднестровья в разных местообитаниях урочища «Калагур-Строенцы».

Задачи исследования:

определение демографических параметров изучаемых популяций;

классификация популяций;

изучение состояния популяций в местах естественных произрастаний, в том числе оценка поражаемости тюльпана вирусом пестролепестности (TBV, *Tulip breaking virus*) как при естественном заражении, так и на провокационном фоне.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили популяции вида *T. biebersteiniana*. Название вида дано по С.К. Черепанову (1995); The Plant List (электронный ресурс), режим доступа <http://www.theplantlist.org/>. Популяции *T. biebersteiniana* произрастают в урочище «Калагур-Строенцы», расположенном в окрестностях с. Строенцы Рыбницкого р-на (47°54'35"N; 28°54'32"E). Урочище представляет собой ключевую территорию локального значения экологической сети Молдовы (площадь 1188,2 га), включающую дубравы из дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), липово-дубовый ясенник, грабовые дубравы и др. (Рушук, 2012). В этом лесном массиве был начат популяционный мониторинг *T. biebersteiniana*. Тюльпан Биберштейна произрастает в отдельных кварталах, и его распространение требует уточнения (Тищенко, 2009; 2014). Чтобы установить значимость отличий вариантов и морфометрические показатели вегетативных и генеративных органов *T. biebersteiniana*, при сравнении зависимых выборок использовали критерий Стьюдента и *T*-критерий Уилкоксона (Лакин, 1990). Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом (Паушева, 1980). Демографическую структуру ценопопуляций тюльпана устанавливали общепринятыми методами (Ценопопуляции... , 1977; 1988; Диагнозы и ключи возрастных состояний... , 1987; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995; Животовский, 2001; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Онтогенетический атлас лекарственных растений, 2007; Определение онтогенетического состава... , 2017). Рекомендовано выделять у тюльпана прегенеративный период с одним листом, к которому относят онтогенетические состояния (р, j, im, v) и генеративный период (g) с двумя ланцетными листьями и цветком. Проро-

сток характеризуется наличием узкой, как у лука, семядоли.

П а р а м е т р ы л и с т а:

в ювенильном состоянии ширина достигает 1 см, длина – 7 см,

в имматурном состоянии ширина достигает 2 см, длина – 10 см,

в виргинильном состоянии ширина достигает 3 см, длина – 12 см.

При подсчете общего числа растений вида на трансекте проводили анализ по показателю плотности, который определяли путем пересчета особей всех возрастных состояний на 20 пробных площадках 1×1 м (каждый год во время проведения исследований). Плотность рассматривали по Ю. Одуму (1986) как среднее для данной популяции число особей на единицу площади. Пробные площадки (10 среди коренного фитоценоза зрелой липово-грабовой дубравы и 10 на десятилетней вырубке – опушке) были заложены в одном и том же квартале в 2016 и 2018 гг. в пределах контура описанного растительного сообщества на параллельных трансектах длиной 10 м и шириной 1 м. За счетную единицу принят надземный побег. Демографический состав популяций изучали без раскопки растений, так как вид занесен в Красную книгу Приднестровья (Красная книга Приднестровья...2009).

В 2016 г. 20 цветущих растений со столонами были выкопаны и высажены на изолированный участок в условия провокационного фона для определения поражаемости растений вирусом пестролепестности (TBV). Оценку проводили визуально и иммуно-хроматографически на провокационном фоне, а также в полевых условиях при естественном заражении с применением, согласно инструкции, готовых диагностических наборов фирмы Agdia biofords (<https://www.agdia-emea.com/en/product.../flashkit-pathogen>). По данным разработчиков, чувствительность метода не уступает иммуноферментному анализу. Провокационный фон создавали, высаживая зараженные луковицы коллекционных сортов тюльпанов, идентифицированных по составу вирусов. Оценку поражаемости растений *T. biebersteiniana* проводили на третий год после высадки. Наличие вируса проверяли в лепестках и листьях, так как визуально в желтых лепестках симптомы заболевания маскируются, но вирус размножается и сохраняется в листьях и запасающих чешуях (Sochacki, 2013).

Способность популяции к самоподдержанию, определяющему ее устойчивость и выживае-

мость в фитоценозе, уточнялась по динамике возрастного состава, индексам восстановления (I_v) и замещения (I_z), показателям виталитета (Работнов, 1975; Уранов, 1975; Жукова, 1995), а также по поражаемости вирусом пестролепестности тюльпанов. Фотографии выполнены цифровой фотокамерой «Canon 5D».

Результаты исследований

Общая численность и плотность ЦП

Естественно произрастающие популяции *T. biebersteiniana* расположены в глубине леса и на опушке в урочище «Калагур-Строенцы». Тюльпан растет в этом лесном массиве под кронами липы, дуба и граба в сообществе с хохлаткой *Corydalis* sp., медуницей *Pulmonaria officinalis* L., виолой *Viola suavis* M.Bieb., копытнем (*Asarum europaeum* L.) и другими представителями травянистой растительности (рис. 1). Считается, что экологический полиморфизм *T. biebersteiniana* (Витко, 1986; Клеопов, 1990; Мельник, 2000) выражается в наличии популяций, связанных с различными местообитаниями. Нами выявлено

значимо высокое варьирование показателей плотности лесной и опушечной популяций в зависимости от места произрастания и года исследований (табл. 1). В 2016 г. в урочище «Калагур-Строенцы» проводили плановые рубки ухода, что не могло не сказаться на лесном покрове в целом, в том числе и в отношении *T. biebersteiniana*. Однако постоянная опасность для популяции *T. biebersteiniana* – сбор цветков населением, так как лесной массив располагается вблизи населенного пункта, и отдельные его кварталы служат местом рекреации. Санитарные рубки и условия 2018 г. благотворно повлияли на развитие растений *T. biebersteiniana*, о чем свидетельствует существенное увеличение показателя плотности в обеих популяциях. В целом на данный период отмечается положительная динамика изучаемых популяций в фитоценозе.

Возрастной спектр

Возрастной спектр также служит показателем динамики популяций, характеризующий состояние популяций. Согласно литературным данным

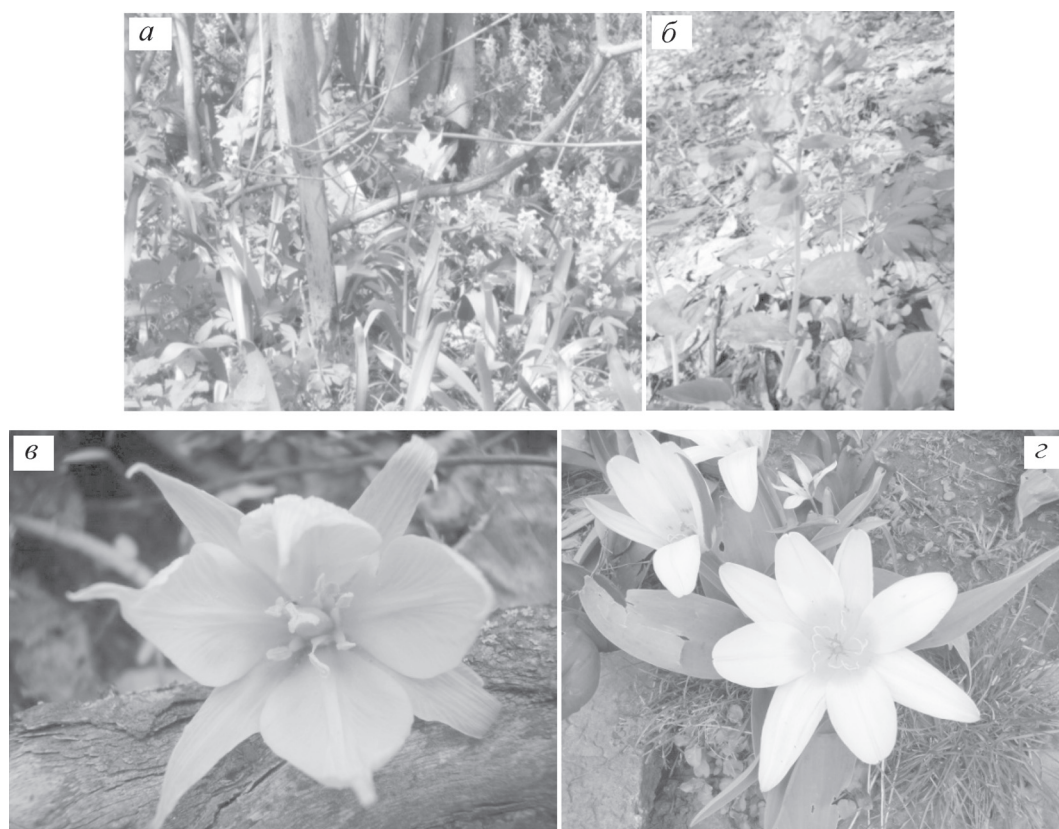


Рис. 1. Цветение ряда травянистых представителей: а – *T. biebersteiniana*, *Corydalis* sp.; б – *P. officinalis*; в – многолепестковый *T. biebersteiniana*; г – *T. kaufmanianna* Regel (садовая форма) с восьмью лепестками (пояснения в тексте)

Т а б л и ц а 1

Плотность ЦП тюльпана Биберштейна в урочище «Калагур-Строенцы» в зависимости от места и года произрастания

Популяция	Год исследований	Показатель плотности		Коэффициент вариации C_v , %	
		$X \pm m$, число растений/м ²	$t_{\text{экс.}}$ критерий Стьюдента при $P = 0,05$	C_v , %	$t_{\text{экс.}}$ (критерий Стьюдента)
Лесная	2016	27±6,9	—	80,3±18	—
	2018	59,4*±8,7	2,9	43,9±10	1,8
Опушечная	2016	33,9±9,3	0,6	86,6±19	0,2
	2018	52,3*±6,0	2,8	36,2*±8	2,2

* Значимые отличия в сравнении с данными при $P = 0,05$; $t_{\text{теор.}} = 2,1$.

(Кобозева, 2010), у *T. biebersteiniana* отмечают семь онтогенетических состояний: семя (se), проросток с семядолей (р), ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), генеративное (g), сенильное (s). В урочище нами определены четыре онтогенетических состояния: j, im, v и g. К генеративному состоянию относили не только цветущие, но и растения с бутоном в разной степени развития (рис. 2).

В результате исследований лесные популяции (варьирование по возрастному спектру) были отнесены к неполночленным (отсутствовали проростки, сенильные, т.е. генеративные не цветущие растения) нормального типа с небольшой долей генеративной фракции, левосторонним и молодым (по классификации «дельта-омега») (табл. 2, рис. 3). ЦП на опушке также относились

к неполночленным (отсутствовали проростки, сенильные растения), нормальным, левосторонним, молодым.

По литературным данным, у *T. biebersteiniana* отмечается поливариантность онтогенеза: омоложение — возвращение в предшествующие состояния за счет вегетативного размножения (v — im — j; im — j) и полный онтогенез (se, р, j, im, v, g, s) при семенном размножении (Бочанцева, 1962; Витко, 1986; Жукова, 1995; Кобозева, 2010; Биглова и др., 2011). В урочище «Калагур-Строенцы» в исследованных популяциях в основном преобладали имматурные растения. О преобладании имматурных растений в большинстве популяций этого вида упоминают и другие исследователи (Смирнова, 1987; Свистун, 2000), хотя существуют данные о доми-

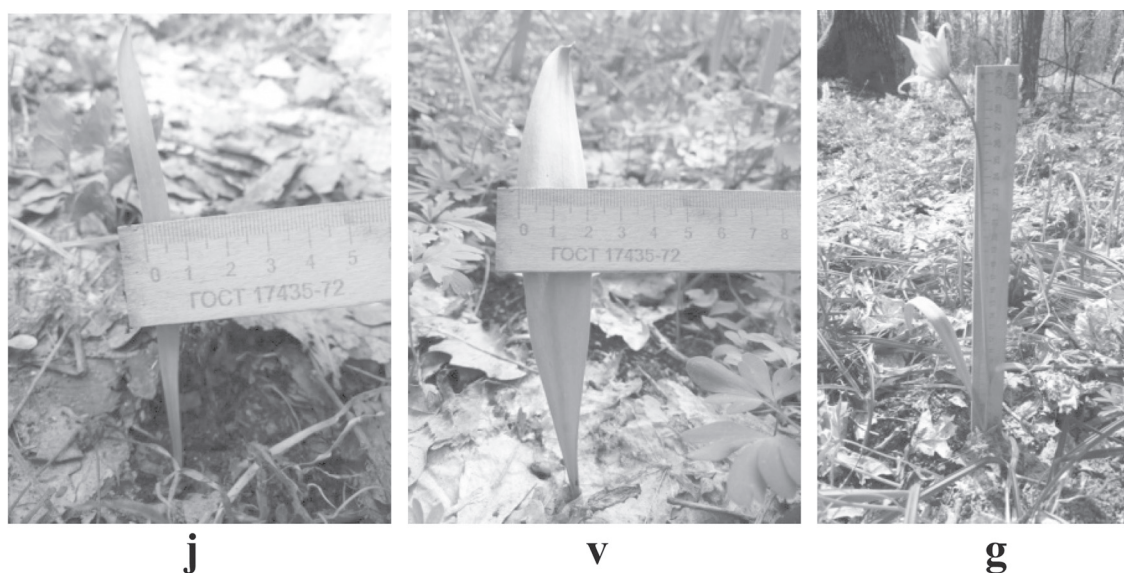


Рис. 2. Некоторые онтогенетические состояния лесной популяции *T. biebersteiniana*: j — ювенильное, v — виргинильное; g — генеративное (урочище «Калагур-Строенцы», 2018 г.)

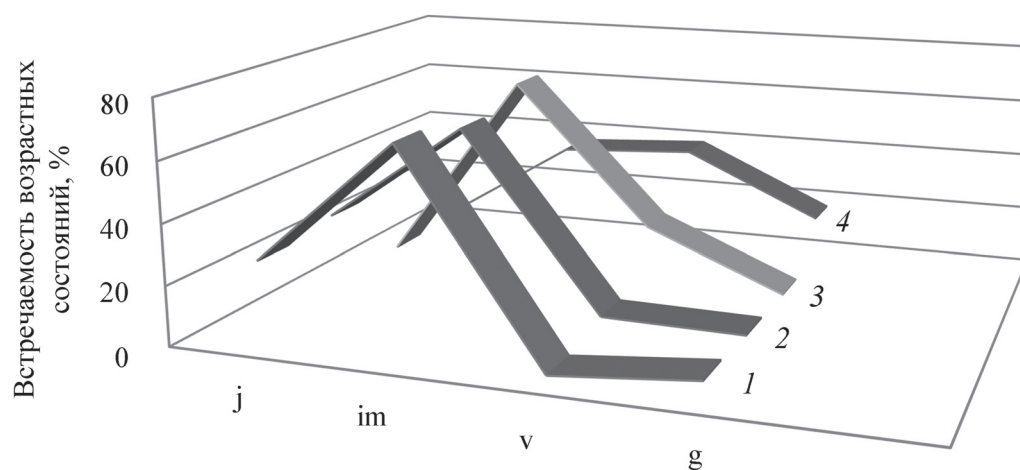
Т а б л и ц а 2

Демографические показатели популяций *T. biebersteiniana*, в урочище «Калагур-Строенцы»

Показатель	2016 г.		2018 г.	
	лесная	опушечная	лесная	опушечная
Общая численность растений, экз.	270	339	535	523
Численность генеративных особей, экз.	12	8	14	91
Численность вегетативных особей, экз.	258	331	521	431
Плотность генеративных особей экз./м ²	1,2	0,8	1,4	9,1
Плотность вегетативных особей, экз./м ²	25,8	33,1	52,1	43,1
Индекс возрастности, Δ	0,0630	0,0598	0,0734	0,1537
Индекс эффективности ценопопуляции, ω	0,1896	0,1796	0,2488	0,4
Классификация популяции по индексу дельта-омега	молодая	молодая	молодая	молодая

нировании генеративных экземпляров (около 80%) в местах произрастания вида (Соколова и др., 2007). Уточненный возрастной спектр ЦП в урочище «Калагур», выявивший преобладание прегенеративных особей, свидетельствует

о преобладании вегетативного размножения *T. biebersteiniana*, чем и обусловлена его приспособленность к условиям произрастания, что в конечном итоге способствует его выживанию и видовой устойчивости в фитоценозе.



Доля особей различных возрастных состояний (%)

	j	im	v	g
1	26,7	68,1	0,4	4,8
2	29,5	63,1	4,1	3,3
3	5,6	69,7	22,1	2,6
4	7,1	36,3	39	17,6

Рис. 3. Онтогенетический спектр популяций *T. biebersteiniana* популяций в зависимости от места и года произрастания: 1 – лес (2016), 2 – опушка (2016), 3 – лес (2018), 4 – опушка (2018)

Т а б л и ц а 3

Фертильность пыльцы различных представителей тюльпана, апрель, 2016 г

Популяция тюльпана Биберштейна	Число подсчитанных пыльцевых зерен, шт	Фертильность, % $X \pm m$	Коэффициент вариации C_v , %
Опушечная	2352	35,9±5,6	34,8
Лесная	3381	33,56±2,5	17

Т а б л и ц а 4

Однородность ЦП *T. biebersteiniana* по *T*-критерию Уилкоксона

Год	Сравниваемые популяции	Разница между показателями возрастных спектров, %				<i>T</i> -критерий Уилкоксона, для $n = 8$, $P = 0,05$
		j	im	v	g	
2016	лесная, опушечная	-2,8	5,0	-3,7	1,5	$T_{st} = 5$ $T_{ф.} = 17$
2018	лесная, опушечная	-1,5	33,4	-16,9	-15	

Низкая фертильность пыльцы *T. biebersteiniana*, вероятно, связана с эволюционно закрепившимся преобладанием вегетативного размножения (табл. 3).

Сравнение возрастных спектров ЦП *T. biebersteiniana* по *T*-критерию Уилкоксона выявило статистическую недостоверность разницы между встречаемостью возрастных состояний у изучаемых популяций, т.е. относительную однородность его онтогенетических спектров (табл. 4). Выявленная слабая флуктуация обусловлена как условиями среды, так и преобладанием способа размножения с омоложением. Однородность популяций и вегетативное размножение указывают на клоновое происхождение опушечной популяции. Провести окончательную дифференциацию популяций, возможно, удастся осуществить с помощью планируемого молекулярного анализа.

Детерминирующие признаки

Возрастной спектр – очень важный, но не единственный показатель устойчивого состояния популяции. Не менее значимы показатели жизненности растений, определение которых не проводят по случайно выбранным признакам. Предложен алгоритм объективного выделения признаков – индикаторов жизненного состояния растений, по которым определяют морфометрию вегетативных, генеративных и популяционных признаков с максимальными

коэффициентами вариации (Злобин, 1989, Заугольнова, 1994).

Морфометрия вегетативных и генеративных органов (табл. 5, 6) у представителей лесной и опушечной популяций выявила комплекс детерминирующих признаков с высоким коэффициентом вариации. Выбор детерминирующих признаков проводили по максимальным коэффициентам вариации за два года исследований в обеих популяциях. С учетом морфометрии и демографических показателей к таким признакам относятся плотность особей, проективное покрытие и ширина нижнего листа. Полученные нами морфометрические признаки *T. biebersteiniana* аналогичны приведенным в литературе (Мухаметшина и др., 2015; Яндовка, Лосева, 2015).

Вопрос окраски лепестков неоднозначен. Наши исследования и литературные данные (Яндовка, Лосева, 2015) свидетельствуют о том, что лепестки внутреннего круга *T. biebersteiniana* интенсивно желтоокрашенные, лепестки наружного круга имеют слегка охристый оттенок, интенсивность которого во время цветения варьирует. Однако имеются и другие источники, указывающие на различные цветковые модификации околоцветника: розовые, белые, сиреневые, с полиморфной окраской (Витко, 1986; Гейдеман, 1986; Соколова и др., 2006, 2007; 2007а; Бережной и др., 2007; Червона книга України, 2009). Такое варьирование дан-

Т а б л и ц а 5

Морфометрия вегетативных органов цветущего растения тюльпана Биберштейна, урочище «Калагур-Строенцы»

Год исследования	Популяция	Лист, $X \pm m$					
		ширина, мм				длина, см	
		нижнего	C_V	верхнего	C_V	нижнего	C_V
2016	лесная	14,5±0,97	21	9,7±0,4	13	19,9±0,7	11
	опушечная	14,6±1,2	28	10,9±1,1	32	19,2±1,0	16
2018	лесная	16,3±1,0	19	10,7±0,6	17	19,1±1,6	26
	опушечная	16,5±1,97	38	10,2±1,0	30	19,96±0,9	13

Т а б л и ц а 6

Морфометрия цветущих растений тюльпана Биберштейна в урочище «Калагур-Строенцы»

Год	Популяция	Цветок, $X \pm m$							
		длина цветоноса, см	C_V	Диаметр, см	C_V	ширина лепестка, мм			
						наружного	C_V	внутреннего	C_V
2016	лесная	26,7±1,1	13	5,6±0,1	7	8,0±0,3	12	16,1±0,4	7
	опушечная	27,8±1,2	13	5,3±0,2	12	8,7±0,69	25	15,9±0,8	17
2018	лесная	28,4±2,1	24	5,8±0,3	14	8,2±0,4	17	15,5±0,5	11
	опушечная	23,8±2,9	38	5,3±0,2	13	8,2±0,4	15	14,7±0,8	18

ных по окраске, возможно, свидетельствует о необходимости дополнительных таксономических исследований с привлечением инновационных методов. В лесах Приднестровья у тюльпана Биберштейна с типичной, насыщенно желтой окраской лепестков околоцветника встречается модификация растения, имеющая 8 листочков околоцветника и 8 тычинок (рис. 1). Интересно отметить, что у другого вида *T. kaufmanniana* Regel (садовая форма) нами обнаружена подобная аномалия венчика. Такие аномалии, скорее всего, связаны с флуктуацией температурного фактора, к которому тюльпаны очень чувствительны.

Поражаемость популяций *T. biebersteiniana*, произрастающих в урочище «Калагур-Строенцы», вирусом пестролепестности (TBV)

Известно, что вирус пестролепестности – наиболее распространенный и опасный возбудитель мозаичной болезни тюльпана в большинстве стран, где выращивается эта цветочная культура (Dekker et al., 1993; Se, Kanematsu, 2002; Sochacki, 2013; Rivas et al., 2016; Тимина и др., 2017). Осо-

бенно сильно поражаются представители средне- и поздноцветущих тюльпанов. С учетом того, что планируется интродукция *T. biebersteiniana* для использования в зеленом строительстве Приднестровья, а сроки его цветения совпадают с цветением среднецветущей садовой группы, выявление возможного латентного вирусносительства необходимо и актуально при изучении этой культуры. Анализ проводили в полевых условиях и в условиях провокационного фона. Нами не были выявлены растения *T. biebersteiniana* с признаками мозаичных заболеваний при обследовании ЦП в урочище. На анализ были взяты из каждого местообитания лепестки и листья пяти растений без симптомов мозаики. Результаты свидетельствуют о том, что у представителей *T. biebersteiniana* не зафиксировано наличие вируса ни в лепестках, ни в листьях (табл. 7). Аналогичные данные получены и в тестах с растительным материалом, изъятим у растений *T. biebersteiniana*, произрастающих на провокационном фоне в окружении тюльпанов с хорошо выраженными симптомами мозаики.

Таким образом, растения *T. biebersteiniana* свободны от вирусной инфекции и могут быть

Т а б л и ц а 7

Результаты тестирования растений *T. biebersteiniana*, произрастающих в урочище «Калагур-Строенцы», на латентное носительство вируса TBV с помощью тест системы Agdia Biofords (2018 г.)

Проявление маркера на стрипе в течение 30 мин	Лесная популяция		Опушка		Трехлетний провокационный фон	
	лист	лепесток	лист	лепесток	лист	лепесток
Наличие вируса	—	—	—	—	—	—
Неспецифическая реакция	—	—	—	—	—	—
Положительный контроль	++	++	++	++	++	++

О б о з н а ч е н и я: «—» реакция отсутствует; «+ +» реакция четко проявляется.

Т а б л и ц а 8

Характеристика видовой резистентности ценопопуляций *T. biebersteiniana* в урочище «Калагур-Строенцы», ПМР

Ценопопуляция	Характеристики видовой резистентности популяций <i>T. biebersteiniana</i>				
	индекс		коэффициент дисперсии (K_e)	поражаемость (TBV)	индекс виталитета (IVC)
	возобновления (I_B)	замещения (I_3)			
Лесная 2018	37,5	37,5	0,584	вирус не обнаружен	1,04
Опушечная, 2018	4,7	4,7	0,231	вирус не обнаружен	0,97
Лесная 2016	19,8	19,8	0,502	исследования не проводились	1,2
Опушечная, 2016	29,3	29,3	0,466	исследования не проводились	1,0

рекомендованы для использования в озеленении населенных пунктов региона.

Однако иммунологический статус *T. biebersteiniana* в отношении TBV можно будет определить только после 5 лет выращивания растений в условиях провокационного фона или при искусственном заражении данным вирусом. Отсутствие вируса в тканях растений свидетельствует либо об их генетически обусловленной устойчивости, либо об устойчивости к насекомым – переносчикам вируса, что требует специальных дополнительных исследований.

Видовая устойчивость

Проведенный двухлетний мониторинг популяций *T. biebersteiniana* в урочище «Калагур-Строенцы» продемонстрировал возможную основу его видовой резистентности или выживаемости в

фитоценозе (табл. 8), которая определяется прежде всего способностью к самоподдержанию и виталитетом (Работнов, 1975; Уранов, 1975; Злобин, 1989).

По нашему мнению, существенным дополнением, характеризующим выживаемость популяции, являются показатели размещения растений и поражаемость важнейшими возбудителями заболеваний. Размещение растений – показатель оптимального использования ресурсов экониши. Больные или пораженные растения имеют мало шансов выжить в фитопопуляции. Как оказалось, обе исследуемые популяции представляют собой целостную самоподдерживающуюся систему, в которой преобладают особи прегенеративного периода с высокими индексами возобновления и замещения. Они имеют равномерное размещение и, вероятно, клоновое происхождение. Растения

свободны от вирусной инфекции, находятся в хорошем жизненном состоянии с высокими индексами виталитета. *T. biebersteiniana* с вегетативным и, возможно, семенным размножением в урочище можно отнести к видам с динамичной стратегией развития ЦП. В отсутствие высокого давления антропогенного фактора (сбор цветов населением) его перспективы на существование и произрастание в урочище на данный момент благоприятны.

Таким образом, результаты исследования состояния ценопопуляций *T. biebersteiniana* в урочище «Калагур-Строенцы» в левобережном Приднестровье позволили сделать следующие выводы.

1. Показатели плотности особей в лесной и опушечной ценопопуляциях заметно варьируют

в зависимости от места произрастания и года исследования.

2. ЦП тюльпана Биберштейна нормального типа, неполночленные, левосторонние, молодые.

3. ЦП не дифференцируются по показателю встречаемости возрастных состояний.

4. Определен комплекс детерминирующих признаков ЦП: плотность особей, проективное покрытие, ширина нижнего листа

5. Растения в «лесной», «опушечной» ЦП и выращенные на провокационном фоне не проявляют симптомов мозаики и не являются латентными носителями вируса TBV.

6. ЦП представляют собой жизнеспособную, устойчивую, целостную, самоподдерживающуюся систему, способную к самовозобновлению вегетативным путем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Биглова А.Р., Миронова Л.Н., Ахметова А.Ш. Исследование луковичных многолетников для использования в зеленом строительстве Башкортостана // Вестн. ИрГЦХА. 2011. Вып. 44. С. 15–22 [Biglova A.R., Mironova L.N., Akhmetova A.Sh. Issledovanie lukovichnykh mnogoletnikov dlya ispol'zovaniya v zelenom stroitel'stve Bashkortostana//Vestn. IrGSKhA. 2011. Vyp. 44. s. 15–22].
- Бережной М.В., Соколова Е.И. Растения *Tulipa quercetorum* Klok. et Zoz с сиреневой окраской лепестков // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Мат-ли міжнарод. конф. Київ, 2007. С. 69–70 [Berezhnoi M.V., Sokolova E.I. Rasteniya *Tulipa quercetorum* Klok. et Zoz s sirenevoi okrasкой lepestkov // Aktual'ni problemi botaniki ta ekologії. Mat-li mizhnarod. konf. Kiiv, 2007. S. 69–70].
- Бочанцева З.П. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент, 1962. 408 с. [Bochantseva Z.P. Tyul'pany. Morfologiya, tsitologiya i biologiya. Tashkent, 1962. 408 s.].
- Витко К.Р. Тюльпан Биберштейна // Растительный мир Молдавии: лесные растения. Кишинев, 1986. С. 163–164 [Vitko K.R. Tyul'pan Bibershteina // Rastitel'nyi mir Moldavii: lesnye rasteniya. Kishinev, 1986. S. 163–164].
- Гейдеман Т.С. Определитель высших растений Молдавской ССР. Кишинев, 1986. 638 с. [Geideman T.S. Opredelitel' vysshikh rastenii Moldavskoi SSR. Kishinev, 1986. 638 s.].
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Эфемероиды: методические разработки для студентов биологических специальностей. М., 1987. 80 с. [Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyanii lesnykh rastenii. Efemeroidy: metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostei. M., 1987. 80 s.].
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7 [Zivotovskii L.A. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plot-
- nost' i klassifikatsiya populyatsii rastenii // Ekologiya. 2001. № 1. S. 3–7].
- Жилкина И.Н. Растения Приднестровской Молдавской Республики. СПб., 2002. 92 с. [Zhilkina I.N. Rasteniya Pridnestrovskoi Moldavskoi Respubliki. SPb., 2002. 92 s.].
- Жилкина И.Н., Левицкая Л.И. Редкие и исчезающие виды растений юго-востока Молдавии // Ботанические исследования. Флора и геоботаника. Вып. 7. Кишинев, 1990. С. 58–63 [Zhilkina I.N., Levitskaya L.I. Redkie i ischezayushchie vidy rastenii yugo-vostoka Moldavii // Botanicheskie issledovaniya. Flora i geobotanika. Vyp. 7. Kishinev, 1990. S. 58–63].
- Жилкина И.Н., Тищенко В.С. О флоре окрестностей с. Рашково // Biodiversitatea vegetala Republicii Moldova. Chisinau: Centrul Editorial al USM, 2001. С. 112–116 [Zhilkina I.N., Tishchenko V.S. O flore okrestnostei s. Rashkovo // Biodiversitatea vegetala Republicii Moldova. Chisinau, 2001. S. 112–116].
- Жилкина И.Н., Трескина Н.Н. Флора степного заказника «Ново-Андрияшевка» Приднестровской Молдавской Республики. СПб., 2003. 136 с. [Zhilkina I.N., Treskina N.N. Flora stepnogo zakaznika «Novo-Andriyashevka» Pridnestrovskoi Moldavskoi Respubliki. SPb., 2003. 136 s.].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 70 с. [Zaugol'nova L.B. Struktura populyatsii semennykh rastenii i problemy ikh monitoringa: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. SPb., 1994. 70 s.].
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С. и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с. [Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S. i dr. Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii). M., 1988. 184 s.].

- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань, 1989. 146 с. [Zlobin Yu.A. Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsii rastenii. Kazan', 1989. 146 s.].
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценоотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г. Ч. 2. Сыктывкар, 2004. С. 113–120 [Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Adaptivnyi morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistyykh rastenii // Metody populyatsionnoi biologii: Sb. materialov VII Vseros. populyatsionnogo seminar. Syktyvkar, 16–21 fevralya 2004 g. Ch. 2. Syktyvkar, 2004. s. 113–120].
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с. [Kleopov Yu.D. Analiz flory shirokolistvennykh lesov Evropeiskoi chasti SSSR. Kiev, 1990. 352 s.].
- Кобозева Е.А. Биоморфология и популяционная экология луковичных растений в разных природных зонах Приволжской возвышенности (на примере *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и *Lilium martagon* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 23 с. [Kobozeva E.A. Biomorfologiya i populyatsionnaya ekologiya lukovichnykh rastenii v raznykh prirodnykh zonakh Privolzhskoi vozvyshennosti (na primere *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. i *Lilium martagon* L.). Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2010. 23 s.].
- Красная книга Приднестровья. Тирасполь, 2009. 376 с. [Krasnaya kniga Pridnestrov'ya. Tiraspol', 2009. 376 s.].
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с. [Lakin G.F. Biometriya. M., 1990. 352 s.].
- Мельник В.И. Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. Киев, 2000. 212 с. [Mel'nik V.I. Redkie vidy flory ravninnykh lesov Ukrainy. Kiev, 2000. 212 s.].
- Мухаметшина Л.В., Ишмуратова М.М., Муллабаева Э.З. Особенности биологии и ценопопуляционные характеристики видов рода *Tulipa* L. на Южном Урале // Вестн. Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. 2015. Т. 25. Вып. 2. С. 101–108 [Mukhametshina L.V., Ishmuratova M.M., Mullabaeva E.Z. Osobennosti biologii i tsenopopulyatsionnye kharakteristiki vidov roda *Tulipa* L. na Yuzhnom Urale // Vestn. Udmurtskogo un-ta. Biologiya. Nauki o Zemle. 2015. T. 25. Vyp. 2. s. 101–108].
- Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с. [Odum Yu. Ekologiya. M., 1986. T. 1. 328 s. T. 2. 376 s.].
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. 372 с. [Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii. Ioshkar-Ola, 2007. T. 5. 372 s.].
- Онтогенетический атлас растений: научное издание. Т. VII. Йошкар-Ола, 2013. 364 с. [Ontogeneticheskii atlas rastenii: nauchnoe izdanie. T. VII. Ioshkar-Ola, 2013. 364 s.].
- Определение онтогенетического состава и виталитета ценопопуляций: Методические рекомендации / Сост. О.О. Тимина, В.Ф. Хлебников, Л.И. Ионов. Тирасполь, 2017. 40 с. [Opredelenie ontogeneticheskogo sostava i vitaliteta tsenopopulyatsii: Metodicheskie rekomendatsii / Sost. O.O. Timina, V.F. Khlebnikov, L.I. Ionova. Tiraspol', 2017. 40 s.].
- Османова Г.О., Животовский Л.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений // Проблемы популяционной биологии / Мат-лы XII Всерос. популяционного семинара памяти Н.В. Глотова (1939–2016). Йошкар-Ола, 2017. С. 164–166 [Osmanova G.O., Zhivotovskii L.A. Printsipy i metody izucheniya tsenopopulyatsii rastenii // Problemy populyatsionnoi biologii / Mat-ly XII Vseros. populyatsionnogo seminar. pamyati N.V. Glotova (1939–2016). Ioshkar-Ola, 2017. S. 164–166].
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с. [Pausheva Z.P. Praktikum po tsitologii rastenii. M., 1980. 304 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. 7–204 [Rabotnov T.A. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistyykh rastenii v lugovykh tsenozakh // Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. Vyp. 6. M.; L., 1950. S. 7–204].
- Руцук А.Д. Планирование приднестровского сектора экологической сети // Экологические сети – опыт и подходы. Мат-лы конф. Кишинев, 2012. С. 94–104 [Rushchuk A.D. Planirovanie pridnestrovskogo sektora ekologicheskoi seti // Ekologicheskie seti – opyt i podkhody. Mat-ly konf. Kishinev, 2012. S. 94–104].
- Свистун О.В. Порівняльна характеристика природних та інтродукційних популяцій *Allium ursinum* L. і *Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz // Інтродукція рослин. 2000. № 1. С. 52–54 [Svistun O.V. Porivnyal'na kharakteristika prirodnikh ta introdutsiiniykh populyatsii *Allium ursinum* L. i *Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz // Introduktsiya roslin. 2000. № 1. S. 52–54].
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 208 с. [Smirnova O.V. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov. M.: Nauka, 1987. 208 s.].
- Соколова Е.И., Бережной М.В., Соколов И.Д. Новая разновидность тюльпана дубравного (*Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz var. *violaceum* Sok. et Ber.) // Збірник наук. праць Луганського нац. аграрн. ун-ту. Біол. Науки. № 66 (89). 2006. С. 56–61 [Sokolova E.I., Berezhnoi M.V., Sokolov I.D. Novaya raznovidnost' tyul'pana dubravnogo (*Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz var. *violaceum* Sok. et Ber.) // Zbirnik nauk. prats' Lugans'kogo nats. agrarn. un-tu. Biol. nauki. № 66 (89). 2006. S. 56–61].
- Соколова Е.И., Бутылкина Н.Ю., Бережной М.В., Пауштина Е.Н. Изучение популяций *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *F. meleagroides* Patr. ex Schult. et Schult. fill., и *Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz в Новоайдарском районе (Луганская обл., Украина) // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Мат-ли міжнарод. конф. Київ, 2007. С. 179–180 [Sokolova E.I., Butylkina N.Yu., Berezhnoi M.V., Pashutina E.N. Izuchenie populyatsii *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *F. meleagroides* Patr. ex Schult. et Schult. fill., i *Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz v Novoiarskom raione (Luganskaya obl., Ukraina) // Aktual'ni problemi botaniki ta ekologії. Mat-li mizhnarod. konf. Kiiv, 2007. S. 179–180].
- Соколова Е.И., Щербак Т.А., Бережной М.В. Цветовой полиморфизм популяций *Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Мат-ли міжнарод. конф. Київ, 2007. С. 180–182 [Sokolova E.I., Shcherbak T.A., Berezhnoi M.V. Tsvetovoi polimorfizm populyatsii *Tulipa quercetorum* Klok. & Zoz // Aktual'ni problemi botaniki ta ekologії. Mat-li mizhnarod. konf. Kiiv, 2007. S. 180–182].
- Тимина О.О., Ионов Л.Г., Тимин О.Ю. Видовой состав вирусов, поражающих тюльпаны в условиях

- Приднестровья // Цветоводство: Теоретические и практические аспекты. Сб. науч. тр. ГНБС. Т. 145. М., 2017. С. 297–304 [Timina O.O., Ionova L.G., Timin O.Yu. Vidovoi sostav virusov, porazhayushchikh tyul'pany v usloviyakh Pridnestrov'ya // Tsvetovodstvo: Teoreticheskie i prakticheskie aspekty. Sbornik nauchnykh trudov GNBS. T. 145. M., 2017. S. 297–304].
- Тищенко В.С. Редкие виды флоры Приднестровья в «Петрофильном комплексе Рашков» // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Мат-лы III Междунар. науч.-практ. конф. Тирасполь, 2009. С. 205–207 [Tishchenkova V.S. Redkie vidy flory Pridnestrov'ya v «Petrofil'nom komplekse Rashkov» // Geoekologicheskie i bioekologicheskie problemy Severnogo Prichernomor'ya. Mat-ly III Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Tiraspol', 2009. S. 205–207].
- Тищенко В.С. Флора урочища «Калагур-Строенцы» Петрофильного комплекса Рашков // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья: Мат-лы V Междунар. науч.-практ. конф. Тирасполь, 2014. С. 267–269 [Tishchenkova V.S. Flora urochishcha «Kalagur-Stroentsy» Petrofil'nogo kompleksa Rashkov // Geoekologicheskie i bioekologicheskie problemy Severnogo Prichernomor'ya: Mat-ly V Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Tiraspol', 2014. S. 267–269].
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. 1975. С. 7–33 [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Biol. nauki. № 2. 1975. S. 7–33].
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / А.А. Уранов, Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова и др. М., 1977. 131с. [Tsenopopulyatsii rastenii (razvitiye i vzaimootnosheniya) / A.A. Uranov, L.B. Zaugol'nova, O.V. Smirnova i dr. M., 1977. 131 s.].
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. М., 1988. 184 с. [Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii) / L.B. Zaugol'nova, L.A. Zhukova, A.S. Komarov i dr. M., 1988. 184 s.].
- Червона книга України. Київ, 2009. 900 с. [Chervona kniha Ukraini. Kiiv, 2009. 900 s.].
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с. [Cherepanov S.K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). SPb., 1995. 992 s.].
- Яндовка Л.Ф., Лосева Т.А. Биология цветения *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) // Раст. Ресурсы. 2015. Вып. 1. С. 12–28 [Yandovka L.F., Loseva T.A. Biologiya tsveteniya *Tulipa biebersteiniana* (Liliaceae) // Rast. Resursy. 2015. Vyp. 1. S. 12–28].
- Cartea Roşie a Republicii Moldova. Chişinău, 2015. 492 p.
- Dekker E.L., Derks A.F.L.M., Asjes C.J., Lemmers M.E.C., Bol J.F., Langeveld S.A. Characterization of potyviruses from tulip and lily which cause flower-breaking // J. General Virology. 1993. N 74. P. 881–887.
- Negru A., Şabanov G., Cantemir V. Plantele rare din flora spontană a Republicii Moldova. Chişinău, 2002. 198 p.
- Rivas E.B., Bôdi E. C. de A., Harakava R., Gonçalves F.G., Cesar M. Occurrence and molecular analysis of quarantine virus in lily cultivation areas in Brazil // Pesq. agropec. bras. Brasília, 2016. Vol. 51. N 5. P. 615–622.
- Se T., Kanematsu S. First report of tulip band breaking virus in mosaic diseased tulip in Japan // Plant Disease. 2002. Vol. 86. P. 1405.
- Sochacki D. The Occurrence of the Viruses in Tulip Crops in Poland // J. Horticultural Research. 2013. Vol. 21 N 1. P. 5–9.

Поступила в редакцию 02.01.2019
Принята к публикации 25.02.2020

CONDITION MONITORING AND POPULATION CHARACTERISTICS OF *TULIPA BIEBERSTEINIANA* SCHULT. & SCHULT. F. ON THE TERRITORY OF THE LEFT BANK OF TRANSNISTRIA

O.O. Timina¹, L.G. Ionova²

Condition monitoring of *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult f. was held in the tracts of dense forest “Kalagur” in the left side of Transdnistria, which revealed significant differences in density indicators of “silva” and “skirt” coenotic populations (CPs). *T. biebersteiniana* CPs were of normal type, not completed, left-sided, young and were not differentiated in the occurrence of the age-related states. Determining complex of characters of CPs with high coefficients of variation includes density, projective cover, and the width of the bottom sheet. Plants in-situ, and grown on the provocative background don't exhibit symptoms of mosaic and are not latent Tulip breaking virus carrier (TBV). CPs represent by themselves a viable, sustainable, holistic, self-maintained system capable to self-restoration by vegetative means.

Key words: *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult f., left-side Transdnistria, forest “Kalagur” monitoring, ontogenetic states; community structure, coenotic populations, tulip breaking virus.

¹ Timina Olga Olegovna, Taras Shevchenko Transdnistrian State University (otimina@mail.ru); ² Ionova Ludmila Grigorevna, Taras Shevchenko Transdnistrian State University (ludochkaionova@yandex.ru).

УДК 582.675:581.526 (471.342)

ДИНАМИКА ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. (*ORCHIDACEAE*) В ДОЛИНЕ РЕКИ ВЯТКА

Н.Ю. Егорова¹, В.Н. Сулейманова², Т.Л. Егошина³

Представлены результаты исследований фитоценоотических и демографических параметров ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в хвойных фитоценозах, занимающих разные позиции в сукцессионных рядах долины р. Вятка. Приведены данные по изменению численности и онтогенетического состава в ценопопуляциях вида за период с 2008 по 2016 г. Отмечено увеличение численности в исследуемых ценопопуляциях, что, вероятно, связано с повышением температуры августа и сентября предшествующего года. Показано, что все изученные ценопопуляции нормальные неполноценные. Стабильным участием во все годы наблюдения характеризуются часто доминирующие виргинильные и генеративные особи. Менее постоянны в онтогенетических спектрах имматурные растения. Среди рассматриваемых ценопопуляций доминирует правосторонний тип. Преобладает вегетативный способ размножения с неглубоким омоложением особей; большинство ценопопуляций характеризуются как умеренно самоподдерживающиеся. По классификации с использованием индекса замещения среди рассматриваемых ценопопуляций отмечается преобладание перспективных ценопопуляций. Исключение составила ценопопуляция 2, которая в течение всего периода наблюдений отличалась слабой эффективностью самоподдержания и неустойчивостью. Требуется принятие мер по сохранению этой ценопопуляции. По классификации «дельта-омега» преобладает молодой тип ценопопуляций.

Ключевые слова: *Cypripedium calceolus*, Кировская область, ценопопуляция, демографическая структура, *Orchidaceae*, мониторинг.

Для разработки принципов и критериев охраны редких видов, а также выявления механизмов адаптации к антропогенным преобразованиям среды необходимы исследования биологии и экологии видов на всем протяжении ареала.

В Кировской обл. сведения по редким видам носят фрагментарный характер и представлены в основном материалами, отражающими местонахождения видов (Баранова, 2000; Тарасова, 2007), выявленные в процессе флористических обследований. Лишь для некоторых видов редких растений установлены эколого-фитоценоотические и популяционные параметры (Чиркова и др., 2011; Чупракова, Савиных, 2012; Егорова и др., 2014).

Семейство Орхидные (*Orchidaceae*) – одно из самых многочисленных среди однодольных (Dressler, 1981). Вследствие высокой декоративности и специфических биоэкологических особенностей семейство целиком включено во II Приложение Конвенции по международной торговле видами дикой флоры и фауны, находящимися под угрозой исчезновения.

Cypripedium calceolus L. (семейство *Orchidaceae*) – северо-евразийско-континентальный вид (Денисова, Вахрамеева, 1978). Распространен в лесной зоне европейской части России, на юге Сибири и Дальнего Востока, включая о. Сахалин (Аверьянов, 1999). Ареал *C. calceolus* охватывает большую часть Европы, включая Скандинавию, Англию и Балканский полуостров,

¹ Егорова Наталья Юрьевна – ст. науч. сотр. отдела экологии и ресурсосведения растений ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, канд. биол. наук (n_chirkova@mail.ru); ² Сулейманова Венера Нуритдиновна – ст. науч. сотр. отдела экологии и ресурсосведения растений ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, канд. биол. наук, доцент кафедры экологии и зоологии ФГБОУ ВПО Вятской государственной сельскохозяйственной академии (venera_su@mail.ru); ³ Егошина Татьяна Леонидовна – зав. отделом экологии и ресурсосведения растений ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, докт. биол. наук, профессор кафедры экологии и зоологии ФГБОУ ВПО Вятской государственной сельскохозяйственной академии (etl@inbox.ru).

не встречается в Средиземноморье, северном и северо-восточном Казахстане, Монголии, северном Китае, Японии и Корее (Аверьянов, 1999).

C. calceolus охраняется по всей Европе (Kell at al, 2003; Bilz at al, 2011; IUCN, 2012a,б), включен в Приложение к Резолюции № 4 Постоянного комитета Бернской конвенции (1998) как вид общеевропейского значения (EIONET 2012), занесен в Красные книги МСОП (LR), Российской Федерации (2008) (III категория), всех регионов, где встречается данный вид, в том числе и в Кировской обл. (2014) (III категория), в «Изумрудную книгу Российской Федерации» (2011–2013).

На территории Кировской обл. известны более 50 местообитаний вида. *C. calceolus* охраняется на территории заповедника «Нургуш», ГПЗ федерального значения «Былина», а также в ряде памятников природы в южных районах области (Тарасова, 2005а,б).

Сведения о местообитаниях вида и его популяционных параметрах отрывочны (Чиркова и др., 2011) и недостаточны для разработки критериев охраны.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили в период с 2008 по 2016 г. в пяти ценопопуляциях (ЦП) вида (табл. 1), расположенных в подзоне южной тайги Кировской обл. (Слободской р-н).

Исследуемые ЦП *C. calceolus* приурочены к выходам известняковых пород в долине р. Вятка (ЦП 1–4), а также отмечены в условиях техногенной среды по зарастающим отвалам отработанного известкового карьера – ЦП 5 (окрестности дер. Бакули, Слободской р-н, Кировская обл.).

Климат исследуемой территории умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет 1,7 °С. Атмосферные осадки приносятся циклонами; средняя годовая сумма осадков 574 мм, их количество неодинаково по годам. За три летних месяца выпадает в среднем 200 мм осадков. Отрицательная сторона климата – большие колебания осадков по годам приводят либо к излишнему увлажнению, либо к засухам.

При изучении ЦП использовали общепринятые подходы и методики (Ценопопуляции растений, 1988). В качестве интегральных характеристик популяционной структуры использованы следующие демографические показатели: индекс возрастности ($I_{\text{воз.}}$) (Уранов, 1975), индекс восстановления ($I_{\text{в}}$) и замещения (I_3) (Жукова,

1995), индекс эффективности ($I_{\text{эф.}}$) (Животовский, 2001). Тип ЦП определяли по классификации Т.А. Работнова (Работнов, 1950), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (Животовский, 2001).

Статистическая обработка данных проведена в соответствии с общепринятыми методами и подходами. Данные достоверны при уровне значимости $P \leq 0,05$.

Результаты исследования и их обсуждение

Исследованные местообитания вида приурочены к облесенным склонам долины р. Вятка (класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger, 1939) и к зарастающим ивово-сосновыми разнотравными лесами отвалам отработанного известкового карьера, где *Cypripedium calceolus* произрастает на дерново-карбонатных почвах, преимущественно тяжелосуглинистых, реже среднесуглинистых (Чиркова и др., 2011). Близкие эдафические предпочтения вида отмечали исследователи Северной и Центральной Европы (Jackowiak, 1993; Kull, 2003), Великобритании (Kull, 1999), стран Балтии (Kull, 1998), различных регионов России (Фардеева и др., 2010), в том числе северных (Пучнина, 1999; Zheleznaya, 2015). В то же время в средней полосе России вид часто встречается на дерново-подзолистых и торфяно-болотистых почвах (Моисеева, 1970). Л.В. Аверьянов (1999) отмечает, что вид в северной части ареала встречается почти исключительно в местах выхода известняков на почвах, богатых кальцием, в южной части ареала поселяется на нейтральных и слабокислых, но плодородных почвах и торфяниках. Зачастую *Cypripedium calceolus* встречается на низинных и даже переходных болотах и в северной части ареала (Тетерюк, 2003; Баранова, Пузырев, 2012). Вероятно, различия в показателях эдафической приуроченности могут свидетельствовать о широте адаптивного потенциала вида.

Древесный ярус исследуемых фитоценозов представлен в основном *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. В древостое насаждений с преобладанием *Picea abies* значительна (до 20–30%) примесь *Abies sibirica*. Возраст древостоя в сообществах варьирует от 25 до 80 лет, высота – от 4 до 28 м, сомкнутость крон – от 0,1 до 0,6. Подрост, как правило, разреженный или средней густоты, состоит из *Picea abies*, *Abies sibirica*. В подлеске отмечены 12 видов: *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus*, *Atragene sibirica*,

Т а б л и ц а 1

Характеристика исследуемых местообитаний *Cypripedium calceolus*

Номер ЦП	Тип фитоценоза	Таксационные параметры древесного яруса			
		формула древостоя	сомкнутость крон	возраст древостоя, лет	высота древостоя, м
1	ельник разнотравный	7ЕЗП	0,6	75	22
2	ельник травяной	8Е2П	0,4	70	24
3	сосняк травяной	6С2П1Е1Ос	0,4	70	22
4	ельник с примесью пихты и сосны травяной	6Е2П2С	0,5	80	26
5	сосняк с ивой разнотравный на отвалах отработанного известкового карьера	5С5И	0,1–0,3	25	2–4

Rosa acicularis, *Yuniperus communis*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes spicatum*, *Frangula alnus*, *Daphne mezereum*, *Rhamnus cathartica*, *Salix caprea*, *Chamaecytisus ruthenicus*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) варьирует от 25–30% (ЦП 3, 5) до 60% (ЦП 1, 2, 4). Всего зарегистрировано 45 видов высших сосудистых растений. В ТКЯ наряду с лесными видами (*Solidago virgaurea*, *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Lathyrus vernus*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum sylvaticum*, *Galium odoratum*) со значительным обилием присутствуют луговые и рудеральные виды (*Galium mollugo*, *Festuca pratensis*, *Heracleum sibiricum*, *Leucanthemum vulgare*, *Taraxacum officinale* и др.). Константными для всех изученных местообитаний являются следующие виды: *Rubus saxatilis*, *Melica nutans*, *Asarum europaeum*, *Fragaria vesca*, *Viola canina*. В сосняке с ивой (разнотравном на отвалах старого отработанного известкового карьера, ЦП 5) помимо *Cypripedium calceolus* произрастают и другие представители сем. *Orchidaceae* – *Gymnadenia conopsea*, *Listera ovata*, *Platanthera bifolia*, *Epipactis atrorubens*. Отличительная особенность ТКЯ исследованных фитоценозов с *Cypripedium calceolus* – наличие неморальных видов растений (*Rhamnus cathartica*, *Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis* и др.). Мохово-лишайниковый ярус либо представлен небольшими пятнами, образованными зелеными мхами (ЦП 1, 2, 5), либо отсутствует (ЦП 3, 4).

В целом исследованные популяции характеризуются меньшей эколого-фитоценотической вариабельностью, чем расположенные в чуть

более южной части ареала (Khapugin et al, 2017; Ильина, 2018).

В исследуемых ЦП распределение особей неравномерно. Встречаются как единичные побеги *C. calceolus*, так и многочисленные куртины, включающие в среднем 15 растений разных онтогенетических групп. В наиболее крупном скоплении (популяционном локусе) зафиксированы 154 парциальных побега.

Динамика демографической структуры и типов ЦП *C. calceolus* за рассматриваемый период представлена в табл. 2.

Мониторинг состояния численности в период с 2008 по 2016 г. позволил выявить общую для всех ЦП тенденцию увеличения данного показателя более чем в два раза. Установлена положительная коррелятивная связь между численностью особей в популяциях *C. calceolus* (ЦП 1, 2, 4) и суммой среднемесячных температур августа и сентября предшествующего года ($r = 0,64–0,93$).

Рост численности популяций *C. calceolus* зарегистрирован также в северных фрагментах его ареала (Blinova, 2008). Как отмечает Л.В. Пучнина (2017), одна из причин повышения численности особей *C. calceolus* заключается в увеличении продолжительности вегетационного периода, что оказывает влияние на активность вегетативного размножения *C. calceolus* за счет пробуждения спящих почек в следующем году. И.В. Блинова (2008) связывает возрастание численности вида с потеплением климата в последние десятилетия. В то же время исследователи из более южных регионов отмечают, что мелкомасштабные флуктуации численности *C. calceolus* могут быть вызваны экзо-

генными факторами, а климатические характеристики года влияют на динамику численности менее существенно (Фардеева и др., 2010).

Анализ онтогенетической структуры ЦП вида *C. calceolus* показал, что все изученные ЦП являются нормальными неполночленными. Стабильным участием во все годы наблюдения характеризуются часто доминирующие виргинильные и генеративные особи. Менее постоянны в онтогенетических спектрах иматурные растения, отсутствующие в отдельные годы проведения исследований.

Самоподдержание обследованных ЦП *C. calceolus* осуществляется преимущественно вегетативным способом. Семенное возобновление отмечено лишь на начальном этапе формирования ЦП 5, в условиях фитоценоза с несомкнутым ТКЯ и отсутствием мохово-лишайникового покрова. Одна из возможных причин отсутствия семенного возобновления в исследуемых ЦП заключается в фитоценологических особенностях мест произрастания *C. calceolus*. Так, изученные местообитания *C. calceolus* характеризуются среднесомкнутым древостоем (0,5), среднесомкнутым или густым травяно-кустарничковым покровом (25–60%), а также невыраженным или фрагментарным мохово-лишайниковым ярусом. Т. Kull (1998) считает, что для успешного семенного возобновления наиболее важны хорошая освещенность и увлажненность местообитания (за счет мохового покрова). Кроме того, семенное воспроизводство *C. calceolus*, по мнению некоторых исследователей (Charugin и др., 2017), может сдерживать наличие древесного подроста и подлеска.

В целом в исследуемых ЦП преобладает вегетативный способ размножения с неглубоким омоложением особей. Вегетативное потомство обычно относится к тому же онтогенетическому состоянию, что и материнское, или немного омоложено и образовано от вегетативных и генеративных особей (Татаренко, 1996). С этим, вероятно, и связано преобладание в исследуемых ЦП онтогенетических спектров правостороннего (54,5% ЦП) и бимодального (27,3% ЦП) типов. Бимодальный спектр имеет два максимума: локальный (в группе виргинильных особей), абсолютный (в группе генеративных особей). Левосторонний тип спектра с максимумом на виргинильных особях был отмечен лишь у 18,2% ЦП.

На основе соотношения значений индексов возрастной (Δ) и эффективности (ω) прове-

дено распределение ЦП *C. calceolus* по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001) (табл. 2). В течение рассматриваемого периода в исследуемых ЦП отмечены 4 типа ЦП: молодые, переходные, зреющие, зрелые. Так, все ЦП с левосторонним типом спектра являются молодыми, большинство ЦП (67%) с бимодальным спектром по классификации «дельта-омега» относятся также к молодым, 33% ЦП – к зреющим.

Наиболее разнообразными типами ЦП по классификации «дельта-омега» от молодых до зрелых характеризуются ЦП *C. calceolus* с правосторонними спектрами. К преобладающему типу относятся зрелые ЦП (42%), менее распространены переходные (33%) и молодые (17%), на долю ЦП зреющего типа приходится лишь 8%.

Динамика онтогенетической структуры ЦП 1 выглядит следующим образом: в 2008 и 2010 гг. преобладает левосторонний спектр. С 2010 г. увеличивается доля особей генеративной группы, что проявляется в бимодальности онтогенетического спектра, который сохраняется на протяжении всего цикла. Демографические показатели на протяжении всего периода наблюдений характеризуются как низкие – молодая ЦП (табл. 2). Однако в 2016 г. индексы возрастной и эффективности повышаются и ЦП переходит в статус зреющей. Тип динамики волнообразный.

Отличительная особенность ЦП 2 состоит в неизменно высокой доле особей генеративного периода (54,5–88,1%) и правостороннем онтогенетическом спектре. Колебания числа особей и увеличение доли прегенеративной фракции в отдельные годы (2010, 2014) способствовало омоложению ЦП и переходу к зреющему типу. Тип динамики флуктуационный.

В ЦП 3 в первый год наблюдения (2008) была высока доля особей прегенеративной фракции (60,7%). ЦП характеризуется как молодая с левосторонним спектром. В 2010–2014 гг. спектр изменился на правосторонний, а тип ЦП – на зрелый. В 2016 г. вновь происходит волна омоложения и спектр становится бимодальным, а ЦП – зреющей. Тип динамики волнообразно-флуктуационный.

В 2008 г. в ЦП 4 весьма значительна доля генеративной фракции (95,8%), спектр правосторонний. Показатели индексов ($\Delta = 0,492$; $\omega = 0,830$) характеризуют ее как зрелую. В 2010 г. в результате омоложения ЦП и появления новых молодых растений спектр приобретает левосторонний характер.

Т а б л и ц а 2

Динамика демографических характеристик и типов ценопопуляций *Surgipedium saiceolus*

Номер ЦП	Год	Численность, ос.	Онтогенетические группы, %			I_b	I_3	$I_{воз.} (\Delta)$	$I_{эф.} (\omega)$	Тип спектра	Тип ЦП («дельта-омега»)
			im	v	g						
1	2008	66	0,0	69,7	30,3	2,300	2,300	0,235	0,553	левосторонний	молодая
	2010	155	0,0	60,0	40,0	1,500	1,500	0,272	0,595	левосторонний	молодая
	2012	177	16,4	41,8	41,8	1,431	1,431	0,271	0,559	бимодальный	молодая
	2014	196	7,1	46,9	45,9	1,233	1,233	0,297	0,595	бимодальный	молодая
	2016	130	7,7	42,3	50,0	1,048	1,048	0,313	0,610	бимодальный	зреющая
2	2008	42	0,0	11,9	88,1	0,135	0,135	0,455	0,806	правосторонний	зрелая
	2010	98	0,0	42,9	57,1	0,750	0,750	0,337	0,670	правосторонний	переходная
	2012	94	1,2	24,5	74,4	0,369	0,369	0,422	0,720	правосторонний	зрелая
	2014	89	2,2	40,4	57,3	0,776	0,776	0,344	0,656	правосторонний	переходная
	2016	112	5,4	39,3	55,4	0,820	0,820	0,330	0,646	правосторонний	зреющая
3	2008	56	10,7	50,0	39,3	1,545	1,545	0,261	0,566	левосторонний	молодая
	2010	162	0,0	14,8	85,2	0,174	0,174	0,444	0,793	правосторонний	зрелая
	2012	52	25,0	32,7	42,3	1,429	1,429	0,270	0,537	правосторонний	молодая
	2014	126	5,6	28,6	65,9	0,524	0,524	0,369	0,691	правосторонний	переходная
	2016	100	2,0	46,0	52,0	0,923	0,923	0,316	0,643	бимодальный	зреющая
4	2008	48	0,0	4,2	95,8	0,044	0,044	0,492	0,830	правосторонний	зрелая
	2010	145	0,0	58,6	41,4	1,417	1,417	0,277	0,601	левосторонний	молодая
	2012	208	33,7	24,0	42,3	1,446	1,446	0,265	0,514	бимодальный	молодая
	2014	253	22,1	28,9	49,0	1,040	1,040	0,290	0,582	правосторонний	молодая
	2016	293	0,3	27,0	72,7	0,376	0,376	0,396	0,737	правосторонний	зрелая
5	2014	144	19,4	43,1	37,5	1,667	1,667	0,248	0,537	бимодальный	молодая
	2016	154	8,4	29,9	61,7	0,621	0,621	0,348	0,669	правосторонний	переходная

сторонний характер, а ЦП характеризуется как молодая (показатели индекса возрастности снижаются до 0,265–0,290) вплоть до 2016 г. Тип динамики волнообразно-флуктуационный.

Формирование ЦП 5 в условиях зарастающего сосной и ивой отработанного известкового карьера началось из локуса семенного происхождения, удаленного от других ЦП в 2010 г. На момент обнаружения ЦП была представлена двумя генеративными и одним вегетативным парциальным побегом. В 2014 г. наряду с увеличением общей численности, значительно возросла доля особей генеративной группы, достигнув 37,5%. Спектр бимодальный. Невысокие показатели индексов возрастности и эффективности ($\Delta = 0,248$; $\omega = 0,537$) позволили считать эту ЦП молодой. К 2016 г. в ЦП произошли существенные изменения: отмечено доминирование в онтогенетическом спектре представителей генеративной группы. Спектр приобрел правосторонний характер. Увеличившиеся показатели индексов возрастности и эффективности ($\Delta = 0,348$; $\omega = 0,669$) способствовали перемещению ЦП в ЦП переходного типа.

Появление довольно многочисленных популяций *C. calceolus* в условиях антропогенно трансформированных местообитаний неоднократно отмечалось в литературе и ранее (Вахрамеева и др., 1997; Быченко, 2004). Европейские исследователи рекомендуют охрану таких местообитаний (Whigham, Willems, 2003; Moog et al., 2005).

Для оценки эффективности самоподдержания ЦП приведены индексы восстановления и замещения. Индекс восстановления, оценивающий число потомков, приходящихся на одну генеративную особь, варьирует от 0,04 до 2,30. В первый год наблюдения (2008) ЦП 1 характеризовалась как эффективно самоподдерживающаяся. В последующие годы (в соответствии с условными границами возможностей самоподдержания) (Животовский, Османова, 2019) ЦП 1 относят к умеренно самоподдерживающимся; ЦП 2 отличается неизменно слабой эффективностью самоподдержания. В остальных це-

нопопуляциях наблюдается колебание между умеренной и слабой эффективностью самоподдержания.

По индексу замещения (Жукова, 1995; Жукова, Полянская, 2013), среди исследуемых ценопопуляций выделены 2 типа популяций: неустойчивые ($I_z < 1$) и перспективные ($I_z > 1$). Популяции угасающего типа ($I_z = 0$) во все годы наблюдений не выявлены. Так, ЦП 1 в течение всего рассматриваемого периода характеризовалась как перспективная, а ЦП 2 как неустойчивая. В остальных ЦП наблюдался постепенный переход от одного типа к другому или чередование типов.

Заключение

Все изученные ЦП *Cypripedium calceolus* приурочены к лесным фитоценозам, подвергающимся разной степени антропогенной нагрузки, со среднесомкнутым проективным покрытием видов травяно-кустарничкового яруса и не выраженным или незначительно выраженным мхово-лишайниковым покровом.

Результаты многолетних наблюдений за состоянием ЦП *Cypripedium calceolus* демонстрируют различные варианты динамики демографической структуры вида, в том числе и по годам в пределах одной ЦП. Демографические параметры характеризуются высокой вариабельностью и достоверно зависят от климатических условий предшествующего вегетационного сезона.

Преобладающим типом спектра среди рассматриваемых ценопопуляций является правосторонний. ЦП с данным типом спектра отличаются наибольшим разнообразием по классификации «дельта-омега» – от молодых до зрелых.

В исследуемых ЦП преобладает вегетативный способ размножения с неглубоким омоложением особей. Большинство ЦП характеризуются слабой или умеренной эффективностью самоподдержания.

Все исследованные ЦП, за исключением ЦП 2, являются перспективными. ЦП 2 характеризуется как неустойчивая и требует разработки мер по ее сохранению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

Аверьянов Л.В. Род башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России // Turczaninowia. Барнаул, 1999. Вып. 2. С. 5–40 [Aver'yanov L.V. Rod bashmachok – *Cypripedium* (Orchidaceae) na territorii

Rossii // Turczaninowia. Barnaul, 1999. Vyp. 2. S. 5–40].
Баранова О.Г. Картосхемы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречьи. Ижевск, 2000. 182 с. [Baranova O.G. Kartoskhemyy rasprostraneni-

- ya redkikh rastenii v Vyatsko-Kamskom mezhdurech'і. Izhevsk, 2000. 182 s.].
- Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения). М.; Ижевск, 2012. 212 с. [Baranova O.G., Puzyrev A.N. Konspekt flory Udmurtskoi Respubliki (sosudistye rasteniya). M.; Izhevsk, 2012. 212 s.].
- Блинова И.В. Популяции орхидных на северном пределе их распространения в Европе (Мурманская область): влияние климата // Экология. 2008. № 39 (1). С. 28–35 [Blinova I.V. Populyatsii orkhidnykh na severnom predele ikh rasprostraneniya v Evrope (Murmanskaya oblast'): vliyanie klimata // Ekologiya. 2008. № 39 (1). S. 28–35].
- Быченко Т.М. Изучение ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья на техногенно нарушенных территориях // Сб. материалов региональной науч.-практ. конференции «Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе». Благовещенск, 2004 Т.1. С. 175–179 [Bychenko T.M. Izuchenie tsenopopulyatsii nekotorykh vidov orkhidnykh Yuzhnogo Pribaikal'ya na tekhnogenno narushennykh territoriyakh // Sb. materialov regional'noi nauch.-prakt. konfertsii «Problemy ekologii i ratsional'nogo ispol'zovaniya prirodnnykh resursov v Dal'nevostochnom regione». Blagoveshchensk, 2004 T. 1. S. 175–179].
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., Литвинская С.А., Загальский М.Н., Блинова И.И. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд биол. 1997. Т. 102. Вып. 4. С. 35–43 [Vakhrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V., Litvinskaya S.A., Zagul'skii M.N., Blinova I.I. Vidy evraziyskikh nazemnykh orkhidnykh v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya i nekotorye problemy ikh okhrany // Byul. MOIP. Otd biol. 1997. T. 102. Vyp. 4. S. 35–43].
- Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 68–70 [Denisova L.V., Vakhrameeva M.G. Rod Bashmachok (Venerin bashmachok) // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. M., 1978. Vyp. 4. S. 68–70].
- Егорова (Чиркова) Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л. Состояние ценопопуляций *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) в Кировской области // Растительные ресурсы. 2014. Вып. 3. С. 398–414 [Egorova (Chirkova) N.Yu., Suleimanova V.N., Egoshina T.L. Sostoyanie tsenopopulyatsii *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) v Kirovskoi oblasti // Rastitel'nye resursy. 2014. Vyp. 3. S. 398–414].
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7 (DOI: 10.1023/A:1009536128912) [Zhivotovskii L.A. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii rastenii // Ekologiya. 2001. № 1. S. 3–7 (DOI: 10.1023/A:1009536128912)].
- Животовский Л.А., Османова Г.О. Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола, 2019. 128 с. [Zhivotovskii L.A., Osmanova G.O. Populyatsionnaya biogeografiya rastenii. Ioshkar-Ola, 2019. 128 s.].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].
- Жукова Л.А., Полянская Т.А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений. Вестн. Тверского гос. ун-та. 2013. 32. № 3. С. 160–171. [Zhukova L.A., Polyanskaya T.A. O nekotorykh podkhodakh k prognozirovaniyu perspektiv razvitiya tsenopopulyatsii rastenii. Vestn. Tverskogo gos. un-ta. 2013. 32. № 3. S. 160–171].
- Изумрудная книга Российской Федерации. Территории особого природоохранного значения Европейской России. Предложения по выявлению. Ч. 1. М., 2011–2013. 308 с. [Izumrudnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. Territorii osobogo prirodookhrannogo znacheniya Evropeiskoi Rossii. Predlozheniya po vyyavleniyu. Ch. 1. M., 2011–2013. 308 s.].
- Ильина В.Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций некоторых редких представителей сем. Orchidaceae в условиях антропогенного пресса (Самарская область) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 4 (1). С. 34–39 (DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10088) [Il'ina V.N. Ontogeneticheskaya struktura tsenoticheskikh populyatsii nekotorykh redkikh predstavitelei sem. Orchidaceae v usloviyakh antropogennogo pressa (Samarskaya oblast') // Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii. 2018. T. 27. № 4 (1). S. 34–39 (DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10088)].
- Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы / под ред. О.Г. Барановой, Е.П. Лачохи, В.М. Рябова, В.Н. Сотникова, Е.М. Тарасовой, Л.Г. Целищевой. Киров, 2014. 336 с. [Krasnaya kniga Kirovskoi oblasti: Zhivotnye, rasteniya, griby. / pod red. O.G. Baranovoi, E.P. Lachokhi, V.M. Ryabova, V.N. Sotnikova, E.M. Tarasovoi, L.G. Tselishchevoi. Kirov, 2014. 336 s.].
- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М., 2008. С. 855 [Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. Rasteniya i griby. M., 2008. S. 855].
- Моисеева А.Б. О произрастании *Cypripedium calceolus* в Березинском заповеднике. Ботаника. Исследования. Минск, Вып. 12. С. XX [Moiseeva A.B. O proizrastanii *Cypripedium calceolus* v Berezinskoi zapovednike. Botanika. Issledovaniya. Minsk, Vyp. 12. S. XX].
- Пучнина Л.В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Семейство Orchidaceae) в карстовых ландшафтах Севера Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84 (9). С. 75–81 [Puchnina L.V. Sostoyanie tsenopopulyatsii *Cypripedium calceolus* (Semeistvo Orchidaceae) v karstovykh landshaftakh Severa Evropeiskoi Rossii // Bot. zhurn. 1999. T. 84 (9). S. 75–81].
- Пучнина Л.В. Состояние популяций *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. 2 (Suppl. 1): 125–150 (DOI: 10.24189/ncr.2017.023) [Puchnina L.V. Sostoyanie populyatsii *Calypso bulbosa* i *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) v Pinezhskom zapovednike // Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka. 2017. 2 (Suppl. 1): 125–150 (DOI: 10.24189/ncr.2017.023)].

- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. 1950. Т. 3. № 6. С. 179–196 [Работнов Т.А. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh. Tr. BIN AN SSSR. 1950. T. 3. № 6. S. 179–196].
- Тарасова Е.М. Сосудистые растения государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, 2005а. 163 с. [Tarasova E.M. Sosudistye rasteniya gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Nurgush». Kirov, 2005a. 163 s.].
- Тарасова Е.М. Флора Вятского края. Ч. 1. Сосудистые растения. Киров, 2007. 440 с. [Tarasova E.M. Flora Vyatskogo kraia. Ch. 1. Sosudistye rasteniya. Kirov, 2007. 440 s.].
- Тарасова Е.М. Флора Государственного природного заказника «Былина». Киров, 2005б. 222 с. [Tarasova E.M. Flora Gosudarstvennogo prirodnogo zakaznika «Bylina». Kirov, 2005b. 222 s.].
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология вопросы охраны. М., 1996. 207 с. [Tatarenko I.V. Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya voprosy okhrany. M., 1996. 207 s.].
- Тетерюк Л.В. Башмачок настоящий // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург. 2003. С. 28–42. [Teteryuk L.V. Bashmachok nastoyashchii // Biologiya i ekologiya redkikh rastenii Respubliki Komi. Ekaterinburg, 2003. S. 28–42].
- 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. С. 7–34].
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП. 1969. Т. 79. № 1. С. 119–135 [Uranov A.A., Smirnova O.V. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsii mnogoletnikh rastenii. Byul. MOIP. 1969. T. 79. № 1. S. 119–135].
- Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. 2010. Т. 152. Кн. 3. С. 159–173 [Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Krasil'nikova O.V. Mnogoletnyaya dinamika ontogeneticheskoi i prostranstvennoi struktury tsenopopulyatsii *Cypripedium calceolus* L. // Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki. 2010. T. 152. Kn. 3. S. 159–173].
- Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др.; под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М., 1988. 184 с. [Tsenopopulyatsii rastenii: ocherki populyatsionnoi biologii / L.B. Zaugol'nova, L.A. Zhukova, A.S. Komarov i dr.; pod red. T.I. Serebryakovo, T.G. Sokolovoi. M., 1988. 184 s.].
- Чиркова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егосина Т.Л., Лугина Е.А. Эколого-фитоценологическая и демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. в условиях южнотаежных лесов Кировской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология, 2011. Вып. 24. № 32. С. 117–126 [Chirkova N.Yu., Suleimanova V.N., Egoshina T.L., Luginina E.A. Ekologo-fitotsenoticheskaya i demograficheskaya kharakteristika tsenopopulyatsii *Cypripedium calceolus* L. v usloviyakh yuzhnataezhnykh lesov Kirovskoi oblasti // Vestn. TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya, 2011. Vyp. 24. № 32. S. 117–126].
- Чупракова Е.И., Савиных Н.П. Биоморфология и особенности ценопопуляций *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в подзоне южной тайги // Вестн. Тверского государственного ун-та. Сер. Биология и экология. 2012. № 28. С. 102–118 [Chuprakova E.I., Savinykh N.P. Biomorfologiya i osobennosti tsenopopulyatsii *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) v podzone yuzhnoi taigi // Vestn. Tverskogo gosudarstvennogo un-ta. Ser. Biologiya i ekologiya. 2012. № 28. S. 102–118].
- Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, 2011.
- Blinova I.V. Populations of orchids at the northern limit of their distribution (Murmansk Oblast): Effect of climate // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39. N 1. P. 26–33 (DOI: 10.1134/S1067413608010050).
- Dressler R.L. The orchids natural history and classification. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1981. 332 p.
- EIONET. Online report on Article 17 of the Habitats Directive: conservation status of habitat types and species of Community interest (2001–2006). Paris: European Topic Centre on Biological Diversity for the European Commission (DG Environment). 2012. Available at: <http://biodiversity.eionet.europa.eu/article17>.
- IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 2012 a. iv + 32 pp.
- IUCN. Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. 2012 b. iii + 41 pp.
- Jackowiak B. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Poznaniu (Atlas of distribution of vascular plants in Poznań). Pr. Zakł. Takson. Rośl. 1993. UAM Pozn. 2.
- Kell R.L., Barrett P.J., Cribb P. Orchid conservation. Kota Kinabalu, Sabah: Natural history publications (Borneo), 2003. P. 113–136.
- Khapugin A.A., Chugunov G.G., Vargot E.V. *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in central Russia: a case study for its populations in two protected areas in the Republic of Mordovia (Russia) // Lankesteriana. 2017. Vol. 17. N 3. P. 417–431 (DOI: 10.15517/lanke.v17i3.31577).
- Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // J. Ecology. Biological flora of the British Isles. 1999. N 87. P. 913–924 (DOI: 10.1046/j.1365-2745.1999.00407.x).
- Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Orchid population biology conservation and challenges / ed. by S. Wait. // Botanical J. of the Linnean Society. 1998. Vol. 126. P. 27–38.
- Kull T. *Cypripedium calceolus* L. Interpreting population trends through short-term and long-term monitoring / T. Rytteri, Ü. Kuk, T. Kull, A. Jäkäläniemi, M. Reitalu (Eds.), *Monitoring of threatened vascular plants in Estonia and Finland – methods and experiences*. Vammalan Kirjapaino Oy, Vammala: Finnish Environment Institute. 2003. P. 71–75.
- Moog D., Stefanie Kahmen S., Poschod P. Application of CSR- and LHS-strategies for the distinction of differently managed grasslands // Basic and Applied Ecology. 2005. Vol. 6. P. 133–143.

Whigham D.F, Willems J.H. Demographic studies and life-history strategies of temperate terrestrial orchids as a basis for conservation. Kota Kinabalu, Sabah, 2003. Orchid Conservation. P. 137–158.

Zheleznyaya E. Results of a study of *Cypripedium* in several regions of Siberia (Russia). *European Journal of Environmental Sciences*. 2015. Vol. 5. N 2. P. 134–141 (DOI: 10.14712/23361964.2015.86).

Поступила в редакцию 11.10.2019
Принята к публикации 25.02.2020

**THE DYNAMICS OF THE DEMOGRAPHIC STRUCTURE
OF POPULATIONS OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. (ORCHIDACEAE)
IN THE VALLEY OF THE RIVER VYATKA**

N.Yu. Egorova¹, V.N. Suleimanova², T.L. Egoshina³

The paper presents the results of coenotic and demographic parameters study of *Cypripedium calceolus* L. populations in coniferous plant communities that occupy different positions in succession lines of river Vyatka valley. Census and study of ontogenetic spectres of the species in 2008–2016 show that populations have increased probably due to temperature rise in August and September of antecedent year. All studied populations are normal and incomplete. Virginile and generative individuals are stable and often dominate. Less constant are immature plants which are absent in some years of observation. Dominating spectre type of the populations is right-sided. Vegetative reproduction is characterised by poor rejuvenation which defines populations as moderately self-renewable. Index of substitution states that prospective populations prevail in the study, excluding population 2 which was unstable and ineffective in self-renewal during the whole study period (and needs conservation measures). Delta-omega classification shows that young populations prevail in the study.

Key words: *Cypripedium calceolus*, Kirov region, population, demographic structure, *Orchidaceae*, monitoring.

¹ Egorova Natalya Yurievna, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming (n_chirkova@mail.ru);

² Suleimanova Venera Nuritdinovna, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Department of Ecology and zoology, Vyatka State Agricultural Academy (venera_su@mail.ru);

³ Egoshina Tatyana Leonidovna, Department of Plant Ecology and Resources, Prof. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Department of Ecology and zoology, Vyatka State Agricultural Academy (etl@inbox.ru).

УДК 581.9 (470.620 + 470.621)

НОВЫЕ МАССИВЫ ЭЛЕКТРОННЫХ ДАННЫХ О ФЛОРИСТИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

А.П. Серегин¹, Е.С. Каширина²

Созданы два ресурса по флоре Северо-Западного Кавказа со свободным онлайн доступом – <https://krasnodar.depo.msu.ru/> и <https://www.inaturalist.org/projects/krasnodar-krai-flora>.

Ключевые слова: флора, гербарий, сосудистые растения, Краснодарский край, Адыгея, база данных.

В октябре 2016 г. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова запустил веб-ресурс Цифровой гербарий МГУ (<https://plant.depo.msu.ru/>) для публикации материалов Гербария университета (Seregin, 2018). Благодаря финансовой поддержке Российского научного фонда в 2015–2018 гг. коммерческий партнер отсканировал 93% наших коллекций с разрешением 300 dpi. По состоянию на 31 декабря 2018 г. веб-портал содержал 968 031 изображение для 971 732 образцов. Этот набор данных стал доступен в GBIF с конца 2017 г. в режиме еженедельной синхронизации.

Дальнейшее развитие Цифрового гербария МГУ шло по пути развития сети порталов по наиболее интересным регионам России с созданием исчерпывающих баз данных этикеток и библиотек геопривязок. Одним из пилотных стал портал «Флора Краснодарского края и Адыгеи» в Цифровом гербарии МГУ (<https://krasnodar.depo.msu.ru/>). Наша работа шла в направлении накопления, стандартизации и структурирования электронных данных о разнообразии сосудистых растений и мохообразных Северо-Западного Кавказа в административных границах Краснодарского края и Адыгеи.

Гербарные коллекции

Гербарий МГУ (MW) – самый большой гербарий Москвы, второй по величине гербарий России после БИН РАН. Это восьмой в мире гербарий по объемам отсканированных фондов, одна из ведущих коллекций по флоре Северо-Западного Кавказа. Краснодарские и ады-

гейские коллекции Гербария МГУ насчитывают 25 793 образца – это 23 950 образцов сосудистых растений и 1843 образца мохообразных (на 01.04.2020).

Сосудистые растения. Образцы были отсканированы еще в 2016 г. в составе кавказского отдела Гербария МГУ, новейшие включения мы дополнительно сканировали в 2017 и 2018 гг. Ввод кратких метаданных для каждого образца (дата сбора, коллектор) позволил дать ясную картину истории формирования фондов Гербария МГУ, выявить наиболее плодотворных коллекторов, уточнить сроки их исследований на Северо-Западном Кавказе. На 01.04.2020 краткие метаданные введены для 23 708 образцов сосудистых растений (99%).

В общей сложности в Гербарии МГУ хранятся образцы, которые собрали на территории современного Краснодарского края 638 коллекторов. Среди них необходимо отметить И.Ф. Полторацкого (2785 образцов), А.С. Зернова (1667 образцов), Н.К. Шведчикову (1383 образца), А.В. Поповича (1358 образцов), В. Миллера (994 образца), В.Н. Олюнина (930 образцов), М.Н. Кожина (667 образцов), А.П. Серегина (643 образца), А.В. Кожевникова (527 образцов), Б.Б. Гриневецкого (509 образцов).

В Адыгее в разное время 94 коллектора собирали гербарные коллекции и передали их в дальнейшем в Гербарий МГУ. Среди наиболее плодотворных исследователей сосудистых растений, собиравших растения в Адыгее, необходимо отметить А.С. Зернова (429 образцов), Г.Э. Гроссета (287 образцов), П.А. Смирно-

¹ Серегин Алексей Петрович – вед. науч. сотр. Гербария, кафедра экологии и географии растений, биологический факультет, МГУ имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (botanik.seregin@gmail.com); ² Каширина Екатерина Сергеевна – ст. препод. кафедры геоэкологии и природопользования, факультет естественных наук, Филиал МГУ имени М.В. Ломоносова, г. Севастополь, канд. геогр. наук (e_katerina.05@mail.ru).

ва (260 образцов), Г. Исакину (224 образца), В. Миллера (211 образцов).

Краснодарские и адыгейские коллекции хранятся в Гербарии МГУ не как отдельная коллекция, а в составе отдела Кавказа, поэтому эффективная работа с ними стала возможной только после сплошного сканирования фондов, индексации изображений и обеспечения к ним доступа на платформе Цифрового гербария МГУ.

Параллельно шла геопривязка (установление координат мест сбора) образцов из Краснодарского края и Адыгеи. На 01.04.2020 геопривязка сделана для 20 991 образца сосудистых растений (88%), в том числе из Краснодарского края (18 036 образцов) и Адыгеи (2955 образцов).

Для 22 739 образцов сосудистых растений из фондов Гербария МГУ (Краснодарский край – 19 797 образцов, Адыгея – 2942 образца) в базу данных введен текст этикетки. Для оставшихся 1211 образцов сосудистых растений (5%) текст на этикетках отсутствует.

Мохообразные (мхи, печеночники и антоцеротовые). Этикетки этих растений (не сами растения), прикрепленные сверху к конвертам с образцами, были отсканированы еще в 2016 г., новейшие включения дополнительно фотографировали в 2017 и 2018 гг. Среди наиболее плодотворных коллекторов мхов, собиравших образцы в Краснодарском крае, необходимо выделить М.С. и Е.А. Игнатовых (861 образец), А.П. Серегина (392 образца), Т.В. Акатову, М.Н. Кожина, Н.В. Самсель, А.А. Тишкову, А.Л. Абрамова и др.

Ввод кратких метаданных (коллектор, дата) осуществлялся для всех образцов. На 01.04.2020 краткие метаданные введены для 1776 образцов мхов и печеночников (96%). Геопривязка сделана для 1823 образцов (99%), в том числе из Краснодарского края (1644 образца) и Адыгеи (179 образцов). Для 503 образцов мхов и печеночников из фондов Гербария МГУ (все из Краснодарского края) в базу данных введен текст этикеток.

Общие итоги. На сегодняшний день, краснодарские и адыгейские коллекции Гербария МГУ насчитывают 25 793 образца. Общее число задокументированных таксонов составило 3067 видов (сосудистые растения, мохообразные). Краткие метаданные (коллектор/дата) атрибутированы для 25 484 образцов (99%), геопривязка сделана для 22 814 образцов (88%), полный текст этикеток введен для 23 242 образцов (90%).

Полевые фотонаблюдения

Нами был проведен комплекс работ по привлечению натуралистов-любителей и професси-

ональных ботаников для сбора фотоданных по дикорастущим сосудистым растениям Краснодарского края и Адыгеи. Примерно с начала 2019 г. главными поставщиками пространственной информации о флоре России стали не специалисты, а увлеченные любители – пользователи приложения iNaturalist (Серегин и др., 2020). Пользователи фотографируют растения, снимок автоматически отмечается на карте. Вид растения определяет искусственный интеллект или сам пользователь. В том случае, когда дополнительно два эксперта одинаково определяют вид, снимок получает «исследовательский статус». Массив подтвержденных снимков регулярно выгружается в GBIF, оттуда их можно брать и использовать в научных исследованиях.

В январе 2019 г. мы создали портал «Флора Краснодарского края | Krasnodar Krai Flora» (<https://www.inaturalist.org/projects/krasnodar-krai-flora>). На момент запуска этого портала на iNaturalist с этой территории было загружено всего 176 наблюдений. За 15 месяцев число наблюдений увеличилось в 23 раза. В итоге, портал «Флора Краснодарского края» стал популярным ресурсом, на котором 289 наблюдателей опубликовали 4032 фотонаблюдения, представляющих 1037 видов сосудистых растений (40% флоры Краснодарского края). Отличительная особенность краснодарского проекта заключается в том, что по числу активных наблюдателей он занимает четвертое место в России после Подмоскovie, Москвы и Санкт-Петербурга. По числу выявленных видов Краснодарский край занимает пятое место среди регионов России, уступая Дагестану, Приморскому краю, Крыму и Алтайскому краю. Эти регионы, согласно схемам Л.И. Малышева (1992), также относятся к хотспотам флористического разнообразия в России.

На портал не попадают фотонаблюдения сосудистых растений, определение которых по разным причинам вызывает трудности или вовсе невозможно. На 09.04.2020 1075 фотонаблюдений не достигли «исследовательского уровня». Они представляют 368 видов (14% флоры Краснодарского края), которые зарегистрировали 178 наблюдателей.

Существует также симметричный портал «Флора Адыгеи | Flora of Adygea» (<https://www.inaturalist.org/projects/flora-of-adygea>). На момент его запуска с этой территории было загружено всего 19 наблюдений. За 15 месяцев число наблюдений увеличилось в 31 раз. Сейчас проект «Флора Адыгеи» привлек к себе уже 41 наблюдателя,

которые загрузили 589 наблюдений 344 видов со-
судистых растений (17% от общего состава флоры

Адыгеи). На 09.04.2020 177 фотонаблюдений оста-
ются не определенными.

Работа выполнена по совместному гранту Российского фонда фундаментальных исследований и
Правительства Краснодарского края по проекту № 19–44–233012.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

Мальшев Л.И. Биологическое разнообразие в
пространственной перспективе // Биологическое
разнообразие: подходы к изучению и сохранению.
СПб., 1992. С. 41–52 [Malyshev L.I. Biologicheskoe
raznoobrazie v prostranstvennoi perspektive //
Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu
i sokhraneniyu. SPb., 1992. S. 41–52].

Серегин А.П., Бочков Д.А., Шнер Ю.В.
и др. Флора России на платформе iNaturalist: боль-

шие данные о биоразнообразии большой стра-
ны // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. № 3. С. 1–12
[Seregin A.P., Bochkov D.A., Shner Yu.V. i dr. Flora
Rossii na platforme iNaturalist: bol'shie dannye o
bioraznoobrazii bol'shoi strany // Zhurn. obshch. biol.
2020. T. 81. № 3. S. 1–12].

Seregin A.P. The largest digital herbarium in Russia
is now available online! // Taxon. 2018. Vol. 67. N 2.
P. 463–467.

Поступила в редакцию 17.04.2020
Принята к публикации 18.04.2020

NEW ELECTRONIC DATASETS ON THE FLORISTIC DIVERSITY OF THE NORTHWEST CAUCASUS

A.P. Seregin¹, E.S. Kashirina²

We launched two resources on the flora of the Northwest Caucasus with open online ac-
cess – <https://krasnodar.depo.msu.ru/> and <https://www.inaturalist.org/projects/krasnodar-krai-flora>.

Key words: flora, herbarium, vascular plants, Krasnodar Krai, Adygea, database.

Acknowledgments. This work was carried out under a joint grant from the RFBR and
Krasnodar Krai Government (project No. 19–44–233012).

¹Seregin Alexey Petrovich, leading researcher, Herbarium, Department of Plant Ecology
and Geography, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (botanik.seregin@
gmail.com); ²Kashirina Ekaterina Sergeevna, senior lecturer, Department of Geoecology and
Nature Management, Faculty of Natural Sciences, Sevastopol Branch of Lomonosov Moscow
State University (e_katerina.05@mail.ru).

Biological series
Volume 125. Part 2
2020

C O N T E N T S

<i>Bakiev A.G., Gorelov R.A.</i> Animals described by P.S. Pallas from the Territory of Modern Samara Region	3
<i>Danilov P.I., Tirronen K.F., Panchenko D.V.</i> Elk (<i>Alces alces</i> (L.)) and the Wolf (<i>Canis lupus</i> L.): Monitoring of Populations and Interrelations in the European North of Russia	12
<i>Polevoi A.V., Nikitsky N.B.</i> Dead Wood Parameters Influencing Saproxylic Coleoptera Communities on the Fallen Spruce and Aspen Trunks in the Old-Growth Spruce Forest in South Karelia	25
<i>Reshetnikov S.P., Syridov A.V.</i> Noctuids Moths (Lepidoptera: Noctuidae s. lat.) of Kirov Area from Collection of S.P. Reshetnikov. Report 1	37
<i>Timina O.O., Ionova L.G.</i> Condition Monitoring and Population Characteristics of <i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult. & Schult. f. on the Territory of the Left Bank of Transdnistria	40
<i>Egorova N.Yu., Suleimanova V.N., Egoshina T.L.</i> Dynamics of the Demographic Structure of Populations of <i>Cypripedium calceolus</i> L. (Orchidaceae) in the Valley of the River Vyatka	51
<i>Seregin A.P., Kashirina E.S.</i> New Electronic Datasets on the Floristic Diversity of the North-west Caucasus	60

**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.

Контактный телефон: (495)629-48-73 (Свиридов).

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. Файлы подаются 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:

Боброев Е.Г. Лесобразующие 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.